



**LA SOURCE RACINAIRE DE CARBONE POUR LA GESTION
ET LA MODELISATION DES MATIERES ORGANIQUES DES
SOLS (RACINE_C)
ROOT-DERIVED CARBON AS A SOURCE OF ORGANIC
MATTER**

Programme **GESSOL**
Rapport de fin de contrat

INRA UR 1119 Géochimie
des Sols et des Eaux
Jérôme Balesdent

Date : 20/06/2008

N° de contrat : 12A02538
Date du contrat : 1/05/2005

TABLE DES MATIERES

Remarques concernant ce document	Erreur ! Signet non défini.
Synthèse	3
Résumés	11
Rapport scientifique	13
Annexe : tirés à part des publications.....	33
Annexe : partie confidentielle	34

SYNTHESE

(destinée aux utilisateurs et gestionnaires publics)

TITRE DU PROJET

LA SOURCE RACINAIRE DE CARBONE POUR LA GESTION ET LA MODELISATION
DES MATIERES ORGANIQUES DES SOLS (RACINE-C)

NOM DU PROGRAMME

GESSOL

Nom du responsable scientifique du projet

Jérôme Balesdent

INRA UR 1119 Géochimie des Sols et des Eaux Europôle de l'Arbois BP 80 13525 Aix en
Provence Cedex 04

Noms des autres partenaires scientifiques bénéficiaires

Laboratoire d'Ecologie Microbienne de la Rhizosphère

UMR 6191 CNRS-CEA-Univ. de la Méditerranée

CEA DEVM Centre de Cadarache 13108 Saint-Paul-lez-Durance Cedex France

J. Balesdent, C. Marol, D. Derrien

Groupe de Recherches et d'Applications en Phytotechnologies

CEA / DEVM. Centre de Cadarache 13108 Saint-Paul-Lez-Durance Cedex

F. Gibiat, M. Péan.

UMR "Agronomie et Environnement"

ENSAIA "Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires"

BP 172 54505 Vandoeuvre lès Nancy

C. Robin, E. Personeni

INRA "Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial", 234 Avenue du Brézat, 63100
Clermont-Ferrand

S. Fontaine, K. Klumpp, J.F. Soussana, P. Loiseau

En français

CONTEXTE GENERAL

Quelle situation, quels enjeux motivent ce projet ?

Les matières organiques sont une composante majeure, gérable, de la qualité des sols. Certains travaux avancent que le carbone d'origine racinaire en est la source principale, mais, paradoxalement les flux ne sont pas clairement quantifiés, et encore moins caractérisés chimiquement, ce qui en fait un verrou pour la modélisation du carbone des sols. Dans une perspective de mutation des pratiques agricoles (développement de cultures énergétiques, conversions herbages-fourrages annuels, utilisation de cultures non récoltées etc.) il est donc nécessaire de prévoir le budget carboné au sol des différentes pratiques. Il apparaît alors que l'apport souterrain par les racines des plantes et son devenir (i) sont très mal estimés et (ii) sont considérés jusqu'à présent comme non gérables, alors que cette source est peut être majoritaire. Egalement, le flux de carbone souterrain est la partie la moins connue dans la représentation du cycle terrestre du carbone ou des écosystèmes terrestres.

Le flux de carbone libéré dans le sol par les racines vivantes est dénommé rhizodéposition. Ce flux intègre plusieurs composés et voies de libération : les exsudats, petites molécules solubles libérées par des processus actifs d'excrétion et des processus passifs; les mucilages, protéines et polymères extracellulaires, libérées par des processus actifs d'excrétion ; la libération de cellules vivantes et actives (cellules de la coiffe des apex racinaires); la libération passive de résidus de parois et de cellules, poils racinaires et cellules corticales. Il s'agit d'une résultante de libération de carbone et de ré-assimilation de molécules organiques solubles par les racines elles-mêmes. Le flux de carbone racinaire a fait l'objet de plusieurs synthèses bibliographiques, dont deux françaises (Nguyen, 2003 ; Rasse et al. 2005) La littérature fait état de nombreuses incertitudes voire divergences sur : l'ordre de grandeur des flux, la nature du carbone rhizodéposé, son devenir à long terme, la préservation sélective par rapport aux matières végétales aériennes, son impact sur le carbone préexistant du sol.

OBJECTIFS GENERAUX DU PROJET

Le projet se place dans l'objectif de la modélisation de la dynamique du carbone des sols et de la gestion des matières organiques. Il s'agissait de répondre aux questions suivantes :

- Quel est l'ordre de grandeur des flux de carbone rhizodéposé ?
- Quel sera le devenir à long terme de ce carbone ?
- Comment représenter ce devenir dans les modèles conventionnels de dynamique du carbone des sols ?
- Quel est l'effet de la rhizodéposition et de la libération de carbone racinaire mort sur la dégradation des matières organiques préexistantes du sol.

Pour l'ensemble du projet, nous avons mené des expériences de traçage isotopique inédites dans ce but, et sélectionné quelques agro-écosystèmes représentatifs.

QUELQUES ELEMENTS DE METHODOLOGIE (ET EVENTUELLES DIFFICULTES RENCONTREES)

Les composés rhizodéposés sont d'une part transitoires et rapidement biodégradés, d'autre part difficilement extractibles voire impossible à extraire du sol. Leur étude peut être faite en solutions stériles, mais celles-ci ne sont aucunement représentatives de la vraie rhizosphère. Aussi le projet a fait systématiquement appel au traçage isotopique du carbone, soit par

l'isotope stable ^{13}C soit par l'isotope radioactif ^{14}C , dans le cas de marquages simultanés de deux sources de carbone différentes. Typiquement, les systèmes sol-plantes sont marqués en enceintes sous atmosphère contrôlée avec substitution du CO_2 par du $^{13}\text{CO}_2$. Ainsi, le carbone 13 récupéré dans le sol est distingué des matières organiques préexistantes, quantifié et défini comme provenant de la rhizodéposition. Une des réalisations principales est la mise au point d'enceintes de marquage et de suivi pluriannuel de seize monolithes de prairies en conditions de luminosité et de température extérieures.

Pour cette projet, nous avons aussi développé une méthode spécifique permettant de mesurer le rapport isotopique non pas seulement sur le carbone organique total du sol, mais aussi sur des classes moléculaires, ce qui nous a permis de déterminer la nature des principaux rhizodépôts et de leurs produits.

- Limites principales du projet :

Les limites de la présente étude concernent bien sûr la généralisation et l'extrapolation à d'autres systèmes que ceux étudiés, en raison de la très grande variété possible de l'ensemble des géotypes, types de sols et conditions physiques, tous facteurs susceptibles d'affecter le rhizodéposition.

RESULTATS OBTENUS

1. Quel est le flux de carbone libéré dans le sol par les racines ?

1.1. Cas des plantes annuelles. La littérature internationale faisait état de flux de rhizodéposition souvent élevés pouvant atteindre 30% de la production primaire nette de biomasse aérienne et racinaire. Dans l'ensemble de nos expérimentations, le flux de carbone observé a été dans la partie basse de la fourchette : de 4 à 12% de la production primaire nette, soit 16 à 35% de la production de biomasse racinaire, avec les valeurs les plus faibles pour le tournesol et les plus fortes pour le blé.

1.2. Cas des graminées prairiales. Nous avons mis en place un dispositif permettant le marquage en continu de prairies pendant plusieurs années au moyen du carbone 13, sur monolithes de sols non perturbés et à la lumière et température naturelles. Le dépouillement des flux de carbone incorporé par les systèmes racinaires est en cours, mais déjà nous avons observé un temps de résidence du carbone d'origine racinaire plus court dans les systèmes perturbés par la coupe des parties aériennes.

Ce qu'il faut retenir :

- *Pour les quatre plantes testées, blé, maïs, tournesol, colza, le flux de rhizodéposition en période de croissance est de l'ordre de 6 à 10% de la production primaire nette, correspondant à 15 à 35% de la production de biomasse racinaire.*
- *Dans des projets qui viseraient à estimer la production primaire nette souterraine, l'erreur sur la mesure de biomasse racinaire elle-même peut être supérieure à l'erreur liée à la méconnaissance du flux de rhizodéposition.*

2. Quelle est la nature du carbone rhizodéposé et que devient-il à moyen ou long terme dans les sols ?

Nous avons analysé plusieurs sous-ensembles chimiques du carbone rhizodéposé par le blé et ses produits d'évolution : le carbone soluble, les sucres neutres totaux, les monosaccharides libres et le saccharose, les monosaccharides individuels des polysaccharides. Les principales conclusions sont les suivantes. Les polysaccharides composés principalement de glucose, secondairement d'arabinose, de xylose et de galactose sont les composés dominants du flux de

rhizodéposition. Ces derniers proviennent des mucilages et des parois et résidus cellulaires et sont non extractibles à l'eau. Les molécules solubles comme les sucres simples glucose et fructose et acides organiques sont minoritaires (étude sur blé et colza). Une partie importante du flux de rhizodéposition est rapidement convertie en composés microbiens. En quelques semaines, la distribution des sucres marqués tend vers celle des matières organiques totales du sol, dominée par les sucres microbiens.

Nous avons également suivi à long terme (2 ans) le devenir dans le sol du carbone de sucres, d'acides aminés enrichis en ^{13}C . Ceux-ci sont convertis en biomasse microbienne en quelques jours et c'est ensuite le devenir du carbone microbien qui est suivi. La persistance à long terme dans le sol est importante, 30 à 40% du carbone persistant après deux ans, soit plus que des produits de type paille ou feuilles végétales. Deux causes en interactions sont invoquées : d'une part le fort rendement d'assimilation par les microbes du sol, supérieur par exemple pour les sucres que pour les phénols, d'autre part le fait que les composés mobiles et des composés microbiens soient en interaction plus forte avec la matrice minérale que les composés des débris végétaux.

Dans un projet parallèle au projet GESSOL, nous avons également identifié les microorganismes qui consomment les exsudats et rhizodépôts. Nous avons dans ce but réalisé une culture des plantes marquées à 90% par le carbone 13 (première mondiale), sur le même sol. Les microbes consommant les exsudats sont eux aussi composés de 90% de carbone 13, ainsi que leur ADN. Les ADN marqués au ^{13}C sont ensuite séparés des ADN non marqués des microorganismes endogènes du sol par ultracentrifugation. Ainsi l'analyse taxonomique semi-quantitative des microbes ayant spécifiquement consommé les rhizodépôts peut être faite par analyse moléculaire des ADN.

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

Ce qu'il faut retenir :

- *Les polysaccharides sont les composés dominants du flux de rhizodéposition (étude sur blé). Ces derniers proviennent des mucilages et des parois et résidus cellulaires. Les molécules solubles comme les sucres simples et acides organiques sont minoritaires (étude sur blé et colza). Une partie importante du flux de rhizodéposition est rapidement convertie en composés microbiens.*
- *Contrairement à ce qui est couramment annoncé, les composés très biodégradables ont un rendement en matières organiques à long terme (plusieurs années) plus important que les composés plus lentement dégradables comme les fibres végétales. En particuliers, les rhizodépôts ont un rendement en matières organiques supérieur ou égal à celui des restitutions aériennes de la plante.*
- *Le devenir des litières souterraines prairiales dépend de la stratégie adaptative des espèces, conservatrices ou compétitives, via leur composition biochimique. Ce devenir dépend aussi de la conduite, en particulier de la coupe ou de la consommation herbivore des parties aériennes.*

3. Quel est l'effet indirect de l'apport de carbone par les racines sur la minéralisation du carbone du sol ?

Au moyen de marquages divers et croisés, nous avons évalué l'impact de la biodégradation de substrats organiques, d'exsudats et de litières racinaires sur les matières organiques préexistantes dans le sol. En effet une induction de la biodégradation du carbone présent par l'apport de carbone racinaire, (phénomène dénommé *priming effet* en anglais) aurait des répercussions importantes sur le potentiel attendu de stockage de carbone (caricaturalement "plus on ajouterait de carbone, moins on en stockerait") et sur la représentation du cycle du carbone.

L'apport de carbone hydrosoluble (utilisé pour mimer l'exsudation d'une racine en croissance traversant un patch de matière organique fraîche) dans une litière racinaire n'a pas d'influence sur la dégradation de cette litière, pour deux espèces végétales testées.

En revanche, l'apport de carbone sous forme polymérique comme la cellulose ou les parois racinaires stimule la minéralisation du carbone du sol. Ceci concerne en particulier le carbone profond des sols, où l'activité de biodégradation et la taille des communautés dégradantes est limitée par les faibles apports énergétiques. La datation au carbone 14 du CO₂ dégagé a révélé l'induction de la minéralisation de carbone millénaire. Ce résultat important (Fontaine *et al.*, Nature, 2007) nous amène à devoir d'une part à réévaluer le potentiel de stockage de carbone des sols dans les horizons profonds par les apports racinaires et d'autre part renouveler la modélisation du devenir du carbone dans les sols.

Ce qu'il faut retenir :

- *L'apport de litières racinaires stimule la minéralisation des matières organiques des horizons profonds des sols. La biodégradation des matières organiques anciennes y est en effet limitée par la taille des communautés microbiennes présentes et par le trop faible apport énergétique ambiant. La stimulation est induite par les apports de composés polymériques et non pas par les petites molécules comme les sucres, ce qui est compatible avec l'activité enzymatique extracellulaire propre à la dégradation des substrats complexes.*

4. Implications pour la modélisation et la prévision

Le projet aboutit à trois résultats en modélisation :

4.1. Intégration du carbone des rhizodépôts dans les modèles courants du carbone des sols (Century et RothC). Nous suggérons que le flux de rhizodéposition soit proportionnel à la croissance racinaire, avec des valeurs comprises entre 15 et 35% de cette dernière, selon des conditions encore à déterminer. Le flux de rhizodéposition doit être alloué au compartiment dit métabolique des modèles (DPM de RothC ou META de Century).

4.2. Concernant la représentation de la variété biochimique des litières, les modèles actuels répartissant entre deux compartiments végétaux (DPM et RPM de RothC par exemple) selon la composition biochimique sont satisfaisants en première approximation

La grande persistance à long terme des produits de biodégradation des sources carbonées les plus dégradables suggère de rendre le rendement en composés stables (humus) plus important pour la source dite métabolique. Ceci aurait pour conséquence que les composés végétaux riches en lignine aient une dégradation initiale faible (premières années), mais un rendement en matière organique faible également; et l'inverse pour les composés biodégradables comme les sucres et les exsudats.

4.3. Représentation de l'impact des restitutions racinaires sur le carbone existant.(priming)

Le priming implique la non linéarité du devenir des apports (deux fois plus d'apports ne produisent pas deux fois plus de matière organique). La stratégie de modélisation de l'impact de second ordre des apports de carbone souterrain sur les matières organiques est donc plus complexe, non linéaire et nécessitera une modélisation plus prospective, de nouvelle génération, sur la base de stratégies écologiques.

Ce qu'il faut retenir :

- *Dans l'état actuel des modèles opérationnels du carbone des sols (RothC et Century par exemple), une solution simple est d'ajouter la rhizodéposition au flux de production de biomasse souterraine. Le flux proposé est de 0.25 x la croissance racinaire, avec une incertitude de plus ou moins 0.10 x. Cet apport à est allouer au compartiment végétal le plus labile (rapidement dégradé mais avec le même rendement en humus que les autres apport). Concernant les différentes litières racinaires, les compartimentations courantes en deux sous-compartiments végétaux tenant compte de la composition biochimique sont convenables.*
- *La réalité est cependant assez différente. Les apports de carbone ont des effets sur la minéralisation du carbone Plutôt que d'affiner les paramètres des précédents modèles, il sera nécessaire de développer une modélisation plus prospective, de nouvelle génération, non linéaire, sur la base de stratégies écologiques ou de variations du rendement en composés protégés.*

IMPLICATIONS PRATIQUES, RECOMMANDATIONS, REALISATIONS PRATIQUES, VALORISATION

- **Implications pratiques :**

L'estimation des flux d'apports organiques des cultures au sol est actuellement fondée sur les mesures de biomasse aérienne non récoltée et de biomasse souterraine. La biomasse souterraine est souvent estimée par des relations allométriques. Nous montrons qu'il faut y ajouter la rhizodéposition, de l'ordre de 15 à 35% de la biomasse racinaire. De plus, les restitutions souterraines contribuent plus aux matières organiques à long terme que les restitutions aériennes. Ainsi le rapport de la contribution souterraine à la contribution aérienne aux matières organiques est largement supérieur au rapport des biomasses correspondantes. Récolter les systèmes racinaires végétaux aurait pour conséquence un appauvrissement important des sols en matières organiques.

- **Réalisations pratiques et valorisation :**

Les principales réalisations pratiques prévues sont le paramétrage des modèles courants du carbone organique des sols, pour les flux d'origine souterraine.

Pour une meilleure prévision des flux racinaires, il manque encore une analyse bibliographique internationale des rapports de la production de biomasse racinaire sur la biomasse aérienne, qui sélectionne les études de qualité et prenne en compte les modes opératoires utilisés.

- **Recommandations diverses à l'attention des spécialistes pour l'expression et la mesure des flux de carbone souterrains**

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

Les flux de rhizodéposition posent un problème majeur de dimension et d'unités pour l'expression des résultats. Dans la littérature, des dizaines d'expressions existent, de la mole par millimètre de racine au kg/mètre carré/an en passant par les g/plante/jour ou la proportion de la production primaire brute. A l'issue du projet, nous recommandons que *le flux de rhizodéposition soit exprimé comme ratio de la production racinaire nette*. D'une part cette dernière valeur peut-être mesurée à partir d'augmentation de la masse racinaire dans un intervalle de temps. D'autre part, nous avons montré que la production (croissance) racinaire est un meilleur estimateur statistique de la rhizodéposition que la production primaire totale, aérienne plus souterraine.

Dans les expériences de traçage isotopique, la quantification de la quantité de traceur récupérée sous forme organique dans le sol sept jours après marquage fournit un estimateur des flux rhizodéposés plus fiable que les bilans d'échanges gazeux entre sol, plante et atmosphère, et pragmatique pour l'estimation du flux de production de matières organiques du sol.

PARTENARIATS MIS EN PLACE, PROJETES, ENVISAGES

POUR EN SAVOIR PLUS (QUELQUES REFERENCES)

Fontaine S, Barot S, Barre P, et al. 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 7167, 277-U10.
 Nguyen C. 2003. Rhizodeposition of organic C by plant : mechanisms and control. *Agronomie*, 23, 375-396.
 Rasse D.P., Rumpel C. & Dignac M.-F. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*, 269, 341-356.

LISTE DES OPERATIONS DE VALORISATION ISSUES DU CONTRAT (ARTICLES DE VALORISATION, PARTICIPATIONS A DES COLLOQUES, ENSEIGNEMENT ET FORMATION, COMMUNICATION, EXPERTISES...)

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES	
Publications scientifiques parues	<p>Sébastien Fontaine, Sébastien Barot, Pierre Barré, Nadia Bdioui, Bruno Mary & Cornelia Rumpel. 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. <i>Nature</i>, 7167 Pages: 277-U10.</p> <p>Derrien D., Marol C. & Balesdent J. 2007. Microbial biosyntheses of individual neutral sugars among sets of substrates and soils. <i>Geoderma</i> 139, 190-198.</p> <p>Klumpp, K., Soussana, J.F. & Falcimagne, R. (2007): Long-term steady state ¹³C labelling to investigate soil carbon turnover in grasslands. <i>Biogosciences</i>, 4, 1-10.</p> <p>Derrien D. , C. Marol, M. Balabane & J. Balesdent. 2006. The turnover of carbohydrate carbon in a cultivated soil estimated by ¹³C natural abundances. <i>Europ. J. Soil Sci.</i> 57(4) 547-557.</p> <p>Klumpp, K. & Soussana , J.F. 2007. Plant strategies mediate a trade-off between aboveground productivity and belowground carbon sequestration in grassland mesocosms. <i>Ecol. Letters.</i>, submitted 2007</p>
Publications scientifiques à paraître	<p>D. Derrien and J. Balesdent. A compound-specific model of soil organic carbon dynamics: application to the carbohydrate component</p>
Publications scientifiques prévues	<p>Balesdent J., Kirman S., Péan M. & Marol C. Dynamics of rhizodeposits of <i>Brassica napus</i>, <i>Triticum aestivum</i>, <i>Zea mays</i>, <i>Heliantus annuus</i> in soil: measurements using ¹³C labelling.</p> <p>Klumpp, K., Soussana, J.F. & Loiseau, P. Direct and indirect effects of plant community structure on</p>

	carbon sequestration and turn over in grassland soils. Soil Biology and Biochemistry, In preparation. Personeni, Fontaine, Balesdent, Robin. Impact of artificial root exudates on the mineralization of root litter of Festuca and Ryegrass.
COLLOQUES	
Participations passées à des colloques	
Participations futures à des colloques	Envisageable en 2009 aux journées d'écologie fonctionnelle par exemple
THESES	
Thèses passées	
Thèses en cours	
ARTICLES DE VALORISATION-VULGARISATION	
Articles de valorisation parus	
Articles de valorisation à paraître	
Articles de valorisation prévus	Mary B., Balesdent J. Contribution des apports racinaires aux matières organiques du sol. Perspectives Agricoles. (Article de vulgarisation)
AUTRES ACTIONS VERS LES MEDIAS	
Actions vers les médias (interviews...) effectuées	INRA Colloque "Sol, milieu Vivant". SIA 2008, Février 2008.
Actions vers les médias prévues	
ENSEIGNEMENT - FORMATION	
Enseignements/formations dispensés	
Enseignements/formations prévus	Intégration des résultats majeurs dans un cours de Master 2 co-habilité INPL-UHP-ENGREF, dans le cadre d'une unité d'enseignement 'biologie intégrative du fonctionnement de la rhizosphère"
EXPERTISES	
Expertises menées	
Expertises en cours	Expertises occasionnelles d'articles scientifiques sur le sujet pour Soil Biology & Biochemistry notamment
Expertises prévues	
METHODOLOGIES (GUIDES...)	
méthodologies produites	
méthodologies en cours d'élaboration	
méthodologies prévues	
AUTRES	
Précisez...	

RESUMES

En français

RESUME

Pour la prévision de la gestion quantitative du carbone du sol, un verrou de connaissance concerne le flux d'incorporation de carbone dans les sols par les racines. Le projet a mis en place de nombreuses expérimentations innovantes de traçage isotopique sur des systèmes en blé, colza, maïs, tournesol, ray-grass, fétuque et sur des prairies permanentes pour répondre à quatre grandes questions :

- Quel est l'ordre de grandeur des flux de carbone libéré dans le sol par les racines vivantes (rhizodéposé) ? Nous avons mesuré des flux de l'ordre de 6 à 10% de la production primaire nette, correspondant à 15 à 35% de la production de biomasse racinaire, ce qui est plus bas que la fourchette proposée par la bibliographie.

- Quelle est la nature et quel sera le devenir à long terme du carbone rhizodéposé ? Les polysaccharides sont les composés dominants du flux de rhizodéposition (étude sur blé). Ces derniers proviennent des mucilages et des parois et résidus cellulaires. Les molécules solubles comme les sucres simples et acides organiques sont minoritaires (étude sur blé et colza). Une partie importante du flux de rhizodéposition est rapidement convertie en composés microbiens. Contrairement à ce qui est couramment annoncé, les composés très biodégradables ont un rendement en matières organiques à long terme (plusieurs années) plus important que les composés plus lentement dégradables comme les fibres végétales. Le devenir des litières souterraines prairiales dépend de la stratégie adaptative des espèces, conservatives ou compétitives, via leur composition biochimique, et de la conduite.

- Quel est l'effet de la rhizodéposition et de la libération de carbone racinaire mort sur la dégradation des matières organiques préexistantes du sol ? L'apport de litières racinaires stimule fortement la minéralisation des matières organiques des horizons profonds des sols. Nous avons démontré que la biodégradation des matières organiques anciennes y est limitée par la taille des communautés microbiennes présentes et par le faible apport énergétique ambiant. La stimulation est induite par les apports de composés polymériques et non pas par les petites molécules comme les sucres (Fontaine et al., 2007, Nature, 7167, 277-U10)

- Comment représenter le devenir du carbone souterrain dans les modèles conventionnels de dynamique du carbone des sols ? En première approximation, nous recommandons une procédure d'allocation du carbone rhizodéposé aux compartiments des modèles conventionnels comme RothC ou Century. La non linéarité des effets de priming implique le développement de modèles de nouvelle génération pour améliorer la prévision du devenir du carbone.

Les résultats pratiques du projet seront essentiellement des paramétrages de modélisation du carbone des sols, une réévaluation à la baisse du potentiel de stockage de carbone dans les horizons profonds par l'enracinement profond, et une recommandation : du fait que les restitutions souterraines contribuent en proportion plus aux matières organiques à long terme que les restitutions aériennes, récolter les systèmes racinaires végétaux aurait pour conséquence un appauvrissement important des sols en matières organiques et donc de leur qualité.

MOTS CLES

carbone du sol, matières organiques, racines, rhizodéposition, exsudation.

In English

ABSTRACT

1/2-1 page

For an accurate management of soil carbon, there is need for data on the contribution of live root-derived carbon (rhizodeposition) on soil carbon storage. We developed a set of labelling experiments on wheat, maize, rape, sunflower, *Lolium*, *Festuca* and permanent grasslands, to answer four great questions.

- How much does the flow of rhizodeposition account for in the soil carbon budget ? We measured rhizodeposition equalling 4 to 12% of the net primary production, which means 15 to 35 % of the net root growth.

- What are the nature and fate of rhizodeposits ? Rhizodeposition is dominated by polysaccharides and small molecules is a minor part. Exudates are rapidly converted to microbial products with a high yield. The overall rhizodeposition-derived carbon has a high persistence in soils. The fate of grass litter is highly dependent on biochemical composition, the latter being in relation with the adaptative strategy of species.

- What is the effect of root litter input on pre-existing soil carbon. We demonstrated that the input of fresh polymeric carbon induced a strong mineralization of soil carbon in deep layers (Fontaine et al., 2007, Nature, 7167, 277-U10). The incorporation of small molecules had no similar effects.

- How can we model root-derived carbon in soil carbon models ? As a first approximation, we suggest in the frame of current models e.g., RothC or Century, to add rhizodeposition as a proportion of root growth and to allocate it to the metabolic plant compartments of soil C. Priming effects will involve new generations of models, which will be non linear and based on ecological approaches.

The practical outputs of the project, beyond model parametrization are the following. We re-evaluate down the potential for carbon sequestration in deep soil layers by deep-rooted plants. Due to the higher contribution of root-driven carbon to soil organic matter compared with shoot-derived material, we consider that the harvesting of plant rooting systems would severely decrease soil organic matter content and soil quality.

KEY WORDS

soilcarbon, soil organic matter, plant roots, rhizodeposition, exudation, priming effect

RAPPORT SCIENTIFIQUE

(Environ 30 pages, hors annexes)

TITRE DU PROJET

**LA SOURCE RACINAIRE DE CARBONE POUR LA GESTION ET LA MODELISATION
DES MATIERES ORGANIQUES DES SOLS (RACINE-C)**

NOM DU PROGRAMME

GESSOL

Nom du responsable scientifique du projet

Jérôme Balesdent

INRA UR 1119 Géochimie des Sols et des Eaux Europôle de l'Arbois BP 80 13525 Aix en
Provence Cedex 04

Noms des autres partenaires scientifiques bénéficiaires

Laboratoire d'Ecologie Microbienne de la Rhizosphère

UMR 6191 CNRS-CEA-Univ. de la Méditerranée

CEA DEVM Centre de Cadarache 13108 Saint-Paul-lez-Durance Cedex France

Groupe de Recherches et d'Applications en Phytotechnologies

CEA / DEVM. Centre de Cadarache 13108 Saint-Paul-Lez-Durance Cedex

UMR "Agronomie et Environnement"

ENSAIA "Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires"

BP 172 54505 Vandœuvre lès Nancy

INRA "Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial", 234 Avenue du Brézat, 63100
Clermont-Ferrand

Note importante

Cette partie peut être rendue sous forme non modifiable (fichier pdf de préférence).

Son format est laissé à la libre appréciation de ses rédacteurs.

Résumé des principaux résultats obtenus

Pour la prévision de la gestion quantitative du carbone du sol, un verrou de connaissance concerne le flux d'incorporation de carbone dans les sols par les racines. Le projet a mis en place de nombreuses expérimentations innovantes de traçage isotopique sur des systèmes en blé, colza, maïs, tournesol, ray-grass, fétuque et sur des prairies permanentes pour répondre à quatre grandes questions :

- Quel est l'ordre de grandeur des flux de carbone libéré dans le sol par les racines vivantes (rhizodéposé) ? Quelle est la nature et quel sera le devenir à long terme du carbone rhizodéposé ? Quel est l'effet de la rhizodéposition et de la libération de carbone racinaire mort sur la dégradation des matières organiques préexistantes du sol ? Comment représenter le devenir du carbone souterrain dans les modèles de dynamique du carbone des sols ?

Les flux de rhizodéposition des plantes cultivées annuelles s'élèvent plutôt à 6-10% de la photoassimilation qu'aux 10-30% de la littérature. Ces informations ont été obtenues par marquages pulse-chasse au $^{13}\text{CO}_2$ de maïs, blé, tournesol, colza.

Les rhizodépôts sont en majorité des sucres, où prédomine le glucose. Ces sucres sont engagés dans des polymères excrétés ou pariétaux. La libération de sucres libres est minoritaire par rapport à celle des polymères. Ces informations ont été obtenues de l'analyse des flux de carbohydrates marqués ^{13}C dans la rhizosphère de blé et de colza.

Les sucres simples (exsudats) libérés dans le sol sont biodégradés très vite dans les sols. Cependant la production microbienne (rendement d'assimilation) est élevée et nous avons montré un résultat contre-intuitif: les composés très facilement biodégradables comme les exsudats ont une rémanence à long terme dans les sols supérieure ou égale à celle des autres produits végétaux.

L'effet de priming (priming effect : stimulation de la biodégradation des matières organiques du sol par l'apport de carbone végétal dégradable) a été démontré par incorporation de cellulose marquée. L'expression du priming par les apports racinaires sera plus importante sur les matières organiques profondes, dont la dégradation est limitée par la faible densité de microorganismes.

L'expression du priming effect par les exsudats d'une part et par les litières racinaires d'autre part est évaluée par des expériences de double marquage ^{13}C ^{14}C en cours d'interprétation.

La stratégie de modélisation proposée pour le devenir des rhizodépôts à long terme est la suivante. Les modèles de type RothC ou Century apparaissent adaptés à décrire le devenir du carbone rhizodéposé en première approximation : les compartiments végétaux décomposables (DPM) et résistants (RPM) y ont les mêmes rendements de production en composés stables. Les exsudats et rhizodépôts alimentent le compartiment dit "DPM". Le flux de rhizodépôts est à exprimer par un paramètre de proportion de la production nette de biomasse racinaire. Cette proportion est de 15 à 35%. Les litières racinaires alimentent classiquement DPM et RPM.

La stratégie de modélisation de l'impact de second ordre des apports de carbone souterrain sur les matières organiques est plus complexe, non linéaire et nécessitera une modélisation plus prospective, de nouvelle génération, sur la base de stratégies écologiques.

Articles publiés

Sébastien Fontaine, Sébastien Barot, Pierre Barré, Nadia Bdioui, Bruno Mary & Cornelia Rumpel. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. 2007, *Nature*, 2007, doi:10.1038/nature06275.

Derrien D., Marol C. & Balesdent J. 2007. Microbial biosyntheses of individual neutral sugars among sets of substrates and soils. *Geoderma* 139, 190-198.

Klumpp, K., Soussana, J.F. & Falcimagne, R. (2007): Long-term steady state ^{13}C labelling to investigate soil carbon turnover in grasslands. *Biogosciences*, 4, 1-10.

Derrien D., Marol C. & Balesdent J. 2007. Microbial biosyntheses of individual neutral sugars among sets of substrates and soils. *Geoderma* 139, 190-198

Derrien D. , C. Marol, M. Balabane & J. Balesdent. 2006. The turnover of carbohydrate carbon in a cultivated soil estimated by ^{13}C natural abundances. *Europ. J. Soil Sci.* 57(4) 547-557

Publications en préparation

Balesdent J., Kirman S., Péan M. & Marol C. Dynamics of rhizodeposits of *Brassica napus*, *Triticum aestivum*, *Zea mays*, *Heliantus annuus* in soil: measurements using ^{13}C labelling.

D. Derrien and J. Balesdent. A compound-specific model of soil organic carbon dynamics: application to the carbohydrate component.

Mary B., Balesdent J. Contribution des apports racinaires aux matières organiques du sol. *Perspectives Agricoles*. (Article de vulgarisation)

Rappel introductif

Les matières organiques sont une composante majeure de la qualité des sols. La contribution des systèmes racinaires au carbone des sols doit être mieux déterminée. En particulier dans un contexte d'exportation croissante de carbone des agrosystèmes (productions énergétiques de deuxième génération par exemple) cette source pourrait devenir la seule source de matière organique. Des incertitudes voire des hypothèses contradictoires persistent, d'une part sur le flux de carbone injecté dans les sols, et d'autre part sur les effets indirects sur le carbone: soit biodégradation des matières organiques anciennes induite par la l'injection de carbone racinaire, soit préservation sélective du carbone d'origine racinaire.

Certains travaux avancent que le carbone d'origine racinaire en est la source principale (Rasse et al. 2005 *Plant and Soil*; Balesdent et Balabane 1996 *Soil Biol. Biochem.* 28, 1261) des matières organiques. La rhizodéposition est la libération directe de carbone organique dans les sols par les racines vivantes. Il s'agit d'exsudats, de mucilages, de parois, de cellules corticales et de la coiffe. Ce flux est décrit dans la littérature internationale comme variant de 4 à 30% de la production primaire (Nguyen, *Agronomy*, 2003). Ce flux de carbone de l'atmosphère au sol est le poste le moins connu du cycle terrestre du carbone, en raison des difficultés de mesure de flux et de caractérisation des composés. Les flux de rhizodéposition ne sont pas clairement quantifiés, et encore moins caractérisés chimiquement, ce qui en fait un verrou pour la modélisation du carbone des sols.

Egalement, la productivité primaire souterraine est évoquée pour expliquer la différence de stockage de carbone organique entre les systèmes prairiaux et les grandes cultures. En systèmes prairiaux, la différence de production souterraine et la nature des litières souterraines

entre les graminées est évoquée pour expliquer la différence de stockage de carbone organique au sein des différents modes de gestion.

L'objectif final du projet est d'incorporer la source de carbone racinaire dans les modèles de la dynamique des matières organiques.

Objectifs détaillés

Le présent projet vise à répondre à un ensemble de questions nouvelles sur cette problématique.

La première série de questions concerne l'effet de premier ordre de la rhizodéposition sur la réserve de carbone des sols. Il s'agit d'abord de *quantifier les flux* de carbone rhizodéposé et leurs facteurs de variations. Ensuite de *déterminer le devenir* des produits rhizodéposés : les produits sont-ils transitoires ou rémanents dans les sols ? La démarche est ici de déterminer *la nature des composés* et leur cinétique de décomposition à moyen terme, à des fins de modélisation. Pour les graminées prairiales, la production carbonée souterraine sera mise en relation avec la stratégie adaptative des espèces. Plusieurs agrosystèmes modèles sont choisis : cultures de blé, colza, maïs, systèmes prairiaux à gestions contrastées.

La seconde série de questions concerne l'effet de deuxième ordre de la rhizodéposition sur la réserve de carbone des sols, via les effets dits de *priming*, c'est à dire les effets indirects de la production organique rhizosphérique sur la minéralisation des matières organiques préexistantes dans le sols. Une des hypothèses est une surminéralisation due à l'induction de l'activité enzymatique et à la stimulation de populations dégradantes (Fontaine, 19XX). Cet effet serait impliqué dans la stratégie d'acquisition des éléments nutritifs du sol. Les réponses à ces questions sont élaborées sous forme de modélisations et d'éléments de modélisation.

Les résultats sont reportées en quatre parties concernant ces séries de questions.

Démarches et techniques spécifiques

Le projet est mené en collaboration étroite entre quatre équipes proposant chacune des méthodes spécifiques et complémentaires de marquage isotopique, d'analyse isotopique moléculaire, d'analyse des biotransformations du carbone, ainsi que des agrosystèmes modèles étudiés par ailleurs.

Les équipes ont fait systématiquement appel au *traçage isotopique du carbone* photoassimilé et transloqué vers les racines. Il s'agit d'utiliser du CO₂ marqué au carbone 13, soit à 100% sur des temps courts (pulse chase), soit en faible marquage sur des temps plus longs (marquages continus), soit sur des mésocosmes avec sol reconstitué, soit sur des monolithes de prairie. L'isotope ¹⁴C est utilisé également pour des doubles marquages spécifiques. Enfin la datation au ¹⁴C a été utilisée pour évaluer l'effet des apports de substrats dégradables sur la minéralisation des matières organiques anciennes.

La détermination de la nature des rhizodépôts est obtenue par une méthode innovante d'analyse moléculaire du carbone marqué par couplage de chromatographie en phase gazeuse et spectrométrie de masse isotopique (Derrien et al., 2004 Rapid Comm. Mass Spectrom. 17, 2626).

Les sols et sites ont été choisis pour leurs caractéristiques techniques et le potentiel de capitalisation des recherches sur des sites collectifs pour les bilans du carbone (Parcelle de longue durée B1 des Closeaux à l'INRA à Versailles), parcelles de l'INRA à Clermont-Theix tirées du site de l'Observatoire de Recherche en Environnement (ORE) « Prairies, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité » (PCBB).

1. Estimations des flux de carbone libéré dans le sol par les racines

1.1. Mise au point d'estimateurs du flux rhizodéposé en sol réel.

Cette question difficile est adressée depuis plusieurs années à la communauté scientifique. En bref, les difficultés sont imputables à :

- la confusion possible entre carbone du milieu et carbone rhizodéposé. Ceci impose de recourir à des traçages isotopiques.
- le caractère transitoire d'une partie des composés, empêchant l'estimation de flux bruts par mesure de concentrations des produits présents
- l'analyse du flux de l'isotope dans le CO₂ apporte peu d'information : la part de respiration autotrophe (des racines) ne peut pas être distinguée du CO₂ provenant de la respiration. Les méthodes visant à estimer la part de la respiration autotrophe par traitement du signal du flux de CO₂. Ainsi une étude antérieure du groupe avait invalidé une hypothèse ancienne de déconvolution du flux d'émission du ¹⁴CO₂ pour cet objectif (Todorovic et al, 2001).

Nous avons donc développé le traçage pulse-chasse ¹³C sur systèmes sol-plante en pots et avons élaboré dans le projet une méthode fondée sur la quantité de traceur résiduel dans le sol sept jours après marquage. Nous avons effectué des cinétiques complètes de transfert du ¹³C au sol dans la gamme 0-21 jours, en trois répétitions chacune, sur deux systèmes : maïs et blé au tallage. Deux autres conditions expérimentales significative ont concerné deux conditions du sol. L'état hydrique (pF 2.5) choisi en dessous de la capacité au champ souvent utilisée, mais plus représentatif des conditions de culture. Ceci a imposé un arrosage contrôlé et apporté à différentes profondeur du sol. La géométrie des pots cylindro-coniques longs permet une exploration racinaire complète du sol, sans accumulation de racines à la base.

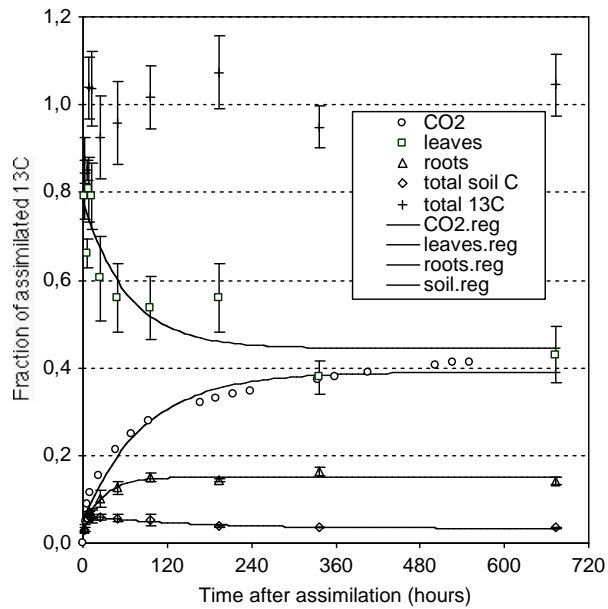
L'expérience la plus complète a porté sur un système de colza (Figure 1.1.), où les flux de ¹³CO₂ ont été mesurés, pour la fermeture du bilan. Les enseignements de l'ensemble des expériences cinétiques sont les suivants.

- Dans toutes les expériences cinétiques, un "plateau" des concentrations est observé après 7 jours suivant le marquage (168 heures)
- La part du carbone extractible à l'eau dans le carbone net rhizodéposé est toujours nettement minoritaire, et tend vers zéro après 7 jours
- La cinétique peut être déconvoluée comme une composante constante et une composante biodégradable. De ces résultats, nous avons choisi un mode d'expression opérationnel du flux de rhizodéposition, en proportion de la production racinaire nette.

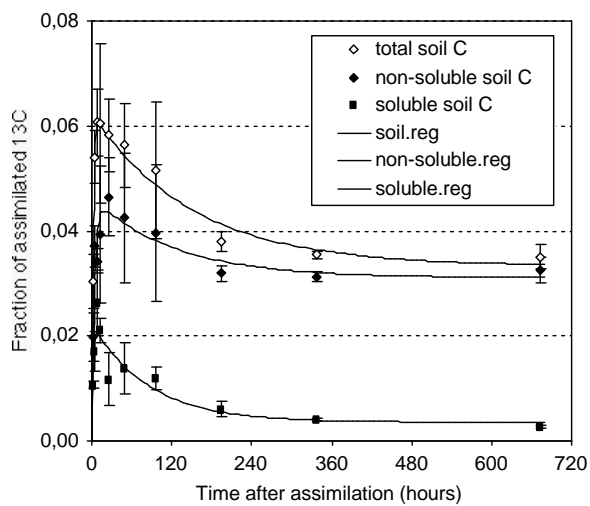


Photos 1.1. Système racinaire de colza extrait des expérimentations de pulse-chasse ^{13}C , avant et après séparation des racines grossières.

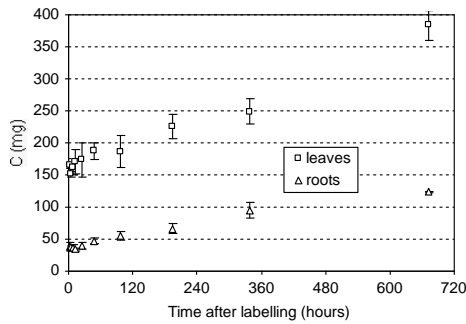
a.



b.



c.



d.

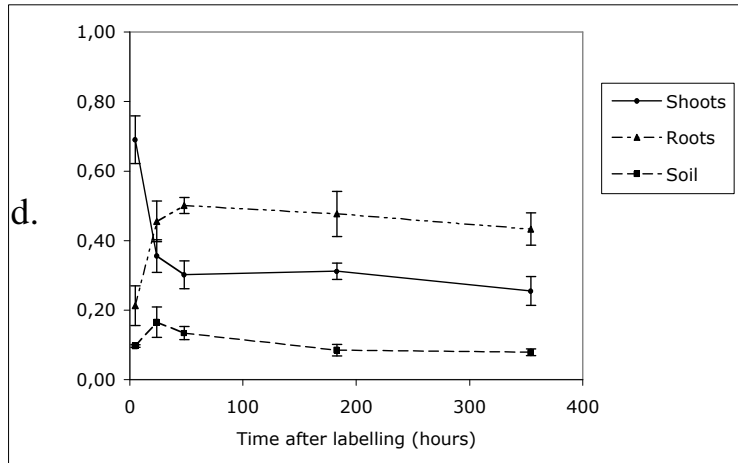
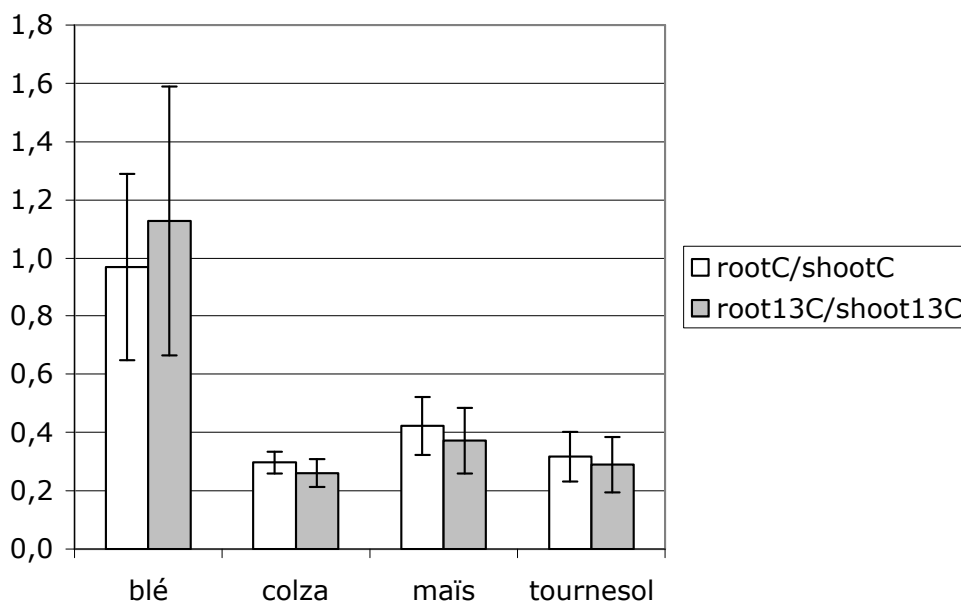


Figure 1.1. a. Devenir du ¹³C photoassimilé dans les compartiments de systèmes sol-colza après marquage (stade au marquage : 21 jours après émergence). Les barres correspondent à un écart-type de trois plantes. b. Zoom sur le ¹³C du sol de la figure précédente, et répartition entre carbone extractible à l'eau et carbone ion extractible à l'eau. c. Evolution de la masse aérienne et masse racinaire de plants de colza après marquage. d. Devenir du ¹³C photoassimilé dans les compartiments de systèmes sol-blé après marquage (stade tallage).

1.2. Flux de rhizodéposition de plants de blé, colza, tournesol

Les marquages ont été répétés avec mesure de l'allocation du ¹³C sept jours après marquage, soit à l'atteinte du plateau cinétique. Une estimation de la part des exsudats biodégradée permet d'estimer le flux de rhizodéposition entre 15% (tournesol) et 35% (maïs) de la fixation nette dans les racines (production nette de biomasse racinaire).

a.



b.

¹³C du sol/¹³C des racines

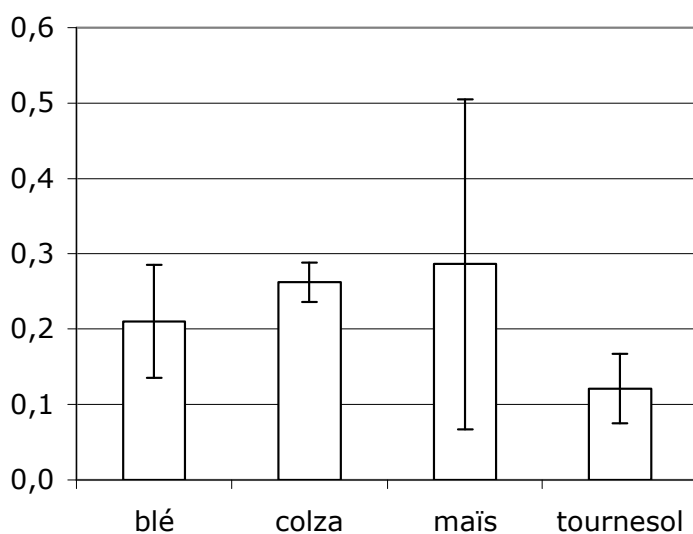


Figure 1.2. a. Rapport du carbone des racines/parties aériennes (root/shoot) de cultures marquées. En blanc le rapport des quantités totales de carbone (marqué et non marqué), en gris le carbone marqué. La similitude montre que l'allocation du marquage est représentative de l'allocation intégrée des photoassimilats sur toute la période de croissance. La forte production racinaire du blé est liée au stade du tallage.

b. Rapport de la quantité de ¹³C photoassimilé récupéré dans le sol à la quantité présente dans les racines, sept jours après marquage pour quatre espèces.

1.3. Flux de carbone rhizosphérique en systèmes prairiaux

Nous avons mis en place un dispositif permettant le marquage en continu de végétation basse (12 m²) pendant plusieurs années. Le marquage par le ¹³C est assuré par élimination du CO₂ de l'air ambiant sur un tamis moléculaire auto-régénérant et remplacement par du CO₂

appauvri en ^{13}C ($-34.7 \pm 0.03\text{‰}$), d'origine fossile. Le dispositif, qui comprend 16 réplicat, permet de tracer le devenir du carbone photosynthétique dans des systèmes sol-plante à la lumière naturelle et à la température extérieure. La méthode a été appliquée à l'étude du devenir du carbone d'origine souterraine et le turnover du carbone de deux prairies obtenues d'expérimentations de long terme. Nous y avons également testé l'hypothèse que la perturbation par la coupe ou le pâturage augmentait la vitesse de d'composition et le recyclage du carbone d'origine racinaire (fractions grossières supérieures à 0.2 mm. Le delta ^{13}C du CO_2 ambiant était de $-21.5 \pm 0.27\text{‰}$ et les plantes (parties aériennes) ont atteint delta ^{13}C de $-40.8 (\pm 0.93)$ et $-42.2\text{‰} (\pm 0.60)$ dans les deux systèmes, respectivement. Le dépouillement des flux de carbone incorporé par les systèmes racinaires est en cours de dépouillement, mais déjà l'hypothèse d'un temps de résidence plus long du carbone dans les systèmes non perturbés, non coupés, est déjà validée. Klumpp, K., Soussana, J.F. & Falcimagne, R. (2007): Long-term steady state ^{13}C labelling to investigate soil carbon turnover in grasslands. *Biogosciences*, 4, 1-10.

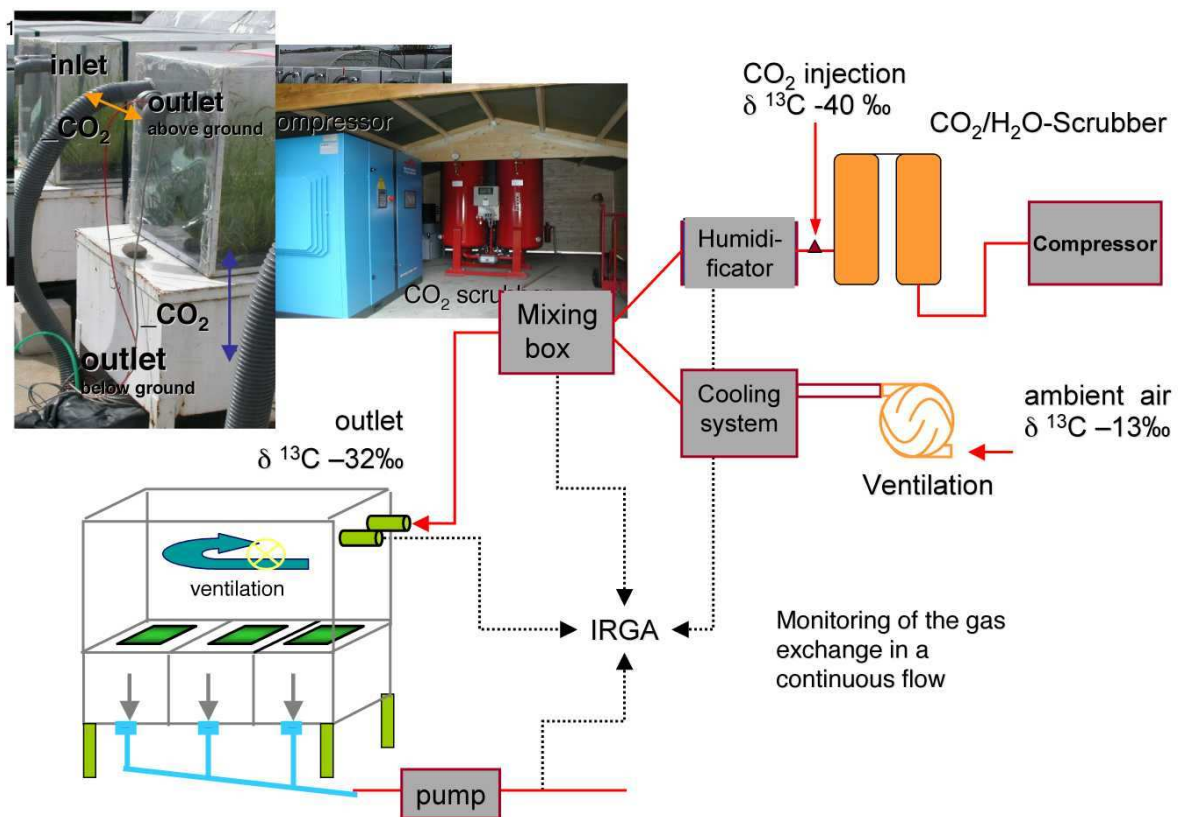


Figure 1.3. Schéma du dispositif de marquage continu pluriannuel de systèmes prairiaux à Clermont

1.4. Cette partie nous amène d'autre part à formuler des recommandations diverses à l'attention des spécialistes pour l'expression et la mesure des flux de carbone souterrains. Nous recommandons que la mesure de biomasse végétale souterraine sèche fasse appel au dosage soit de la teneur en carbone soit de la perte au feu de la matière sèche de racines pesée. En effet l'expérience montre que les masses de racines récupérées de sols contiennent la plupart du temps une proportion importante (plusieurs dizaines de %) de minéraux du sol, peu perceptibles en raison de leur densité très élevée et coloration faible. Ceci même après lavage en laboratoire par des solutions salines. Confondre la contamination minérale avec de la matière végétale peut amener à surestimer d'autant les biomasses ou productions primaires souterraines.

Les flux de rhizodéposition posent un problème majeur de dimension et d'unités pour l'expression des résultats. Dans la littérature, des dizaines d'expressions existent, de la mole par millimètre de racine au kg/mètre carré/an en passant par les g/plante/jour ou la proportion de la production primaire brute. A l'issue du projet, nous recommandons que le flux de rhizodéposition soit exprimé comme ratio de la production racinaire nette. D'une part cette dernière valeur peut-être mesurée à partir d'augmentation de la masse racinaire dans un intervalle de temps. D'autre part, nous avons montré que la production (croissance) racinaire est un meilleur estimateur statistique de la rhizodéposition que la production primaire totale, aérienne plus souterraine.

Dans les expériences de traçage isotopique, la quantification de la quantité de traceur récupérée sous forme organique dans le sol sept jours après marquage fournit un estimateur des flux rhizodéposés plus fiable que les bilans d'échanges gazeux entre sol, plante et atmosphère, et pragmatique pour l'estimation du flux de production de matières organiques du sol.

En conclusion partielle

Pour les quatre plantes testées, blé, maïs, tournesol, colza, le flux de rhizodéposition en période de croissance est de l'ordre de 6 à 10% de la production primaire nette, correspondant à 15 à 35% de la production de biomasse racinaire.

Dans des projets qui viseraient à estimer la production primaire nette souterraine, l'erreur sur la mesure de biomasse racinaire elle-même peut être supérieure à l'erreur liée à la méconnaissance du flux de rhizodéposition.

Les flux de rhizodéposition des graminées prairiales sont en cours d'interprétation.

2. Nature des rhizodépôts et devenir à moyen et long terme

2.1. Nature des rhizodépôts de blé

Ces informations ont été obtenues de l'analyse des flux de carbohydrates marqués ^{13}C dans la rhizosphère de blé. Les rhizodépôts sont en majorité des sucres (70% dès le marquage), où prédomine le glucose. Ces sucres sont engagés dans des polymères excrétés ou pariétaux. La libération de sucres libres (extractibles à l'eau) est minoritaire par rapport à celle des polymères. Ceux-ci libérés dans le sol sont biodégradés très vite dans le sols. Suit une phase de conversion des exsudats en corps microbiens et une production plus lente de polymères pariétaux et de mucilages. La proportion de sucres microbiens est estimés à partir d'incubations séparées de glucose ^{13}C , et à partir de la proportion de rhamnose, galactose et mannose vs arabinose et xylose. Très vite (à 15 jours), la composition des sucres du carbone rhizodéposé est très proche de la composition des sucres des matières organiques du sol.

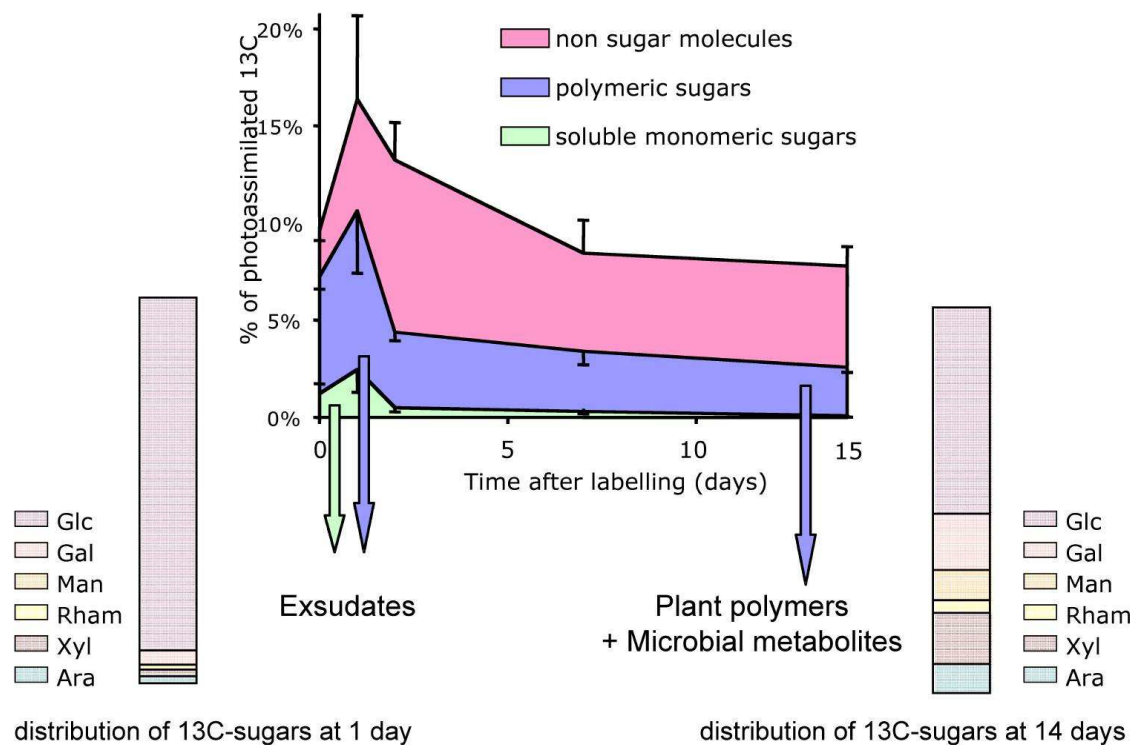


Figure 2.1. Représentation synthétique de la dynamique des carbohydrates du carbone rhizodéposé dans les cultures de blé au stade végétatif du tallage

2.2. Devenir du carbone rhizodéposé par le blé.

Des approches à deux échelles de temps ont permis de démontrer un résultat contre-intuitif: les composés très facilement biodégradables comme les exsudats ont une rémanence à long terme dans les sols supérieure ou égale à celle des autres produits végétaux.

(i) L'incubation pendant 18 mois de glucose ^{13}C a montré une stabilisation à long terme du carbone microbien.

Derrien D., Marol C. & Balesdent J. 2007. Microbial biosyntheses of individual neutral sugars among sets of substrates and soils. *Geoderma* 139, 190-198.

(ii) L'analyse sur une chronoséquence de 25 ans de l'âge des sucres du sol montre qu'une partie des sucres a un temps de résidence dans les sols de plusieurs dizaines d'années, soit autant que les composés dits humifiés des sols.

Référence Derrien D. , C. Marol, M. Balabane & J. Balesdent. 2006. The turnover of carbohydrate carbon in a cultivated soil estimated by ^{13}C natural abundances. *Europ. J. Soil Sci.* 57(4) 547-557

Dans un projet parallèle au projet GESSOL, nous avons également identifié les microorganismes qui consomment les exsudats et rhizodépôts. Nous avons dans ce but réalisé une culture des plantes marquées à 90% par le carbone 13 (première mondiale), sur le même sol. Les microbes consommant les exsudats sont eux aussi composés de 90% de carbone 13, ainsi que leur ADN. Les ADN marqués au ^{13}C sont ensuite séparés des ADN non marqués des microorganismes endogènes du sol par ultracentrifugation. Ainsi l'analyse taxonomique semi-quantitative des microbes ayant spécifiquement consommé les rhizodépôts peut être faite par analyse moléculaire des ADN.

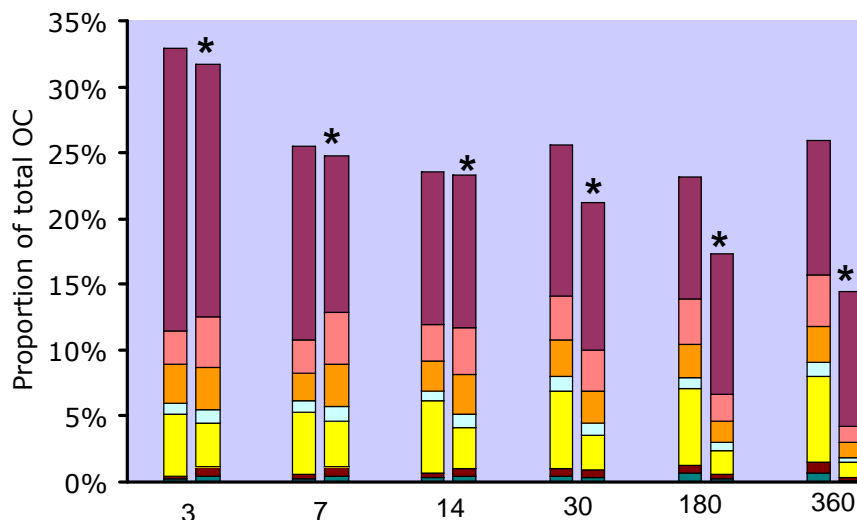


Figure 2.2. Incubation à moyen terme des produits microbiens issus de l'assimilation d'un sucre simple, du glucose marqué au ^{13}C , dans le sol des Closeaux. Après un an il reste 30% du carbone du substrat initial. Ici est représentée la proportion du carbone marquée, sous forme de sucres neutres. Cette expérience montre la relative rémanence des sucres microbiens dans le sol.

2.3. Devenir des litières racinaires prairiales

Les hypothèses de travail étaient les suivantes :

- Sur le plan de la composition biochimique de la litière, on fait l'hypothèse d'une décomposition plus rapide de la litière de l'espèce compétitive (*Lolium*) par rapport à celle de la conservatrice (*Festuca*), en raison d'une composition biochimique plus fermentescible (plus d'éléments solubles, plus d'azote, moins de lignine, plus faible C/N). Sur le plan de la morphologie racinaire, l'espèce conservatrice (la fétuque ovine), ayant des racines plus fines devrait montrer une décomposition plus rapide.

L'approche expérimentale a été la suivante :

Une première phase a consisté à mettre en culture les 2 espèces prairiales, la Fétuque ovine (FO : *Festuca ovina*) et le Ray-grass anglais (LP : *Lolium perenne* L.), séparément dans des bacs disposés dans une serre enrichie en CO_2 d'origine industrielle (delta ^{13}C de -40 à -50 pm), de manière à appauvrir en ^{13}C la biomasse produite. Les racines de ces 2 espèces ont été récoltées après 4 mois de culture afin d'obtenir des litières racinaires.

La seconde phase a consisté à incuber à température constante ces litières racinaires (0,3 g) pendant 5 mois dans un cylindre contenant 250 g de sol profond, prélevé à plus de 60 cm sous une prairie permanente auvergnate. Le cylindre de sol est disposé dans un incubateur hermétique de 2 litres, régulièrement aéré pour éviter l'anoxie. Des pesées régulières permettent de réguler l'humidité du sol. Ces expériences ont été combinées avec l'ajout ou non de glucose- ^{14}C , simulant l'apport additionnel d'exsudat (partie 3.2)

Cinétique de minéralisation des litières dans le sol

Les quantités de C minéralisées sont inférieures pour le sol sans litières que dans le cas du sol présentant des litières enfouies (figure 2.2.1.). La minéralisation est supérieure pour le sol avec litière racinaire de ray-grass qu'avec litière de fétuque.

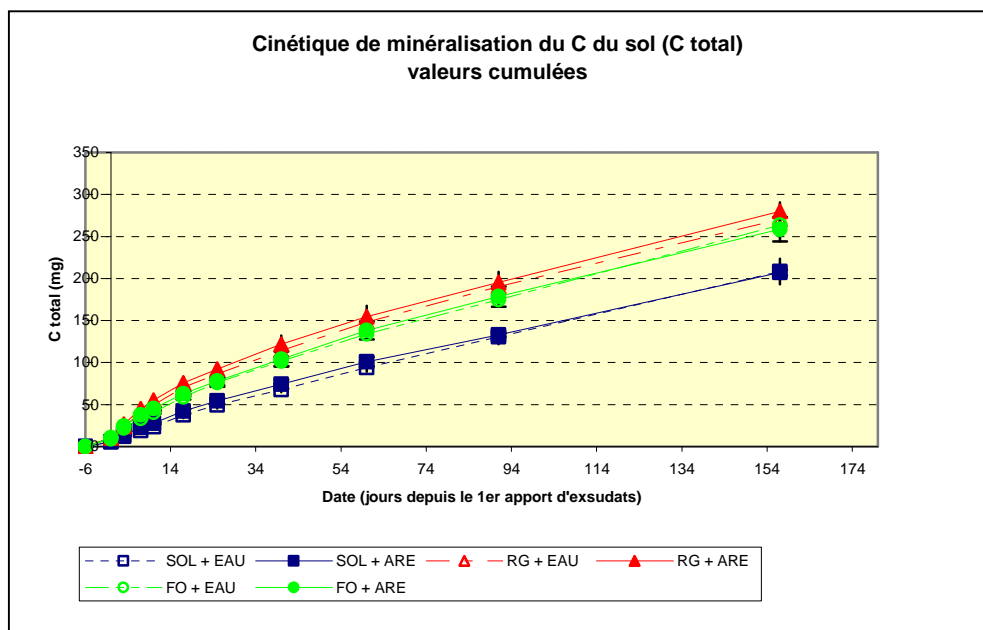


Figure 2.3 : Evolution cumulée de la quantité de C minéralisé au cours de l'incubation des litières racinaires dans le sol. (FO : Festuca ovina; LP : Lolium perenne L.; ARE fait référence à un apport supplémentaire de glucose ^{14}C , cf. partie 3.2)

L'abondance isotopique ^{13}C du flux de minéralisation du sol a été mesurée à 4 dates (10, 17, 91 et 157 j) après l'addition de la solution d'exsudats. La figure 2.3, qui présente les données à 10 jours, est représentative des 3 autres dates. On constate un appauvrissement en ^{13}C dans les sols ayant reçu une litière, montrant que la minéralisation des litières appauvries en ^{13}C contribue significativement au flux respiratoire. Le sol avec litière de ray-grass est plus appauvri que le sol avec litière de fétuque, indiquant que la litière de ray-grass se décompose plus ou plus vite que la litière de fétuque, ce qui confirme l'hypothèse de la composition chimique plus fermentescible de cette espèce. La cinétique de dégradation des litières racinaires dépend plus de la composition biochimique des tissus (matériaux facilement accessibles pour la biomasse microbienne) que de la morphologie des racines. L'espèce compétitive (le ray-grass) présentant plus de composés fermentescibles est plus facilement dégradée que l'espèce conservatrice (la fétuque)

L'étude confirme une décomposition plus rapide de la litière de l'espèce compétitive (Lolium) par rapport à celle de la conservatrice (Festuca), certainement en raison d'une composition biochimique plus fermentescible (plus d'éléments solubles, plus d'azote, moins de lignine, plus faible C/N). L'espèce conservatrice, bien qu'ayant des racines plus fines se décompose moins rapidement suggérant la primauté de la composition biochimique des tissus sur la morphologie des racines pour la dégradation des litières racinaires. Le devenir des litières souterraines prairiales dépend de la stratégie adaptative des espèces, via leur composition biochimique. Ce devenir dépend aussi de la conduite, en particulier de la coupe ou de la consommation herbivore des parties aériennes.

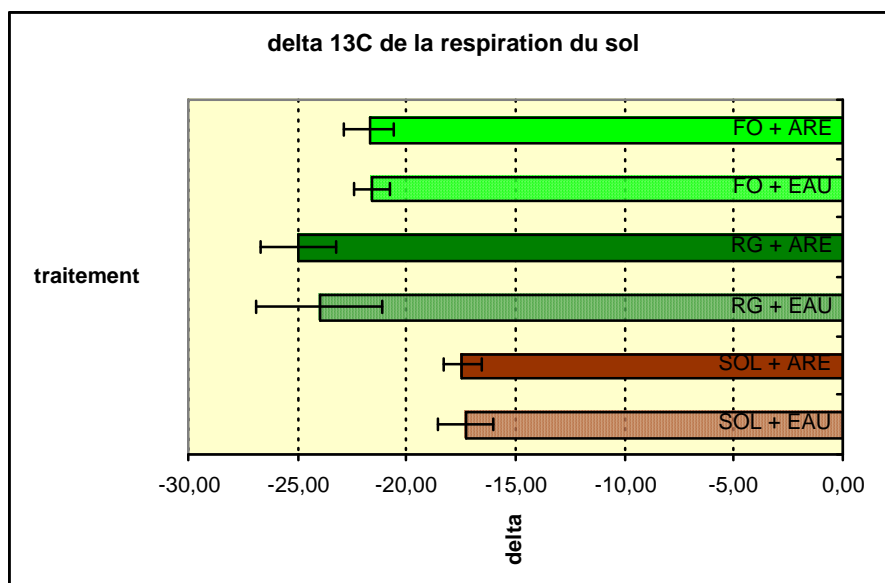


Figure 2.4. Signature isotopique ^{13}C (delta ^{13}C) de la respiration du sol, 10 jours après le début des injections d'exsudats artificiels sur les litières enfouies. (FO : Festuca ovina; LP : Lolium perenne L.; ARE fait référence à un apport supplémentaire de glucose ^{14}C , cf. partie 3.2)

En conclusion partielle :

Les polysaccharides sont les composés dominants du flux de rhizodéposition (étude sur blé). Ces derniers proviennent des mucilages et des parois et résidus cellulaires. Les molécules solubles comme les sucres simples et acides organiques sont minoritaires (étude sur blé et colza). Une partie importante du flux de rhizodéposition est rapidement convertie en composés microbiens.

Contrairement à ce qui est couramment annoncé, les composés très biodégradables ont un rendement en matières organiques à long terme (plusieurs années) plus important que les composés plus lentement dégradables comme les fibres végétales. En particuliers, les rhizodépôts ont un rendement en matières organiques supérieur ou égal à celui des restitutions aériennes de la plante.

Le devenir des litières souterraines prairiales dépend de la stratégie adaptative des espèces, conservatives ou compétitives, via leur composition biochimique. Ce devenir dépend aussi de la conduite, en particulier de la coupe ou de la consommation herbivore des parties aériennes.

3. Implications du priming effect (stimulation de la biodégradation) associé à la rhizodéposition sur la dynamique des matières organiques :

3.1. Démonstration et quantification du priming effect

Cette partie a été co-financée par le projet GESSOL et par le projet ANR-05-ECCO-006-01 "BIOMOS".

Elle a donné lieu à la publication de : Sébastien Fontaine, Sébastien Barot, Pierre Barré, Nadia Bdioui, Bruno Mary & Cornelia Rumpel 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 7167,277-U1. Odoi:10.1038/nature06275.

La libération de carbone par les racines peut affecter autant la dynamique du carbone par stimulation de la biodégradation des matières organiques du sol que par le seul flux de carbone injecté.

Pour tester cette hypothèse, du sol a été prélevé dans une couche profonde (60-80 cm) du sol de prairie permanente du projet et mis à incuber avec de la cellulose ; la cellulose, composant principal des litières végétales notamment des racines, jouant le rôle de substrat énergétique. La technique utilisée se base sur un double marquage de la cellulose. Cette méthode innovante permet de tracer les décompositions du carbone du sol et de la cellulose, et de déterminer simultanément l'âge moyen du carbone du sol respiré par les microbes (5). Du sol sans cellulose a été également incubé comme témoin.

L'incubation du sol sans cellulose induit la libération de CO₂ (figure 3.1). Cela montre qu'il y a des microbes métaboliquement actifs dans les couches profondes du sol et qu'une fraction du carbone du sol est dégradable. La datation du CO₂ libéré indique que les microbes dégradent principalement des matières organiques récentes (tableau 3.1). Nous montrons clairement (figure 3.1) que l'apport de cellulose stimule fortement la respiration et la croissance des microbes. La stimulation des décomposeurs s'accompagne d'une surproduction de CO₂ non marqué provenant de la décomposition du carbone humifié du sol. De plus, le contenu en ¹⁴C du CO₂ provenant du carbone du sol diminue significativement après l'apport de cellulose indiquant que les microbes stimulés dégradent du carbone très ancien (tableau 3.1). Les calculs indiquent que le pool de carbone du sol libéré par la stimulation des microbes est âgé en moyenne de 2567 ± 226 ans. Ces résultats démontrent que l'activité des microbes dans les couches profondes du sol est limitée par la disponibilité de substrat facilement décomposable (limitation énergétique).

La décomposition du carbone ancien diminue significativement avec l'épuisement de la cellulose (figure 1). Par conséquent, bien que les microbes soient capables de dégrader le C ancien, l'acquisition d'énergie à partir de ce substrat ne permet pas de soutenir une activité biologique. Cela suggère que l'énergie requise pour dégrader le carbone humifié (par exemple, la production d'enzymes extracellulaires) est supérieure à l'énergie produite par le catabolisme de ce substrat. Le maintien à long terme des activités microbiennes dépend d'un apport permanent de litières végétales fraîches et énergétiques.

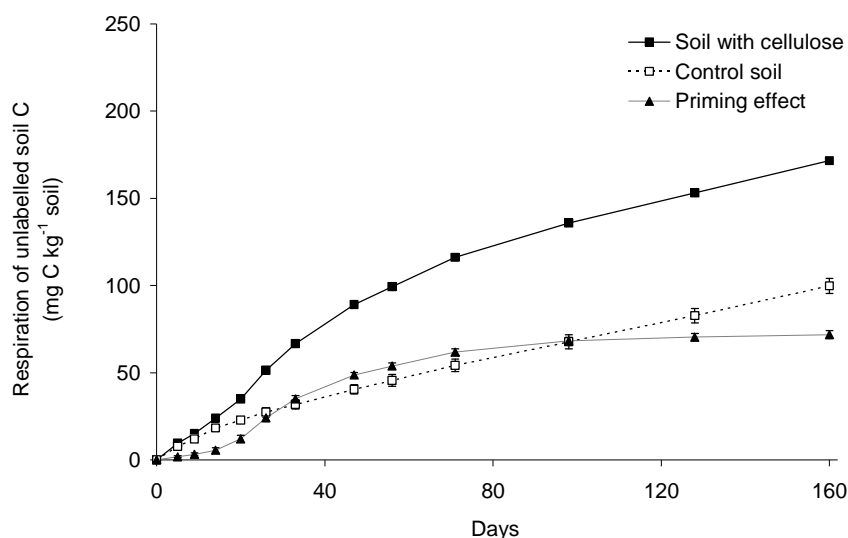


Figure 3.1. Respiration cumulée du carbone non marqué du sol. La différence de respiration du carbone du sol entre le sol témoin et le sol avec cellulose représente la surproduction de CO₂ (▲) provenant de la décomposition du carbone humifié.

Tableau 3.1. Quantité (mg C kg⁻¹), activité en ¹⁴C (pourcentage de carbone moderne, pMC) et âge ¹⁴C du CO₂ (datation de référence Before Present, BP) non marqué libéré par le sol témoin, le sol avec cellulose et la sur-production de CO₂ provenant du carbone ancien pendant les 161 jours d'incubation du sol profond. Les valeurs sont des moyennes encadrées par les erreurs standard (n=3). Pour l'âge ¹⁴C du CO₂, les erreurs standard sont asymétriques du fait de la désintégration exponentielle du ¹⁴C.

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

3.2. Effet de l'apport d'exsudats racinaires sur la décomposition des matières organiques.

L'objectif de l'étude était de déterminer l'influence de l'apport d'exsudats racinaires sur la décomposition de litières racinaires et sur la matière organique du sol. Deux espèces prairiales contrastées ont été cultivées afin d'obtenir deux types de litière, une litière d'espèce conservatrice (la fétuque ovine), supposée plus récalcitrante à la décomposition et une litière d'espèce compétitive supposée plus fermentescible (le ray-grass anglais).

Les hypothèses de travail étaient les suivantes :

- Une augmentation de l'activité des micro-organismes décomposant les MOS via la fourniture en substrats énergétiques a été démontrée lors d'un apport de cellulose en milieu N limitant (Fontaine et al., 2001). Par contre, un effet direct de l'apport de sucres simples tels

que des exsudats sur la minéralisation des MOS n'a jamais été démontrée, à l'aide d'outils isotopiques. On fait ici l'hypothèse d'une interaction entre les exsudats et la matière organique fraîche représentée par une litière racinaire d'une part, et entre litière et matière organique du sol d'autre part, et par conséquent une réaction en chaîne exsudats/litière/MOS.

- On fait l'hypothèse que l'apport d'exsudats accélère la décomposition des litières, et d'autant plus qu'il s'agit de la litière de l'espèce conservatrice, moins fermentescible.
- Enfin, on s'attend à ce que la litière provoque un "priming effect" sur la décomposition de la MOS, d'autant plus qu'il s'agit de l'espèce compétitive (litière fermentescible).

L'approche expérimentale a été la suivante : au début de l'incubation des litières (paragraphe 2.3) , un apport d'exsudats artificiels (comportant un mélange de sucres, d'acides aminés et d'acides organiques) est réalisé sur les litières enfouies (d'après Krafczyk et al., 1984) par injection, pendant 8 jours, à raison de 100 microg/g de sol et par jour pour simuler l'exsudation racinaire. Un des composés de cette solution d'exsudation synthétique est marqué au ^{14}C (le glucose).

Les traitements :

litière FO (*Festuca ovina*)+MOS avec ou sans apports d'exsudats ;

litières LP (*Lolium perenne* L.)+MOS avec ou sans apports d'exsudats ;

MOS sans litière, avec ou sans apports d'exsudats

Les suivis et les paramètres mesurés :

- Suivis pendant 5 mois de la minéralisation des matières organiques à l'aide de pièges à soude placés dans l'incubateur pour une évaluation de la cinétique de minéralisation des litières, du glucose- ^{14}C). Dosages de C-carbonates au COTmètre. Détermination de la signature isotopique ^{13}C des carbonates en spectrométrie de masse.
- Mesures de biomasse microbienne par fumigation-extraction dans la fraction de sol à proximité des litières.

Cinétique de minéralisation du glucose- ^{14}C apporté avec les exsudats artificiels

La présence de litière induit une faible stimulation de la dégradation du glucose dans les premiers jours qui suivent l'injection de la solution d'exsudats artificiels. On ne constate pas d'effets de l'espèce (Figure 3.2.). L'activité spécifique de la respiration du sol (Figure 3.3.) confirme que les quantités de C minéralisées sont plus élevées pour la litière de ray-grass que pour la litière de fétuque (activité spécifique de la respiration du sol plus faible car le $^{14}\text{CO}_2$ est 'dilué' dans plus de $^{12}\text{CO}_2$ provenant de la dégradation de la litière et de la MOS).

L'addition de la solution d'exsudats stimule la minéralisation uniquement dans les premiers jours suivant l'injection. Après 5 mois d'incubation, le surplus de C total minéralisé dans le traitement avec exsudats artificiels représente 10 mg C au plus par cylindre, soit moins de 4% du total respiré.

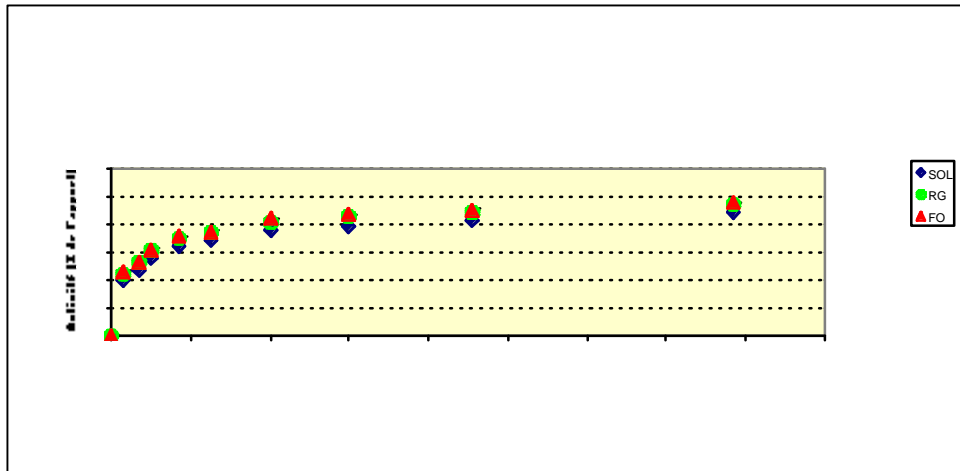


Figure 3.2. Evolution cumulée de l'activité ^{14}C (exprimée en % de l'activité initiale injectée dans la litière) de la respiration du sol, au cours de l'incubation des litières racinaires dans le sol.

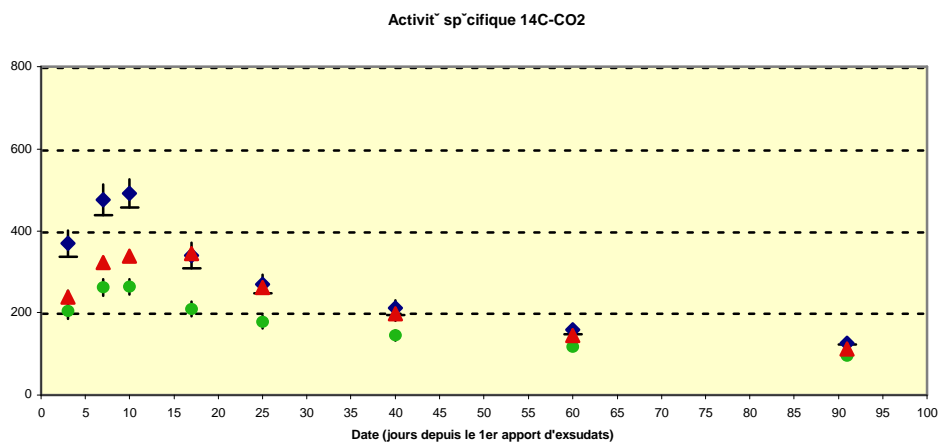


Figure 3.34. Evolution de l'activité spécifique ^{14}C ($^{14}C/^{12}C$) de la respiration du sol, au cours de l'incubation des litières racinaires dans le sol.

Evolution de la taille de la biomasse microbienne

La taille de la biomasse microbienne a été estimée par la technique de fumigation – extraction au chloroforme. L'apport d'exsudats artificiels n'a pas stimulé le développement des microorganismes. En revanche, la biomasse microbienne devient plus importante dans le sol avec litière de ray-grass 60 jours après le début des incubations. Ainsi, l'augmentation de la minéralisation dans les sols avec litière de l'espèce conservatrice (Fétuque) provient plutôt d'une stimulation d'activité de la biomasse microbienne que d'une variation de sa taille alors que pour l'espèce compétitive (ray-grass), l'augmentation de la taille et de l'activité microbienne pourraient intervenir.

Contrairement à l'hypothèse de départ, l'apport d'exsudats à des doses réalisées par rapport à la physiologie de la racine vivante et à son temps de résidence dans une litière en décomposition ne stimule pas significativement le développement de la biomasse microbienne, ni la dégradation de la matière organique fraîche représentée par une litière racinaire.

Le volet 'priming effect' de l'apport de litières racinaires sur les matières organiques du sol est en cours d'interprétation.

En conclusion partielle:

L'apport de litières racinaires stimule la minéralisation des matières organiques des horizons profonds des sols. La biodégradation des matières organiques anciennes y est en effet limitée par la taille des communautés microbiennes présentes et par le trop faible apport énergétique ambiant. La stimulation est induite par les apports de composés polymériques et non pas par les petites molécules comme les sucres, ce qui est compatible avec l'activité enzymatique extracellulaire propre à la dégradation des substrats complexes.

4. Implications pour la modélisation et la prévision

Le projet aboutit à trois résultats en modélisation :

4.1. Intégration du carbone des rhizodépôts dans les modèles courants du carbone des sols (Century et RothC). Nous suggérons que le flux de rhizodéposition soit proportionnel à la croissance racinaire, avec des valeurs comprises entre 15 et 35% de cette dernière, selon des conditions encore à déterminer. Le flux de rhizodéposition doit être alloué au compartiment dit métabolique des modèles (DPM de RothC ou META de Century).

4.2. Concernant la représentation de la variété biochimique des litières, les modèles actuels répartissant entre deux compartiments végétaux (DPM et RPM de RothC par exemple) selon la composition biochimique sont satisfaisants en première approximation. Cependant dans ces modèles, le devenir à long terme (production de compartiment HUM direct ou via la production de biomasse) est indépendant du substrat initial, or nous avons montré la grande persistance à long terme des produits de biodégradation des sources carbonées les plus dégradables suggère de rendre le rendement en composés stables (humus) plus important pour la source dite métabolique. Ceci devrait être pris en compte dans de nouveaux modèles, mais est actuellement non-compatible avec les modèles courants ci-dessus. Ceci aurait pour conséquence que les composés végétaux riches en lignine aient une dégradation initiale faible (premières années), mais un rendement en matière organique faible également; et l'inverse pour les composés biodégradables comme les sucres et les exsudats.

4.3. Le priming implique la non linéarité du devenir des apports (deux fois plus d'apports ne produisent pas deux fois plus de matière organique). La stratégie de modélisation de l'impact de second ordre des apports de carbone souterrain sur les matières organiques est donc plus complexe, non linéaire et nécessitera une modélisation plus prospective, de nouvelle génération, sur la base de stratégies écologiques.

Dans le volet modélisation, il s'agira de construire une théorie alternative de dynamique des MOS qui prendra en compte la dynamique et la diversité des microbes du sol, le dépôt de litières et la rhizodéposition. Les modèles seront étudiés analytiquement et par des simulations de résultats expérimentaux afin de comprendre les conséquences des contrôles biologiques (microbe, plante) sur la dynamique des MOS et la co-existence plante-microbe. Ce travail

permettra d'expliquer certains résultats empiriques sur la dynamique des MOS et de formuler des hypothèses testables

En conclusion partielle :

Pour simuler le flux de rhizodéposition des plantes annuelles cultivées, dans l'état actuel des modèles opérationnels du carbone des sols (RothC et Century par exemple), une solution simple est d'ajouter la rhizodéposition au flux de production de biomasse souterraine. Le flux proposé est de $0.25 \times$ la croissance racinaire, avec une incertitude de plus ou moins $0.10 \times$. Cet apport à est allouer au compartiment végétal le plus labile (rapidement dégradé mais avec le même rendement en humus que les autres apport). Concernant les différentes litières racinaires, les compartimentations courantes en deux sous-compartiments végétaux tenant compte de la composition biochimique sont convenables.

La réalité est cependant assez différente. Les apports de carbone ont des effets sur la minéralisation du carbone. Plutôt que d'affiner les paramètres des précédents modèles, il sera nécessaire de développer une modélisation plus prospective, de nouvelle génération, non linéaire, sur la base de stratégies écologiques ou de variations du rendement en composés protégés.

Implications pratiques du projet. Les principales réalisations pratiques prévues à partir de ce projet sont le paramétrage des modèles courants du carbone organique des sols, pour les flux d'origine souterraine. L'estimation des flux d'apports organiques des cultures au sol est actuellement fondée sur les mesures de biomasse aérienne non récoltée et de biomasse souterraine. La biomasse souterraine est souvent estimée par des relations allométriques. Pour une meilleure prévision des flux racinaires, il manque encore dans la connaissance scientifique internationale une analyse bibliographique des rapports de la production de biomasse racinaire sur la biomasse aérienne, qui sélectionne les études de qualité et prenne en compte les modes opératoires utilisés. Nous montrons qu'il faut y ajouter la rhizodéposition, de l'ordre de 15 à 35% de la biomasse racinaire. Dans les systèmes prairiaux, où l'essentiel du carbone est d'origine racinaire, nous confirmons que le stockage de carbone dépend étroitement de la conduite. Nous avons aussi modulé à la baisse le potentiel de stockage de carbone dans les horizons profonds par l'enracinement profond, en raison de l'effet de priming. Cependant, les restitutions souterraines contribuent plus aux matières organiques à long terme que les restitutions aériennes. Ainsi le rapport de la contribution souterraine à la contribution aérienne aux matières organiques est largement supérieur au rapport des biomasses correspondantes. Récolter les systèmes racinaires végétaux aurait pour conséquence un appauvrissement important des sols en matières organiques et donc une diminution de leur qualité.

Annexe : Textes des publications

Cette partie peut être rendue sous forme non modifiable (fichier pdf de préférence).

Son format est laissé à la libre appréciation de ses rédacteurs.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PARUES

Merci de joindre des tirés à part, et d'indiquer les restrictions éventuelles en termes de droits de reproduction (notamment sur le site Internet du MEDAD). Notez que ce rapport pourra être mis en ligne sur le site Internet du MEDAD.

Sébastien Fontaine, Sébastien Barot, Pierre Barré, Nadia Bdioui, Bruno Mary & Cornelia Rumpel. 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 7167 Pages: 277-U10.

Derrien D., Marol C. & Balesdent J. 2007. Microbial biosyntheses of individual neutral sugars among sets of substrates and soils. *Geoderma* 139, 190-198.

Klumpp, K., Soussana, J.F. & Falcimagne, R. (2007): Long-term steady state ¹³C labelling to investigate soil carbon turnover in grasslands. *Biogosciences*, 4, 1-10.

Derrien D. , C. Marol, M. Balabane & J. Balesdent. 2006. The turnover of carbohydrate carbon in a cultivated soil estimated by ¹³C natural abundances. *Europ. J. Soil Sci.* 57(4) 547-557.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES A PARAITRE

Klumpp, K. & Soussana , J.F. Plant strategies mediate a trade-off between aboveground productivity and belowground carbon sequestration in grassland mesocosms. *Ecol. Letters.*, submitted.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PREVUES

D. Derrien and J. Balesdent. A compound-specific model of soil organic carbon dynamics: application to the carbohydrate component

Publications scientifiques prévues Balesdent J., Kirman S., Péan M. & Marol C. Dynamics of rhizodeposits of *Brassica napus*, *Triticum aestivum*, *Zea mays*, *Heliantus annuus* in soil: measurements using ¹³C labelling.

Klumpp, K., Soussana, J.F. & Loiseau, P. Direct and indirect effects of plant community structure on carbon

sequestration and turn over in grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, In preparation.

Personeni, Fontaine, Balesdent, Robin. Impact of artificial root exudates on the mineralization of root litter of *Festuca* and *Ryegrass*.

ANNEXE : PARTIE CONFIDENTIELLE

Vous pouvez insérer ici toute information ou résultat qui revêt une part de confidentialité.

Merci de préciser le degré de confidentialité de ces données.

Nous vous recommandons de préciser dans la partie non confidentielle l'existence de ces données confidentielle et d'expliquer la raison de leur confidentialité.

Cette partie ne sera pas diffusée sur le site Internet du Ministère.

Cette partie peut être rendue sous forme non modifiable (fichier pdf de préférence).

Son format est laissé à la libre appréciation de ses rédacteurs.