



HAL
open science

Couplages et contrôles des cycles du carbone et de l'azote par les communautés microbiennes dans les sols cultivés

Sylvie Recous, Gwenaëlle Lashermes, Isabelle Bertrand

► **To cite this version:**

Sylvie Recous, Gwenaëlle Lashermes, Isabelle Bertrand. Couplages et contrôles des cycles du carbone et de l'azote par les communautés microbiennes dans les sols cultivés. Les sols et la vie souterraine: Des enjeux majeurs en agroécologie,, Editions Quae - Académie d'Agriculture de France, pp.43-62, 2017, Synthèses (Quae), 978-2-7592-2651-1. hal-01543489

HAL Id: hal-01543489

<https://hal.science/hal-01543489>

Submitted on 20 Jun 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

Chapitre 3

Couplages et contrôles des cycles du carbone et de l'azote par les communautés microbiennes dans les sols cultivés

Sylvie Recous^{1,*}, Gwenaëlle Lashermes¹, Isabelle Bertrand²

¹ INRA, UMR614 Fractionnement des AgroRessources et Environnement (FARE) – 2, esplanade Roland Garros - F-51000, Reims, France

² INRA, UMR1222 Ecologie Fonctionnelle et Biogéochimie des Sols et Agrosystèmes (Eco&Sols) – 2, place Pierre Viala - F-34000, Montpellier, France

* Auteure pour la correspondance – Sylvie Recous (sylvie.recous@inra.fr)

Résumé

Le couplage des cycles du carbone et de l'azote dans les sols est sous le contrôle des communautés microbiennes hétérotrophes, pour lesquelles les matières organiques entrantes (litières végétales aériennes et souterraines, effluents et produits organiques) sont les ressources trophiques. Ce chapitre aborde comment la diversité et l'activité de ces communautés, ainsi que les proportions des éléments majeurs (carbone, azote, soufre, phosphore) des matières organiques vivantes et mortes, déterminent la partition entre le carbone qui est minéralisé, assimilé par les microorganismes, stocké dans les sols, et les flux de nutriments associés. En retour, la nature des couverts végétaux des agrosystèmes, leurs mélanges éventuels, et les ressources en nutriments disponibles, notamment la richesse en azote du sol, structurent les communautés microbiennes du sol et influencent leurs activités. Sur la base de ces connaissances récentes, est illustré comment l'objectif de réduire l'utilisation des fertilisants de synthèse et de limiter les excédents d'azote minéral dans les agrosystèmes, peut être envisagé en favorisant le couplage des cycles biogéochimiques dans les sols grâce à des systèmes de culture basés sur l'utilisation d'espèces cultivées plus diversifiées.

1. Introduction

Les transformations du carbone et de l'azote des matières organiques dans les sols sont essentiellement (micro) biologiques, car ces matières organiques sont les ressources trophiques des organismes hétérotrophes des sols (Paterson *et al.*, 2009). Les matières organiques se trouvent au centre de nombreux services écosystémiques rendus par les sols (Dominati *et al.*, 2010). Leur dégradation par les organismes du sol

permet le recyclage des nutriments (essentiellement azote, phosphore et soufre) indispensable à la croissance des plantes et à la vie des écosystèmes (fonction d'approvisionnement). Les matières organiques stockées dans les sols jouent un rôle dans le maintien de la structure et de la fertilité des sols (fonction de support). Le stockage des matières organiques dans les sols permet aussi de réguler les émissions de gaz à effets de serre pouvant entraîner un bouleversement de l'équilibre climatique et de limiter les fuites de nitrates dans l'environnement, responsables des pollutions des eaux (service de régulation). C'est pourquoi leur gestion est questionnée et mobilisée dans l'évolution des systèmes de culture, dans la réduction des impacts environnementaux liés à l'azote, et dans le potentiel de séquestration du carbone par les sols (Six *et al.* 2006 ; Schimel & Schaeffer, 2012). De très nombreuses recherches actuelles portent sur les communautés microbiennes impliquées dans les cycles du carbone et de l'azote, leurs activités, les relations entre la diversité des microorganismes et l'identification de leurs fonctions, les relations entre les couverts végétaux et les communautés du sol et les effets de ces différentes composantes sur le stockage du carbone à long terme (Arcand *et al.*, 2016). Nombre de ces travaux et les connaissances et concepts qui en sont issus proviennent d'études menées dans les écosystèmes peu anthropisés, mais les résultats sont en grande partie transposables et ont donc vocation à « irriguer » les réflexions et approches en milieu cultivés. En effet, l'agriculture évolue vers des systèmes de culture moins anthropisés (réduction des intrants chimiques, diversification des cultures, réduction ou abandon du labour), et basés davantage sur les ressources organiques et leur recyclage (résidus de culture, déchets verts, effluents industriels, urbains et d'élevage). Inventer ou concevoir de nouveaux systèmes agricoles peut s'appuyer sur une diversité végétale accrue (nous verrons quel en est l'intérêt). Ce paradigme est au cœur de l'agroécologie, dont la démarche vise à valoriser les processus écologiques pour concilier, au sein des systèmes agricoles, performance économique et performance environnementale.

Dans ce chapitre nous aborderons à travers des exemples tirés des travaux scientifiques récents les questions suivantes :

- Comment les cycles biogéochimiques des éléments majeurs (principalement le carbone et l'azote) interagissent dans les sols et de quelle manière ils sont couplés ; quel est le rôle de la biomasse microbienne dans ce couplage ?
- En quoi la composition taxonomique (qui est là ?) et fonctionnelle (qui fait quoi ?) des communautés microbiennes hétérotrophes des sols influence les processus de transformation de C et N ?
- Comment la végétation impacte les communautés microbiennes du sol et les flux d'éléments ?
- Quelles sont les perspectives de gestion des matières organiques pour développer une agriculture valorisant les processus écologiques ?

Si ce chapitre, à travers les exemples choisis, concerne le carbone et l'azote, les concepts liés aux transformations des matières organiques des sols sont pour la plupart extrapolables aux formes organiques du phosphore et du soufre.

2. Les mécanismes mis en jeu

2.1. Couplage des cycles à l'échelle du système sol-plante

Le schéma présenté Figure 3-1 permet de rappeler, de manière simplifiée, les processus impliqués dans le couplage des cycles biogéochimiques du carbone (C) et de l'azote (N) au cours des transformations des matières organiques des sols.

- Le C et N atmosphériques entrent initialement dans le système sol-plante grâce aux processus biologiques que sont la photosynthèse réalisée à partir du CO₂ par les plantes autotrophes et les organismes autotrophes (tels les cyanobactéries) et la fixation de N₂ par des cyanobactéries et des bactéries symbiotiques fixatrices d'azote, ainsi que par la synthèse chimique d'ammoniaque selon le procédé *Haber-Bosch*, qui permet la production des engrais minéraux de synthèse (Haber, 1920).
- Les « entrées » de matières organiques dans les sols sont réalisées par la restitution de biomasses végétales (résidus de culture, organes sénescents, racines et rhizodépôts) et par les apports d'effluents d'élevage et de produits résiduels organiques lorsqu'ils sont épandus sur les sols.
- Les microorganismes hétérotrophes des sols, aussi appelés « biomasse microbienne », tirent leur énergie et les éléments nécessaires à leur croissance de la décomposition de ces matières organiques. Cela se traduit par la minéralisation d'une partie du carbone sous forme ultime de CO₂ émise vers l'atmosphère (le métabolisme oxydatif produit de l'ATP en consommant de l'O₂ et libérant du CO₂), l'autre partie est assimilée dans les corps microbiens. La partition entre assimilation et minéralisation se reproduit au cours du recyclage microbien, conduisant *in fine* à ce qu'une grande partie du carbone apporté à un sol soit minéralisé. Les microorganismes morts sont à leur tour consommés par les microorganismes vivants au cours du « recyclage microbien ». Une faible fraction des matières organiques apportées au sol (résidus végétaux, animaux, fumier etc....) est directement humifiée ou transformée en matières organiques inaccessibles à la biodégradation. Les produits du recyclage microbien peuvent aussi être inclus dans les agrégats et/ou adsorbés sur les surfaces minérales et contribuer à l'humification. La partition du carbone entrant dans les sols ou minéralisée varie donc en fonction du pas de temps considéré (court terme ou long terme), ce qui a des implications différentes selon les fonctions considérées (par exemple à court terme : effets sur la vie biologique du sol, à long terme : bilan sur le stockage du C).
- L'activité des organismes hétérotrophes agit directement sur les cycles des nutriments, dont, quantitativement, le principal élément est l'azote. L'importance

des flux d'azote et des autres éléments majeurs (P et S) associés à la dégradation du carbone, dépend de la richesse relative de ces éléments dans les matières organiques entrant dans les sols et dans les organismes, cet aspect sera détaillé dans la section 2.2.1.

Les communautés microbiennes hétérotrophes du sol sont donc au cœur du couplage entre les cycles du carbone et les autres nutriments, notamment l'azote. De la nature de la ressource, et de leurs activités, dépendent l'intensité des processus qui consomment ou au contraire alimentent les formes minérales et organiques, minéralisation, nitrification, assimilation microbienne (organisation). Ces flux sont eux-mêmes « source » des autres flux tels que la volatilisation, la lixiviation, la dénitrification qui impactent la qualité des eaux (par exemple la teneur en nitrate) et de l'atmosphère (émissions d'ammoniac et de protoxyde d'azote).

2.2. Rôle des communautés microbiennes hétérotrophes

L'importance quantitative et qualitative des communautés bactériennes et fongiques des sols est connue et mentionnée ailleurs dans cet ouvrage (voir chapitres 4 et 10). Les méthodes, notamment en biologie moléculaire, ont énormément progressé au cours des 20 dernières années, rendant possible l'étude à grande échelle des communautés, en particulier en comparant des situations culturales, mais aussi l'étude de la dynamique fine d'évolution de ces communautés après des changements de facteurs environnementaux ou anthropiques. *L'abondance microbienne* est appréhendée par la mesure de la quantité d'ADN microbien extrait par gramme de sol (biomasse moléculaire microbienne) et a permis d'établir des référentiels pour des modes d'occupation des sols et des pratiques culturales (Dequiedt *et al.*, 2011). La mesure de *la densité des bactéries et des champignons* (nombre d'individus) basée sur le dénombrement des gènes ribosomiques spécifiques de ces communautés (ADNr-16S et ADNr-18S respectivement), et la caractérisation de *la diversité des communautés de bactéries et de champignons* appréhendée par pyroséquençage de ces gènes ribosomiques permettent de réaliser des inventaires taxonomiques des organismes présents (Bouchez *et al.*, 2016). La *diversité*, appréhendée par des indices de diversité, permet d'estimer le nombre d'espèces (richesse), et l'équilibre entre les espèces microbiennes (équitabilité) (Leinster & Cobbold, 2012). Enfin, les phospholipides, composants essentiels des membranes de toutes les cellules vivantes, extraits d'échantillons de sol sous forme d'acides gras (PLFA : acides gras phospholipidiques), apportent des connaissances quantitatives et qualitatives relatives à *la biomasse microbienne active du sol*. Les PLFA peuvent également permettre une différenciation fonctionnelle à l'intérieur de communautés microbiennes complexes (Fanin & Bertrand, 2016). L'ensemble des organismes hétérotrophes des sols dégrade les substrats en produisant des enzymes extracellulaires. Ces enzymes, acteurs de la dégradation, sont utilisées comme des indicateurs fonctionnels des besoins en

nutriments de la biomasse microbienne hétérotrophe (Amin *et al.*, 2014 ; Lashermes *et al.*, 2016).

Ces diverses méthodes utilisées en écologie microbienne des sols ont été mobilisées dans la plupart des travaux récents présentés dans ce chapitre. Néanmoins de nombreuses connaissances ont été acquises aussi par des méthodes plus simples, comme, par exemple, la mesure du carbone de la biomasse microbienne hétérotrophe totale, proposée initialement par Jenkinson & Powlson (1976) et qui a fait l'objet de très nombreux travaux. Cette méthodologie a l'intérêt de pouvoir être quantitativement comparée à des compartiments spécifiques du carbone séparés chimiquement ou physiquement (par exemple le carbone total des sols, le carbone de fractions granulométriques ou d'agrégats des sols, etc.). Cette mesure de la quantité de C microbien total est bien corrélée aux quantités de matières organiques des sols. Ceci a été montré depuis assez longtemps (Chaussod *et al.*, 1986) et se trouve confirmé dans une grande diversité de situations. Bien que le carbone microbien représente une faible part du C total des sols (0-3 à 3% du C total du sol) (Fierer *et al.*, 2009), la biomasse microbienne hétérotrophe est le compartiment biologique clé de toutes les transformations du carbone et des nutriments (Paterson *et al.*, 2009) et de la formation des matières organiques des sols (Miltner *et al.*, 2012). Sous l'influence de changements d'occupation des sols (par exemple la substitution de prairies temporaires par une rotation de cultures annuelles et *vice versa*), Attard *et al.* (2016) ont montré l'étroite corrélation dans les évolutions du carbone organique du sol et du carbone de la biomasse microbienne totale, à l'échelle de quelques mois à trois ans.

2.2.1. Processus impliqués dans le couplage des cycles

Quantitativement, les cycles C et N sont couplés par les transformations des matières organiques (mais c'est le cas aussi pour P et S), à travers les proportions de ces éléments dans les différents compartiments concernés, c'est-à-dire les matières organiques jeunes ou humifiées, les produits organiques (substrats des microorganismes hétérotrophes) et les corps microbiens (Figure 3-2). Ces rapports, appelés rapports stœchiométriques (C : N ; C : P ; C : S ; N : P, etc.), et les différences entre les différents compartiments, leur stabilité ou leur flexibilité éventuelle régissent l'intensité des flux entre compartiments (Mooshammer *et al.*, 2014).

Selon la teneur en azote des substrats en décomposition (rapport C : N), le rendement d'assimilation du carbone par les microorganismes, encore appelé efficacité d'utilisation du carbone (ou CUE pour « *Carbon Use Efficiency* » en anglais), et le rapport C : N des microorganismes décomposeurs, l'azote disponible pour les décomposeurs au cours de la dégradation d'un substrat ne sera pas suffisant pour couvrir leurs besoins (N limitant) ou au contraire permettra de les couvrir. Pour un substrat ayant un rapport C : N élevé, l'azote sera prélevé par les microorganismes dans le stock d'azote minéral du sol (on observe alors une diminution de l'azote minéral

du sol, il se produit une organisation d'azote). Si l'azote minéral n'est pas disponible en quantité suffisante, la croissance microbienne et donc la dégradation pourront être ralenties. L'exemple donné (Figure 3-2a) montre que la décomposition d'une paille de céréales avec un rapport C : N de 100, va provoquer une organisation d'azote minéral du sol si celui-ci est disponible (Nicolardot *et al.*, 1997). Dans le cas d'un substrat à faible rapport C : N (par exemple l'humus ou un résidu d'une culture riche en N) (Figure 3-2b), la quantité d'azote disponible au cours de la dégradation du substrat sera suffisante, voire en excès des besoins en azote des microorganismes décomposeurs, et l'excès d'azote pourra s'accumuler dans le sol. On constate alors une augmentation de la teneur en azote minéral du sol, qui représente une minéralisation nette d'azote. L'effet net sur les flux d'azote dans le sol (bilan des processus opposés d'assimilation de l'azote minéral et de minéralisation de l'azote organique) dépend donc de la concentration en azote des différents compartiments. Cet équilibre va dépendre aussi des valeurs prises par les autres paramètres, c'est-à-dire le rendement d'assimilation (Y) et le rapport C : N de la biomasse qui peut varier. Notamment les caractéristiques chimiques et physiques des substrats déterminent leur plus ou moins grande récalcitrance intrinsèque à la dégradation, en modifiant l'accessibilité des nutriments contenus dans les substrats aux décomposeurs et à leurs enzymes. Cette accessibilité plus ou moins facile des nutriments du substrat va, elle aussi, modifier les rendements d'assimilation et les vitesses de dégradation (Amin *et al.*, 2014 ; Geyer *et al.*, 2016 ; Lashermes *et al.*, 2016).

Ces principes, déjà anciens, forment la base théorique de nombreux modèles numériques décrivant les transformations des matières organiques des sols, et ne sont pas remis en cause actuellement (Manzoni & Porporato, 2009). Néanmoins on s'intéresse davantage que par le passé à la diversité taxonomique et fonctionnelle des populations microbiennes des sols, et à décrire plus finement le fonctionnement microbien afin de mieux anticiper leur adaptation possible aux changements (climatiques, des modes d'occupation des sols, des pratiques culturelles). La question est notamment posée de savoir dans quelle mesure une population microbienne peut modifier, ou non, son efficacité d'utilisation du carbone et ses besoins en azote (donc son rapport C : N), et être remplacée par une population avec des besoins différents (Strickland *et al.*, 2009 ; Schimel & Schaeffer, 2012).

2.2.2. Facteurs de contrôle

Plusieurs facteurs importants contrôlent ces processus dans les sols et l'on commence à bien en comprendre le déterminisme. Cependant leur importance relative dépend de l'échelle de temps et d'espace à laquelle on se situe.

Le premier facteur important est la *qualité du substrat* à décomposer, déjà évoquée, et qui modifie très fortement la dégradation des matières organiques à court terme (jours à année). Ce facteur fait l'objet d'une quantité considérable de travaux depuis

de nombreuses années, notamment en raison de ses effets déterminants sur les flux de minéralisation/organisation de l'azote (Figure 3-2). La très grande diversité des ressources végétales et produits résiduaux organiques recyclés dans les sols cultivés, et la variation de leur composition en fonction des conditions culturales (plante) ou des conditions de production (produits organiques) rendent difficile l'obtention de lois d'action simples et génériques pour une large gamme de situations. Le seul rapport C : N des litières végétales ne permet pas de prédire leur décomposition (Sall *et al.*, 2007). L'importance de la composition chimique des tissus végétaux, représentée par la teneur en composés solubles et la proportion et composition des parois des cellules végétales (cellulose, hémicellulose, lignine), pour la dégradation est connue depuis assez longtemps (Heal *et al.*, 1997 ; Bertrand *et al.*, 2006 ; Machinet *et al.*, 2011 ; Talbot & Treseder, 2012). Ces indicateurs de la biodégradabilité du substrat ont également été transposés aux produits résiduaux organiques bien que les matières organiques les constituant aient subi des transformations biologiques (compostage, digestion) et ne contiennent plus les tissus végétaux intacts. Ils sont utilisés pour prédire des classes de comportements de minéralisation de ces produits (Parnaudeau *et al.*, 2004 ; Lashermes *et al.*, 2010).

Il reste pourtant très difficile de prédire la croissance microbienne et les flux de minéralisation de C et N avec précision en fonction de la composition chimique initiale des substrats car la composition chimique globale ne reflète que très indirectement l'accessibilité du carbone aux microorganismes et leurs enzymes (Amin *et al.*, 2014). Les recherches plus récentes cherchent à caractériser des typologies de réponse, basées sur :

- la maturité des plantes : une même espèce modifie considérablement la composition de ses parois cellulaires (parois primaires puis parois secondaires) et l'organisation tissulaire en cours de maturation (Bertrand *et al.*, 2009) ;
- la famille botanique : par exemple, les céréales (famille des Poaceae) et les légumineuses (famille des Fabaceae) présentent des caractéristiques anatomiques et biochimiques différentes de leurs tiges et racines, qui impactent significativement leur dégradation et minéralisation potentielles (Roumet *et al.*, 2008 ; Redin *et al.*, 2014) ;
- le type d'organes (tiges, feuilles, racines), dont les fonctions déterminent des organisations tissulaires spécifiques, relativement stables par grands types d'espèces et qui produisent une typologie de réponse au cours de la décomposition dans les sols. C'est le concept d'« *after-life effect* » (Freschet *et al.*, 2012). Les racines des cultures ont fait l'objet de nombreux travaux au cours des dernières années, pour connaître leur composition chimique et estimer leur contribution à la stabilisation du carbone dans les sols. Leur structure chimique les rend moins rapidement dégradables que les tiges et feuilles à court terme (Rasse *et al.*, 2005 ; Bertrand *et al.*, 2006) mais les conditions environnementales de leur décomposition *in situ* favorisent leur contribution au carbone du sol à long terme (Rasse *et al.*, 2005 ; Tahir *et al.*, 2016).

Un autre facteur important est la structure des communautés microbiennes des sols, en relation avec *l'historique d'usage des sols*. La question posée est celle de savoir si un substrat organique (résidu végétal, litière d'arbre etc..) se dégradant dans un sol ayant déjà reçu le même type de substrat organique subit une dégradation accélérée comparé à des substrats nouveaux pour ce sol, et si oui, par quels mécanismes (Austin *et al.*, 2014). L'hypothèse d'une dégradation accélérée est appelée « *home-field advantage* » (HFA), ce qui peut se traduire, par analogie au sport, par l'avantage donné quand on « joue à domicile », et ceci grâce à l'adaptation des communautés dégradantes du sol et/ou de leurs enzymes, à ce substrat. Veen *et al.* (2015) analysant 125 jeux de données chiffrent l'accroissement moyen à +7.5% C minéralisé par processus HFA, avec néanmoins une forte variabilité entre situations. Un avantage pourrait aussi être donné aux communautés microbiennes dégradant habituellement des composés plutôt récalcitrants (exemple en sol forestier) lorsqu'elles sont confrontées à des substrats plus labiles. Ces communautés auraient alors acquis une amplitude fonctionnelle plus importante, leur donnant un avantage quel que soit le substrat (*functional breadth*) (Strickland *et al.*, 2009 ; Fanin *et al.* 2016). D'une manière générale, les travaux récents montrent que les différences générées par les interactions locales entre substrat et communautés microbiennes des sols sur la minéralisation de ce substrat sont quantitativement faibles quoique significatives, et très inférieures à celles engendrées par des différences de composition initiale des substrats (Veen *et al.*, 2015 ; Fanin *et al.*, 2016).

Actuellement, de nombreux travaux s'attachent à comprendre comment les usages des sols, et en particulier les conditions trophiques et environnementales des microorganismes du sol, modulent leur *diversité taxonomique et diversité fonctionnelle*, et comment, en retour, cela impacte les fonctions microbiennes. Ceci concerne d'une part l'adaptation des communautés microbiennes à la qualité des substrats entrants (les litières végétales) et, d'autre part, à la richesse en azote du sol. Les résultats s'accordent pour montrer des réponses rapides des communautés microbiennes aux apports de substrats (Pascault *et al.*, 2010 ; Marschner *et al.*, 2011). Pascault *et al.* (2010) par exemple observent une différenciation marquée des familles de bactéries présentes dans les sols au cours de la décomposition de résidus végétaux de composition variée (résidus de blé, colza et luzerne) et une dynamique de différenciation spécifique à chaque résidu en relation avec sa dynamique de dégradation. De nombreux travaux portent aussi sur les effets de la richesse en azote du milieu, résultant soit d'une fertilisation organique ou minérale (sols agricoles) ou de dépôts atmosphériques (milieux naturels) (Fierer *et al.*, 2012 ; Ramirez *et al.*, 2012). Fierer *et al.* (2012) par exemple ont étudié la structure et les caractéristiques fonctionnelles des communautés microbiennes du sol de parcelles soumises à des fertilisations azotées contrastées sur le long terme. Ces auteurs n'ont révélé aucun effet significatif de la fertilisation azotée sur la diversité bactérienne, mais des effets significatifs sur la composition des communautés sur les différents sites. Les taxons de type copiotrophes (organismes vivant dans des milieux riches en nutriments, ayant

une croissance rapide, opportuniste), ont généralement augmenté en abondance relative dans les parcelles riches en azote, alors que l'abondance des taxons de types oligotrophes (organismes vivant dans des milieux pauvres en nutriments, ayant une croissance lente, une activité faible et généralement une densité de population faible) ont présenté la tendance inverse. Dans l'ensemble, les résultats suggèrent que la fertilisation azotée peut, directement ou indirectement, provoquer un changement dans les stratégies microbiennes d'acquisition de nutriments, favorisant une communauté plus active (aussi appelée en écologie, communauté d'espèces de stratégie type *r*), quand N est élevé en remplacement d'espèces de stratégie type *K*.

Quels effets ces différences de composition des communautés induisent-elles sur des fonctions liées aux cycles du carbone et de l'azote dans les sols ? La littérature n'est pas unanime sur l'effet de la composition de la communauté microbienne du sol sur la dégradation du carbone, avec des résultats montrant une redondance fonctionnelle importante (Griffiths *et al.*, 2001 ; Fanin *et al.*, 2016) alors que d'autres résultats suggèrent une relation entre diversité microbienne et dynamique du carbone (*e.g.*, Louis *et al.*, 2016). D'autre part, pour l'azote, dont on connaît les gènes impliqués dans certaines transformations, les travaux mettent en évidence l'altération significative d'une fonction comme la nitrification ou la dénitrification lors de la perte de diversité microbienne dans le sol (Philippot *et al.*, 2013). Schimel *et al.* (2005) ont proposé de distinguer la réponse des processus agrégés (c'est le cas notamment de la respiration ou de la minéralisation de l'azote) qui vont rarement répondre au changement de composition des communautés microbiennes, et celles des processus spécifiques, c'est-à-dire réalisés par un nombre plus restreint d'espèces, par exemple la nitrification ou la dénitrification. Pour la dégradation de la matière organique, la manifestation de différences fonctionnelles des microorganismes sur le cycle du carbone ou de l'azote, liées à leur diversité, implique aussi que le facteur biologique soit le facteur limitant de la transformation (Schimel & Schaeffer, 2012). Cela pourrait être le cas pour la dégradation des litières végétales fraîchement restituées au sol (en mélange ou en paillis à la surface d'un sol) pour lesquelles la dégradation est liée à la production des enzymes extracellulaires dégradant les lignocelluloses. Mais la diversité taxonomique des communautés bactériennes et fongiques entre sols semble peu affecter la dégradation des litières. Les communautés, bien que différentes, semblent converger, d'un point de vue fonctionnel, vers une stratégie enzymatique (intensités des activités enzymatiques et efficacités enzymatiques) plutôt dictée par la stratégie d'utilisation des ressources par les organismes du sol, que par la structure de leur communauté et donc la nature des sols (Fanin *et al.*, 2016). Le développement des décomposeurs, la succession des populations et leurs activités enzymatiques dépendent donc très fortement de la quantité de substrat disponible et de la composition de ce substrat, et non de la structure initiale de la communauté du sol. En ce qui concerne les matières organiques humifiées, la protection physique de la matière organique est considérée actuellement comme le principal facteur de contrôle de la dynamique des microorganismes et de leurs fonctions de dégradation (Dungait *et al.*, 2012). Ce

contrôle s'exerce notamment à travers la distribution spatiale des matières organiques et leur accessibilité au sein de la structure du sol par les microorganismes et leurs enzymes (voir chapitre 2 de cet ouvrage ; Schimel & Schaeffer, 2012).

Les autres facteurs importants sont climatiques, la température et l'humidité, et les types de réponses sont bien connus même si les paramètres utilisés pour décrire ces réponses varient pour différents écosystèmes et climats (Kirschbaum, 1995 ; Moyano *et al.*, 2013).

2.3. Interactions entre cycles du carbone et de l'azote - Rétrocontrôles du cycle de C par N et « priming effect »

Un premier rétrocontrôle entre les cycles du carbone et de l'azote s'exerce lors des interactions entre disponibilité de l'azote minéral du sol et dégradation des matières organiques. Depuis longtemps il a été observé que les matières organiques pauvres en azote et relativement riches en carbone hydrolysable (exemple des pailles de céréales à maturité) sont dégradées plus rapidement en présence d'azote minéral dans le sol (rendu disponible par un apport de fertilisant minéral ou organique, favorisé par l'incorporation dans le sol, ou par l'apport conjoint d'un autre substrat fournisseur d'azote). Il a été montré que ce ralentissement de la dégradation, lié à la non-satisfaction des besoins en azote des décomposeurs, est transitoire et s'estompe avec la dégradation du substrat qui correspond à la disparition des formes les plus hydrolysables du C. Ce ralentissement est accompagné d'un moindre besoin en azote des microorganismes décomposeurs par unité de carbone décomposé (Recous *et al.*, 1995), qui est attribué à l'adaptation de la composition de la communauté microbienne dégradante à la pauvreté en azote, ou à sa flexibilité stœchiométrique, ou encore à sa stratégie enzymatique vis-à-vis du substrat, sans que l'importance relative de chacune de ces trois hypothèses soit, à ce jour, établie. L'effet de la disponibilité de l'azote sur la dégradation du carbone est inversé pour la matière organique humifiée. Il a été observé en effet que la pauvreté en azote d'un sol favorise la dégradation de la matière organique humifiée en développant les communautés fongiques (stratégie oligotrophe d'acquisition des nutriments ou stratège K) équipées d'enzymes oxydatives spécifiques (laccases, peroxydases) leur permettant de récupérer l'azote des matières organiques humifiées des sols pour satisfaire leurs besoins (Allison *et al.*, 2009 ; Rinkes *et al.*, 2016).

Un processus important - et qui fait l'objet de très nombreux travaux scientifiques depuis une décennie environ est le « *priming effect* », processus qui correspond à une sur-minéralisation de la matière organique humifiée des sols, qui se produit lors de la dégradation de matière organique nouvellement apportée (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008). Ce processus est mis en évidence, la plupart du temps, au laboratoire. Plusieurs phénomènes sont au cœur de ce processus, qui ne peut être mis en évidence qu'avec l'utilisation de l'isotope stable du carbone (le carbone 13)

(Fontaine *et al.*, 2007 ; Guenet *et al.*, 2012). Une des hypothèses est que la dégradation de la matière organique qualifiée de stable des sols, serait due à un manque d'énergie disponible pour les décomposeurs, énergie alors fournie, temporairement, à ceux-ci par l'apport d'un substrat plus labile à décomposer. Néanmoins ce processus ne correspond qu'à quelques pourcents du carbone minéralisé (Fanin *et al.*, 2016). Fontaine *et al.* (2007) ont montré que le C-CO₂ supplémentaire émis était un carbone plus ancien que le C minéralisé par le sol sans apport de substrat, indiquant indirectement que ce compartiment « ancien » du carbone organique était stocké non pas en raison de sa nature chimique récalcitrante à la dégradation, mais en raison de l'absence d'énergie pour la croissance et l'activité des décomposeurs. D'autres auteurs suggèrent plutôt une récalcitrance physicochimique ou une inaccessibilité physique (voir chapitre 2 de cet ouvrage), mais finalement ces différentes visions ne se contredisent pas forcément puisque l'inaccessibilité physique, physicochimique ou chimique peut être en partie surmontée en présence d'énergie disponible pour les microorganismes. Cette question n'est pas que théorique, puisque les causes du stockage des matières organiques dans les sols sont posées de manière récurrente (Kemmitt *et al.*, 2008 ; Schmidt *et al.*, 2011).

Finalement il est possible de relier les scénarios de limitation par le carbone ou par l'azote disponibles, le rôle des communautés et les effets sur les équilibres minéralisation-humification (du carbone mais aussi de l'azote) (Fontaine *et al.*, 2011 ; Keiluweit *et al.*, 2015). Une situation de faible disponibilité en azote minéral du sol peut être rencontrée pour différentes raisons : forte absorption de l'azote minéral par le couvert végétal, faible recyclage de l'azote en raison de la quantité ou de la nature des litières végétales recyclées, faible teneur en matière organique du sol considéré. Cette situation va favoriser les communautés du sol ayant les enzymes adaptées à la dégradation de la matière organique plus récalcitrante, par exemple les champignons qui, en dégradant le C organique des sols, vont exploiter la matière organique du sol riche en azote (on parle de « *mining* » ou déstockage) (Figure 3-3a). C'est la situation évoquée auparavant avec le *priming effect*. En situation de plus forte disponibilité en azote (due au recyclage de couverts végétaux riches en azote, à la fertilisation, à une teneur en matière organique du sol plus élevée), et en présence de C à décomposer, les microorganismes vont assimiler l'azote disponible (organisation de l'azote minéral) au cours de la décomposition et vont contribuer au stockage de matière organique par l'humification (Figure 3-3b).

Cette approche conceptuelle a le mérite de relier les stratégies de développement des couverts et d'absorption et d'accumulation de l'azote (*via* leur vitesse de croissance, leurs besoins en azote, et le type de litières en fin de vie), l'adaptation des communautés des sols, et les flux d'azote et de carbone dans le sol. Dans ces deux scénarios, les disponibilités relatives de l'azote et du carbone peuvent donc conduire à stocker ou déstocker la matière organique du sol et donc influencer aussi le *priming*

effect. Le sol est considéré alors comme une sorte de banque pour l'azote, affectée par les modes d'occupation et de gestion des sols.

Cette démarche peut être transposée à une plus large échelle des interactions entre peuplements végétaux et leurs caractéristiques (encore appelés traits fonctionnels en écologie) et les communautés des sols. De Deyn *et al.* (2008) ont aussi proposé une relation entre typologie de croissance des plantes et stratégies d'acquisition des nutriments : les espèces de type exploitative présentent des vitesses de croissance élevées (plutôt les cultures annuelles, en particulier les graminées) alors que les espèces de type conservative ont des vitesses faibles (plutôt les espèces pérennes à semi-pérennes et les légumineuses) (Figure 3-4). A cette typologie d'espèces correspondent des types de litières (feuilles sénescentes, tiges, racines) ayant aussi des traits différents (composition chimique, teneur en azote, diamètre et densité des organes), et, au niveau racinaire, les espèces incluent, ou non, des interactions racinaires (symbioses) (voir chapitres 12, 15 et 16 de cet ouvrage). L'approche propose une cohérence entre le type de couverts végétaux, les communautés microbiennes fonctionnelles des sols, et les flux de matières (nutriments et matières organiques). Les céréales et, d'une manière plus générale, la plupart des espèces annuelles cultivées au champ (à vitesse de croissance et absorption d'azote rapides) orientent le système sol-plante vers un fonctionnement saprophyte. Les systèmes naturels ou cultivés incluant des espèces pérennes ou semi-pérennes dont des légumineuses vont orienter le système sol-plante vers un fonctionnement plutôt de type symbiose, un recyclage de litières plus récalcitrantes à la décomposition, et une stabilité du C entrant dans les sols plus grande. Ainsi, il est possible de mieux comprendre et donc d'orienter, à l'échelle des agroécosystèmes et sur la durée de successions culturales, les interactions entre mode d'occupation des sols, communautés microbiennes des sols et stockage du carbone et des nutriments dans les sols.

3. Quelles options envisager pour l'évolution des systèmes cultivés ?

3.1. Gestion des ressources et couplage-découplage des cycles

Nombre des connaissances et approches conceptuelles présentées ici ont été obtenues à partir de travaux sur des écosystèmes peu anthropisés ou des agrosystèmes plus pérennes (comme les prairies), car dans ces systèmes, le couplage étroit entre végétation et ressources n'est pas ou peu perturbé par la fertilisation et il s'établit sur des durées pluriannuelles qui mettent en exergue les processus. La nécessaire évolution des systèmes de culture vers davantage d'autonomie, pour réduire les intrants chimiques, économiser les ressources et réduire les impacts environnementaux, rapproche ces systèmes cultivés des écosystèmes peu anthropisés. Quelles sont finalement les options possibles pour une gestion globale

optimisant les recyclages et limitant au maximum les pertes vers l'environnement (on parle de « bouclage » des cycles biogéochimiques), tout en préservant les capacités de production des milieux cultivés ? L'approche proposée par Drinkwater et collaborateurs aux Etats Unis (Drinkwater & Snapp, 2007 ; Hufnagl-Eichiner *et al.*, 2011), met en regard des options techniques de management pour l'agriculture, leurs effets sur la rétention de l'azote dans les systèmes, et la mobilisation (ou non) des couplages des cycles de C et N (Figure 3-5). Ce schéma présente l'intérêt de positionner concrètement les options techniques face aux connaissances acquises et classe ces options en trois grands types de mesures :

- la correction des pollutions ;
- les mesures que les auteurs qualifient d'éco-efficientes, améliorant la valorisation des apports minéraux et organiques par exemple ;
- les mesures impliquant une re-conception des systèmes de culture.

Lorsque l'on passe horizontalement d'une mesure à l'autre, on mobilise plus ou moins le couplage des cycles du carbone et de l'azote. Lorsque l'on passe verticalement de l'une à l'autre, la rétention de l'azote dans le système sol-plante est accrue ou diminuée. Les cultures pérennes et les rotations incluant des légumineuses fixatrices d'azote mobilisent un couplage fort du cycle du carbone et de l'azote : le couplage le plus étroit est par essence celui de la fixation symbiotique d'azote et de fixation du carbone au cours de la croissance de légumineuses. L'amélioration des pratiques de fertilisation raisonnée, visant à augmenter l'efficacité de l'azote apporté (nouvelles formes d'engrais à relargage lent, localisation et dates d'apport, incorporation des effluents à l'épandage par exemple), contribuent à l'efficacité des systèmes (options éco-efficientes) mais ne mobilisent pas le couplage des cycles du carbone et de l'azote, excepté à travers les effets de la fertilisation sur la production végétale. Enfin certaines options sont seulement correctives et ne mobilisent pas du tout le couplage.

La démarche d'optimisation des pratiques est certes indispensable pour améliorer le bouclage des cycles biogéochimiques et limiter les nuisances vers l'environnement. Néanmoins le couplage des cycles du carbone et des nutriments, valorisant les interactions entre cultures, communautés des sols et matières organiques, doit conduire à intensifier les travaux vers la re-conception de systèmes de culture performants basés sur la connaissance et la valorisation des interactions biologiques dans les sols et la diversification des espèces végétales (Duru *et al.*, 2015). C'est tout le sens de l'agroécologie.

3.2. Diversification et mélange des espèces

Les divers couverts végétaux procurent aux interactions sol-plante des fonctions différentes qui dépendent des caractéristiques des parties aériennes (biomasse produite, morphologie, composition, etc.) et souterraines (densité racinaire, profondeur d'enracinement, longueur et diamètre des racines) et des cinétiques de croissance et

d'accumulation des nutriments (McDaniel *et al.*, 2014). La quantité et la dynamique des besoins en élément nutritifs ne sont pas les mêmes pour différentes espèces, ainsi que la capacité de ces différentes espèces à intercepter les ressources (lumière, eau, nutriments). Il a été montré que les litières ou résidus de culture ont des caractéristiques bien différentes qui régulent les communautés des sols et leurs fonctions (respiration, stockage de C, flux de minéralisation/organisation, production enzymatique, etc.) (Freschet *et al.*, 2012). Les recherches sur la mise au point de nouveaux systèmes de culture, valorisant les interactions sol-plante et les bouclages des cycles biogéochimiques, sont basées sur une valorisation accrue des ressources et une diversification des cultures (Gaba *et al.*, 2015). Quelques exemples des recherches récentes sont présentés ici :

- Le principe de mélanges des cultures repose sur la complémentarité de niches, par exemple avec deux espèces n'utilisant pas les mêmes ressources (par exemple le nitrate et le N₂ atmosphérique), et n'ayant pas les mêmes caractéristiques fonctionnelles au cours de la croissance (feuilles, racines) et dans la phase de recyclage (caractéristiques des litières et résidus de récolte). C'est ce principe qui a été utilisé pour explorer le potentiel de mélanges d'espèces (légumineuses et graminées) en cultures intermédiaires (Hinsinger *et al.*, 2011). Tribouillois *et al.* (2016) ont étudié 25 mélanges de deux cultures ayant des caractéristiques différentes (une graminée et une légumineuse) et susceptibles d'être cultivées pendant les phases d'interculture. L'une, la graminée, contribuerait davantage à la capture efficace de l'azote minéral, et l'autre, la légumineuse, valoriserait mieux le service « d'engrais vert » au moment de la destruction du couvert. Le mélange peut, grâce à cette complémentarité, répondre à deux fonctions écosystémiques des cultures intermédiaires.
- Un autre exemple est celui de l'utilisation accrue (ou la réintroduction) des cultures de légumineuses dans les systèmes de culture (Magrini *et al.*, 2016), qui permet de supprimer les engrais minéraux de synthèse sur certaines phases de la rotation. Une étude comparée des systèmes de culture en agriculture conventionnelle et en agriculture biologique (système sans aucun intrant chimique) a montré en région Ile de France que le changement majeur est l'allongement des rotations (dans l'exemple pris, la rotation typique blé-orge-colza sur 3 ou 4 ans, passe à une rotation de 8 à 14 ans selon les cas avec plusieurs années de légumineuses) et une diversification des cultures (Anglade *et al.*, 2015). Certes, la possibilité de le faire à grande échelle tout en assurant la production agricole nécessaire est sujette à de nombreuses controverses, mais il est intéressant de retenir que les solutions passent par une évolution de la longueur et composition des rotations culturales et pas seulement des pratiques appliquées aux systèmes de culture actuels.
- L'association des arbres aux cultures annuelles, dans le cadre de l'agroforesterie, apparaît aussi comme un agroécosystème prometteur qui structure dans le temps et l'espace les interactions biotiques et abiotiques dont il est le siège. Ainsi, les systèmes agroforestiers pourraient conduire à une résilience fonctionnelle

accrue face aux changements climatiques (Malézieux *et al.*, 2009). Ils sont aussi décrits comme pouvant favoriser une large gamme de services écosystémiques, y compris ceux associés aux interactions biotiques souterraines comme la séquestration du C, le maintien de la qualité/fertilité du sol, la protection contre l'érosion des sols et la réduction des pertes de N par lixiviation (Lorenz & Lal, 2014).

4. Conclusion

La décomposition de la matière organique par les microorganismes hétérotrophes des sols constitue le fondement de la chaîne trophique, pilote globalement les cycles du carbone et des nutriments, et impacte la production végétale (en régulant la disponibilité des nutriments) et la composition atmosphérique (émission de GES). En retour, les couverts végétaux modifient le fonctionnement biotique des sols par des interactions racinaires (effets rhizosphériques) ou par la nature des litières qui retournent au sol. Les relations stœchiométriques entre le carbone, l'azote et les autres éléments majeurs régissent les flux de carbone et des nutriments entre les divers compartiments des matières organiques vivantes et mortes. La densité et les diversités taxonomique et fonctionnelle des microorganismes des sols sont modifiées par le type de couverts végétaux, à travers la quantité et la qualité de leurs substrats (les litières végétales, les exsudats racinaires), la richesse en azote du sol (fertilisation, minéralisation des matières organiques du sol et recyclées, besoins de la plante) et la présence ou non d'organismes symbiotiques. Les caractéristiques de ces communautés, leur limitation relative en carbone assimilable et en nutriments, peuvent modifier l'équilibre entre minéralisation et stabilisation du carbone et de l'azote.

Gérer des matières organiques, afin de réduire les intrants minéraux et limiter les pertes vers l'environnement, c'est gérer un compromis entre la minéralisation et la stabilisation des matières organiques, toutes deux indispensables au fonctionnement du système sol-plante. Ceci est potentiellement facilité par l'usage simultané, dans l'espace et/ou dans le temps, de combinaison d'espèces, ayant des caractéristiques fonctionnelles (traits) différents : modes de croissance, allocation de biomasse, caractéristiques chimiques, exploration racinaire, etc.

Les pertes vers l'environnement, notamment d'azote, sont liées à l'accumulation temporaire d'azote minéral dans le sol, soit par défaut de synchronisation entre la production (minéralisation de la matière organique humifiée, décomposition de produits ou résidus végétaux) et l'absorption par la culture, soit par apport excessif notamment dans le cadre de la fertilisation. Ces pertes peuvent être réduites, voire supprimées, par la recherche d'un couplage étroit des cycles C & N. Le couplage idéal est celui offert par les plantes fixatrices d'azote pendant leur croissance, et leur réintroduction accrue dans les systèmes de grande culture, soit en culture principale ou en culture intermédiaire, est une option importante de ce point de vue. Tous les

mécanismes évoqués sollicitent les composantes taxonomiques et fonctionnelles des microorganismes hétérotrophes dans les sols.

Références bibliographiques

Allison S.D., LeBauer D.S., Ofrecio M.R., Reyes R., Ta A.-M., Tran T.M., 2009. Low levels of nitrogen addition stimulate decomposition by boreal forest fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(2), 293–302.

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(1), 169-183.

Anglade J., Billen G., Garnier J., Makridis T., Puech T., Tittel C., 2015. Nitrogen soil surface balance of organic vs. conventional cash crop farming in the Seine watershed. *Agricultural Systems*, 139, 82-92.

Arcand M.M., Helgason B.L., Lemke R.L., 2016. Microbial crop residue decomposition dynamics in organic and conventionally managed soils. *Applied Soil Ecology*, 107, 347-359.

Attard E., Le Roux X., Charrier X., Delfosse O., Guillaumaud N., Lemaire G., Recous S., 2016. Delayed and asymmetric responses of soil C pools and N fluxes to grassland/cropland conversions. *Soil Biology and Biochemistry*, 97, 31-39.

Austin A.T., Vivanco L., Gonzalez-Arzac A., Pérez L.I., 2014. There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter–decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 204(2), 307–314.

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(1-2), 291–307.

Bertrand I., Prevot M., Chabbert B., 2009. Soil decomposition of wheat internodes of different maturity stages: Relative impact of the soluble and structural fractions. *Bioresource Technology*, 100(1), 155–163.

Blagodatskaya E., Kuzyakov Y., 2008. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: Critical review. *Biology and Fertility of Soils*, 45(2), 115–131.

Bouchez T., Blieux A.L., Dequiedt S., Domaizon I., Dufresne A., Ferreira S., Godon J.J., Hellal J., Joulain C., Quaiser A., Martin-Laurent F., Mauffret A., Monier J.M., Peyret P., Schmitt-Koplin P., Sibourg O., D'oiron E., Bispo A., Deportes I., Grand C.,

Cuny P., Maron P.A., Ranjard L. 2016. Molecular microbiology methods for environmental diagnosis. *Environmental Chemistry Letters* (online), DOI 10.1007/s10311-016-0581-3.

Chaussod R., Nicolardot B., Catroux G., Chrétien J., 1986. Relations entre les caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques de quelques sols cultivés. *Science du Sol*, 2, 213-226.

De Deyn G.B., Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D., 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11(5), 516-531.

Dequiedt S., Saby N.P.A., Lelievre M., Jolivet C., Thioulouse J., Toutain B., Arrouays D., Bispo A., Lemanceau P., Ranjard L., 2011. Biogeographical patterns of soil molecular microbial biomass as influenced by soil characteristics and management. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 641–652.

Dominati E., Patterson M., Mackay A., 2010. A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecological Economics*, 69(9), 1858-1868.

Drinkwater L.E., Snapp S.S., 2007. Nutrients in agroecosystems: Rethinking the management paradigm. *Advances in Agronomy*, 92, 163-186.

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(6), 1781-1796.

Duru M., Therond O., Fares M., 2015. Designing agroecological transitions: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1237-1257.

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, 48-60.

Fanin N., Fromin N., Bertrand I., 2016. Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology*, 97(4), 1023–1037.

Fierer N., Lauber C.L., Ramirez K.S., Zaneveld J., Bradford M.A., Knight R., 2012. Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients. *ISME Journal*, 6, 1007-1017.

Fierer N., Strickland M.S., Liptzin D., Bradford M.A., Cleveland C.C., 2009. Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters*, 12(11), 1238-1249.

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(7167), 277-280.

Fontaine S., Henault C., Amor A., Bdioui N., Bloor J.M.G., Maire V., Mary B., Revaillet 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(1), 86-96.

Freschet G.T., Aerts R., Cornelissen J.H.C., 2012. A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, 26(1), 56–65.

Gaba S., Lescourret F., Boudsocq S., Enjalbert J., Hinsinger P., Journet E.-P., Navas M.-L., Wery J., Louarn G., Malézieux E., Pelzer E., Prudent M., Ozier-Lafontaine H., 2015. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2), 607-623.

Geyer K.M., Kyker-Snowman E., Grandy A.S., Frey S.D., 2016. Microbial carbon use efficiency: accounting for population, community, and ecosystem scale controls over the fate of metabolized organic matter. *Biogeochemistry*, 127(2), 173–188.

Griffiths B.S., Ritz K., Wheatley R., Kuan H.L., Boag B., Christensen S., Ekelund F., Sørensen S.J., Muller S., Bloem J., 2001. An examination of the biodiversity-ecosystem function relationship in arable soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(12-13), 1713-1722.

Guenet B., Juarez S., Bardoux G., Abbadie L., Chenu C., 2012. Evidence that stable C is as vulnerable to priming effect as is more labile C in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 52, 43-48.

Haber F., 1920. *The Synthesis of Ammonia from its Elements: Nobel Lecture*, June 2, 1920, Oslo, Sweden, Nobel Foundation, 1920, 15 p.

Heal O.W., Anderson J.M., Swift M.J., 1997. Plant litter quality and decomposition: An historical overview. In: *Driven by Nature. Plant Litter Quality and Decomposition* (G. Cadisch, K.E. Giller, eds.), CAB International, Wallingford, 3-30.

Hernandez D.L., Hobbie S.E., 2010. The effects of substrate composition, quantity, and diversity on microbial activity. *Plant and Soil*, 335(1), 397–411.

Hinsinger P., Betencourt E., Bernard L., Brauman A., Plassard C., Shen J., Tang X., Zhang F., 2011. P for two, sharing a scarce resource: Soil phosphorus acquisition in the rhizosphere of intercropped species. *Plant Physiology*, 156(3), 1078-1086.

Hufnagl-Eichiner S., Wolf S.A., Drinkwater L.E., 2011. Assessing social–ecological coupling: Agriculture and hypoxia in the Gulf of Mexico. *Global Environmental Change*, 21(2), 530-539.

Jenkinson D. S., Powlson D. S., 1976. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil - I. Fumigation with chloroform. *Soil Biology and Biochemistry* 8(3), 167-177.

Keiluweit M., Bougoure J.J., Nico P.S., Pett-Ridge J., Weber P.K., Kleber M., 2015. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, 5(6), 588-595.

Kemmitt S.J., Lanyon C.V., Waite I.S., Addiscott T.M., Bird N.R.A., O'Donnell A.G., Brookes P.C., 2008. Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size activity or composition of the soil microbial biomass- A new perspective. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(1), 61-73.

Kirschbaum M.U.F., 1995. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(6), 753-760.

Lashermes G., Gainvors-Claisse 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*, 7, 1315.

Lashermes G., Nicolardot B., Parnaudeau V., Thuries L., Chaussod R., Guillotin M.L., Lineres M., Mary B., Metzger L., Morvan T., Tricaud A., Villette C., Houot S., 2010. Typology of exogenous organic matters based on chemical and biochemical composition to predict potential nitrogen mineralization. *Bioresource Technology*, 101(1), 157-164.

Leinster T., Cobbold C.A., 2012. Measuring diversity: the importance of species similarity. *Ecology*, 93(3), 477–489.

Lorenz K., Lal R., 2014. Soil organic sequestration in agroforestry systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(2), 443-454.

Louis B.P., Maron P.-A., Menasseri-Aubry S., Sarr A., Lévêque J., Mathieu O., Jolivet C., Leterme P., Viaud V., 2016. Microbial diversity indexes can explain soil carbon dynamics as a function of carbon source. *PLoS One*, 11(8), e0161251.

Machinet G.E., Bertrand I., Barrière Y., Chabbert B., Recous S., 2011. Impact of plant cell wall network on biodegradation in soil: Role of lignin composition and phenolic acids in roots from 16 maize genotypes. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(7), 1544–1552.

Magrini M.-B., Anton M., Cholez C., Corre-Hellou G., Duc G., Jeuffroy M.-H., Meynard J.-M., Pelzer E., Voisin A.-S., Walrand S., 2016. Why are grain-legumes rarely present in cropping systems despite their environmental and nutritional benefits? Analyzing lock-in in the French agrifood system. *Ecological Economics*, 126, 152-162.

Malézieux E., Crozat Y., Dupraz C., Laurans M., Makowski D., Ozier-Lafontaine H., Rapidel B., De Tourdonnet S., Valantin-Morison M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: Concepts, tools and models: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(1), 43-62.

Manzoni S., Porporato A., 2009. Soil carbon and nitrogen mineralization: Theory and models across scales. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(7), 1355–1379.

Marschner P., Umar S., Baumann K., 2011. The microbial community composition changes rapidly in the early stages of decomposition of wheat residue. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(2), 445-451.

McDaniel M.D., Tiemann L.K., Grandy A.S., 2014. Does agricultural crop diversity enhance soil microbial biomass and organic matter dynamics? A meta-analysis. *Ecological Applications*, 24(3), 560-570.

Miltner A., Bombach P., Schmidt-Brucken B., Kastner M., 2012. SOM genesis: microbial biomass as a significant source. *Biogeochemistry*, 111(1), 41-55.

Mooshammer M., Wanek W., Zechmeister-Boltenstern S., Richter A., 2014. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 5, 22.

Moyano F.E., Manzoni S., Chenu C., 2013. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models. *Soil Biology and Biochemistry*, 59, 72–85.

Nicolardot B., Mary B., Houot S., Recous S., 1997. La dynamique de l'azote dans les sols cultivés. In : *Maîtrise de l'Azote dans les Agrosystèmes* (G. Lemaire, B. Nicolardot, eds.), Les Colloques 83, INRA, Paris, 87-104.

Parnaudeau V., Nicolardot B., Pages J., 2004. Relevance of organic matter fractions as predictors of wastewater sludge mineralization in soil. *Journal of Environmental Quality*, 33(5), 1885-1894.

Pascualt N., Nicolardot B., Bastian F., Thiebeau P., Ranjard L., Maron P.A., 2010. In situ dynamics and spatial heterogeneity of soil bacterial communities under different crop residue management. *Microbial Ecology*, 60(2), 291-303.

Paterson E., Midwood A.J., Millard P., 2009. Through the eye of the needle: A review of isotope approaches to quantify microbial processes mediating soil carbon balance. *New Phytologist*, 184(1), 19-33.

Philippot L., Spor A., Henault C., Bru D., Bizouard F., Jones C.M., Sarr A., Maron P.A., 2013. Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *ISME Journal*, 7(8), 1609-1619.

Ramirez K.S., Craine J.M., Fierer N., 2012. Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes. *Global Change Biology*, 18(6), 1918-1927.

Rasse D.P., Rumpel C., Dignac M.F., 2005. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilization. *Plant and Soil*, 269(1), 341-356.

Recous S., Robin D., Darwis D., Mary B., 1995. Soil inorganic N availability: effect on maize residue decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(12), 1529-1538.

Redin, M., Guenon R., Recous S., Schmatz R., de Freitas L.L., Aita C., Giacomini S.J., 2014. Carbon mineralization in soil of roots from twenty crop species, as affected by their chemical composition and botanical family. *Plant and Soil*, 378(1-2), 205-214.

Rinkes Z.L., Bertrand I., Amin B.A.Z., Grandy S., Wickings K., Weintraub M.N., 2016. Nitrogen alters microbial enzyme dynamics but not lignin chemistry during maize decomposition. *Biogeochemistry*, 128(1), 171–186.

Roumet C., Lafont F., Sari M., Warembourg F., Garnier E., 2008. Root traits and taxonomic affiliation of nine herbaceous species grown in glasshouse conditions. *Plant and Soil*, 312(1), 69-83.

Sall S., Bertrand I., Chotte J.L., Recous S., 2007. Separate effects of the biochemical quality and N content of crop residues on C and N dynamics in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 43(6), 797-804.

Schimel J. P., Bennett J., Fierer N., 2005. Microbial community composition and soil nitrogen cycling: Is there really a connection? In: *Biological Diversity and Function in Soils* (R D. Bardgett, D.W. Hopkins, M.B. Usher, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 171–188.

Schimel J.P., Schaeffer S.M., 2012. Microbial control over carbon cycling in soil. *Frontiers in Microbiology*, 3, 348.

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(7367), 49–56.

Six J., Frey S.D., Thiet R.K., Batten K.M., 2006. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 70(2), 555-569.

Strickland M.S., Osburn E., Lauber C., Fierer, N., Bradford M.A., 2009. Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, 23(3), 627-636.

Tahir M.M., Recous S., Aita C., Schmatz R., Pilecco G.A., Giacomini S.J., 2016. In situ roots decompose faster than shoots left on the soil surface under subtropical no-till conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 52(6), 853-865.

Talbot J.M., Treseder K.K., 2012. Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry–decay relationships. *Ecology*, 93(2), 345–354.

Tribouillois H., Cohan J.-P., Justes E., 2016. Cover crop mixtures including legume produce ecosystem services of nitrate capture and green manuring: assessment combining experimentation and modelling. *Plant and Soil*, 401(1), 347-364.

Veen G.F., Sundqvist M.K., Wardle D.A., 2015. Environmental factors and traits that drive plant litter decomposition do not determine home-field advantage effects. *Functional Ecology*, 29(7), 981–991.

Figures

Figure 3-1. Schéma simplifié des principaux processus du carbone et de l'azote dans un sol cultivé.

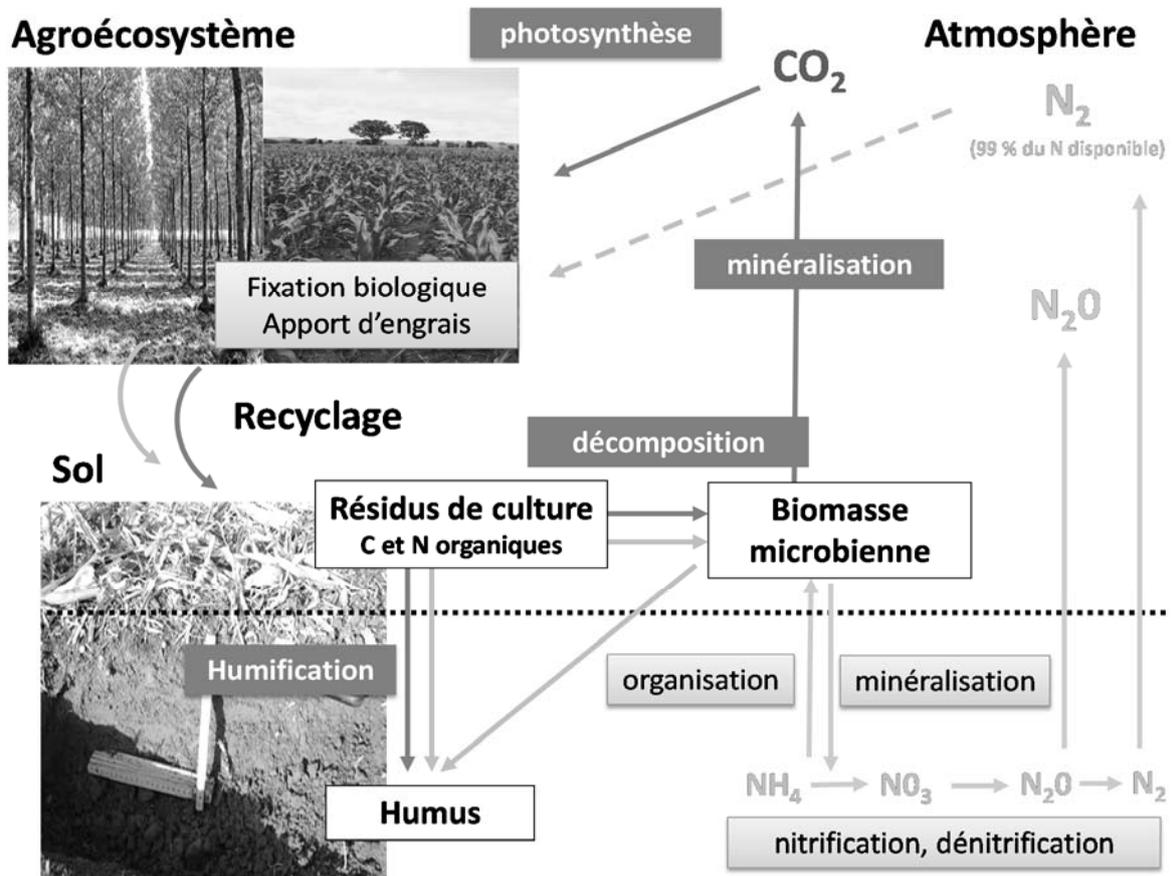
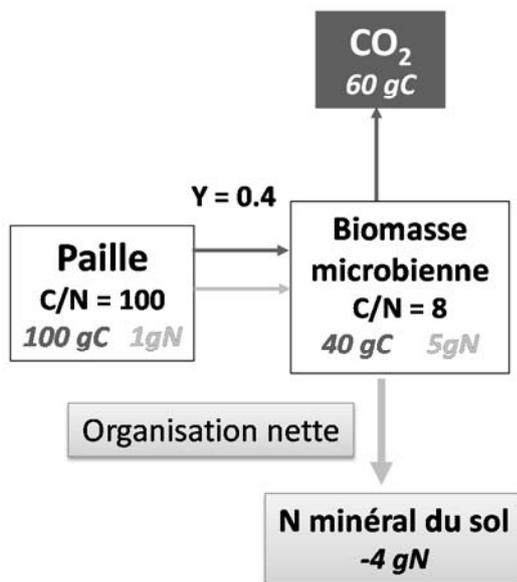


Figure 3-2. Relations entre la richesse en azote des substrats à décomposer, et la minéralisation-organisation de l'azote dans les sols. A : la décomposition d'une paille pauvre en azote provoque l'organisation d'azote minéral du sol pour assurer les besoins en azote de la biomasse hétérotrophe. B : la dégradation de l'humus riche en azote conduit à la minéralisation nette d'azote minéral dans les sols. Y est le rendement d'assimilation des microorganismes ; adapté de Nicolardot *et al.* (1997).

A: La décomposition d'une paille provoque une **organisation nette** d'azote



B: la décomposition de l'humus provoque une **minéralisation nette** d'azote

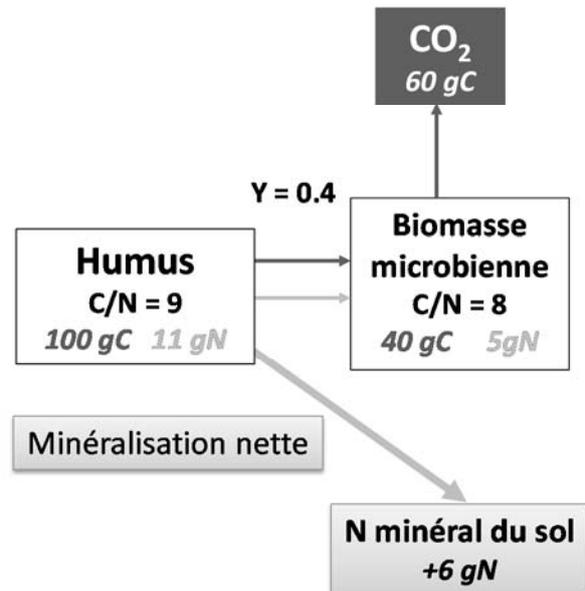


Figure 3-3. Relations entre stratégies de croissance des plantes, richesse en azote du milieu, stratégies microbiennes de champignons cellulolytiques, et stockage et déstockage du carbone et de l'azote contenus dans l'humus des sols. A : situation de faible disponibilité en azote du sol provoquant la minéralisation de la matière organique des sols (*mining* ou déstockage) ; B : situation de forte disponibilité de l'azote dans le sol provoquant l'organisation microbienne de l'azote et son accumulation ultérieure dans les sols ; adapté de Fontaine *et al.* (2011).

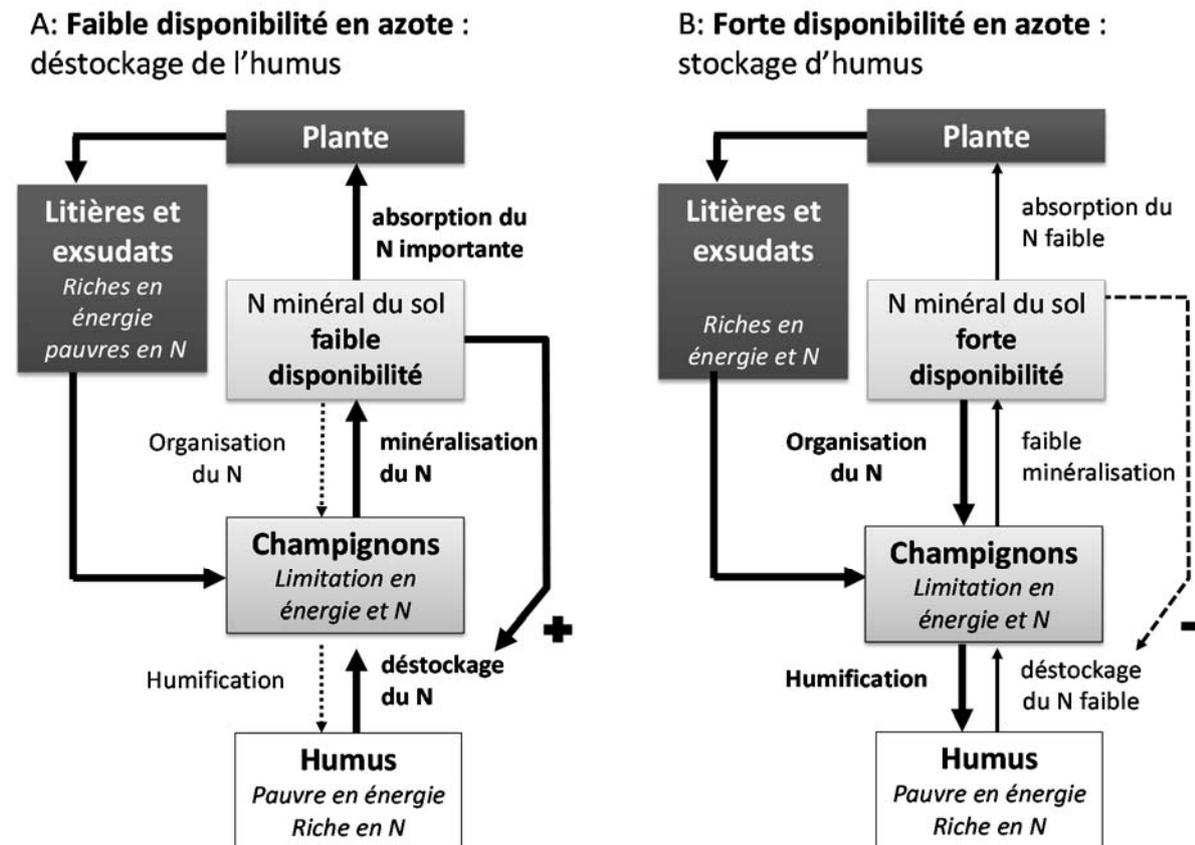


Figure 3-4. Relations fonctionnelles entre stratégies de croissance des couverts végétaux, recyclages des litières aériennes et racinaires, communautés microbiennes des sols et cycles du carbone et des nutriments. En fin de vie, les racines constituent un apport de C dégradé par les bactéries et champignons saprophytes ; adapté de De Deyn *et al.* (2008).

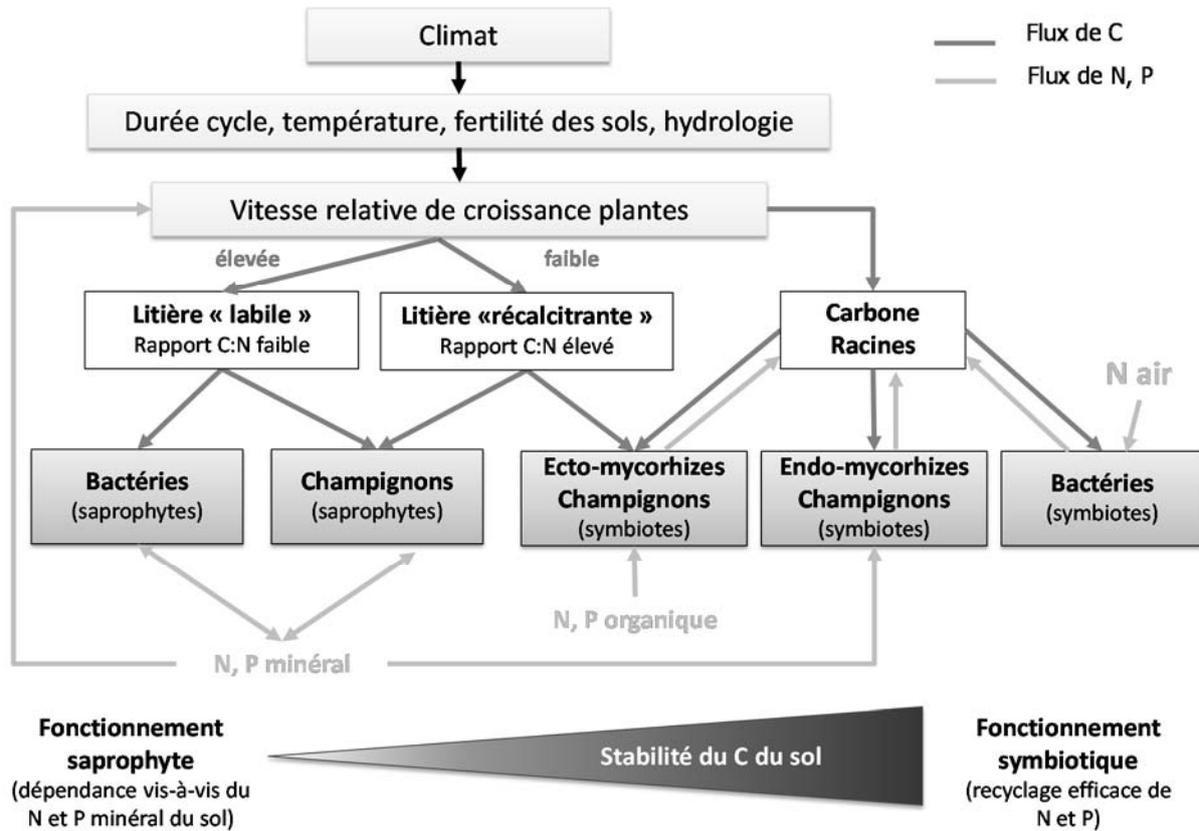


Figure 3-5. Pratiques culturales et gestion des cycles biogéochimiques. Relations entre options techniques, intensité de la mobilisation du couplage des cycles du carbone et de l'azote, et pertes d'azote dans les systèmes de culture ; adapté de Hufnagl-Eichiner *et al.* (2011).

