

**Université de Caen Normandie**

École doctorale Normande de Biologie Intégrative, Santé, Environnement

**Thèse de doctorat**

présentée et soutenue le 01/10/2015

par

**Caroline KOHLER**

pour obtenir le

**Doctorat de l'Université de Caen Normandie**

**Spécialité : Physiologie, biologie des organismes, populations, interactions**

**Fonctionnement des communautés végétales et stocks de carbone  
en prairies bas-normandes**

Directeur de thèse : Dr Jean-Bernard CLIQUET

Co-encadrantes : Dr Annette MORVAN-BERTRAND et Dr Servane LEMAUVIEL-LAVENANT

**Jury**

Anis LIMAMI, Professeur, Université d'Angers	(Rapporteur)
Bernard AMIAUD, Professeur, Université de Lorraine	(Rapporteur)
Katja KLUMPP, Ingénieur de Recherche, INRA Clermont-Ferrand	(Examinatrice)
Marie-Pascale PRUD'HOMME, Professeur, Université de Caen Normandie	(Examinatrice)
Jean-Bernard CLIQUET, MCU-HDR, Université de Caen Normandie	(Directeur de thèse)

**Membres invités**

Annette MORVAN-BERTRAND, MCU, Université de Caen Normandie	(Co-encadrante)
Servane LEMAUVIEL-LAVENANT, MCU, Université de Caen Normandie	(Co-encadrante)

*« Telle est la tâche d'une science naturelle : montrer que le merveilleux n'est pas incompréhensible, montrer comment il peut être compris – sans pour autant détruire l'émerveillement. Car lorsque nous avons expliqué le merveilleux, démasqué les structures cachées, un nouveau merveilleux surgit : la complexité était tissée de simplicité »*

*Herbert A. Simon*

## Remerciements

---

Ces travaux de doctorat ont été réalisés au sein de l'UMR INRA-UCBN Écophysiologie Végétale, Agronomie & nutritions NCS. Mes premiers remerciements vont donc à la directrice et au directeur adjoint de ce laboratoire, Marie-Pascale Prud'homme et Philippe Lâiné. Grâce à votre organisation et votre bienveillance envers chacun d'entre nous, vous offrez un cadre de travail idéal.

Je tiens à remercier la Région Basse-Normandie pour avoir financé cette thèse, ainsi que l'École Doctorale NBISE pour sa contribution au financement de mon déplacement en Islande. Celle-ci m'a permis de participer au congrès de l'*European Grassland Federation*. Je remercie également l'Association Française des Femmes Diplômées des Universités, pour leur attribution d'une bourse pour ma 4<sup>ème</sup> année de thèse et pour leur accueil chaleureux.

Mes remerciements vont également aux membres du jury, Anis Limami, Bernard Amiaud, Katja Klumpp et Marie-Pascale Prud'homme, qui ont accepté de lire et d'évaluer ce travail de recherche.

Mes chefs du *Bureau Enchanté*, Jean-Bernard, Annette, Servane, c'est bien sûr à vous que reviennent les mille mercis !!! Merci, à vous trois, de m'avoir encadrée et conseillée durant toute la durée de cette thèse. Merci pour votre disponibilité, votre patience, votre implication dans mon travail et tant d'autres choses encore. Vous avez fait preuve de pédagogie et d'imagination, par les *réunions du jeudi*, les *MS5P (Ma-Semaine-en-5-Pubs)*, les *PP (Point-Pub)*, les *là-où-j'en-suis* et tout ce qui a pu m'aider à venir à bout de ces fameuses pages blanches. Vous avez chacun contribué à votre manière et de manière complémentaire à mon encadrement, si bien que, même si avoir trois encadrants peut avoir des inconvénients, j'y ai surtout trouvé des avantages. Tout n'a pas toujours été facile, mais vous avez su m'encourager et me pousser quand il le fallait. Je suis arrivée au bout de cette thèse et c'est grâce à vous !

Un grand merci à Yves Gallard, Benoît Blanchet et toute l'équipe du Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras. Avant tout, merci pour votre accueil toujours convivial ! Merci pour la mise à disposition des prairies sur lesquelles repose cette thèse et d'avoir accepté les contraintes liées à mes allers-retours au Pin avant chaque fauche ou pâturage. Merci aussi pour les échanges autour des prairies et de leur gestion.

Merci également aux membres de mon comité de pilotage, André-Jean Francez, Bernard Amiaud, Katja Klumpp et Yves Gallard, d'avoir participé à deux réunions au cours desquelles les échanges et conseils m'ont été bénéfiques.

Derrière les mots de ce manuscrit se cachent d'innombrables heures de récolte, de préparation et d'analyse d'échantillons ; je remercie infiniment

celles et ceux qui y ont contribué. Vous êtes nombreux à m'avoir accompagnée dans l'Orne pour la quarantaine de journées passées sur le terrain et ce quelle que soit la météo. Un grand merci à mes chefs, aux stagiaires, à Anne-Françoise, Emmanuelle, Marie-Paule, Dominique, Vincent, Marine, Maxence, Magali, Julie et même Marie-Pascale ! J'ai aussi pu compter sur nombre d'entre vous lorsqu'au retour, il s'agissait de s'occuper de tous les cylindres de sol. Anne-Françoise, j'ai eu un réel plaisir à travailler avec toi, tant en serre que lors de nos sorties sur le terrain, et j'ai finalement réussi à te faire dépiauter un cylindre ! Mag et Jojo, on a toutes les trois passé beaucoup de temps en salle de récolte autour de notre arène à vers de terres, puis « *Broyage, broyaaage, plus loin que la nuit et le jour !* », à ce poste-là aussi vous m'avez aidée et vous avez carburé, merci ! Merci aussi à Josette, la championne des micropesées. Merci à Marie-Laure, pour m'avoir initiée aux manips « sucres » et t'être occupée d'une partie des échantillons. Merci à Marie-Paule, tu as pris soin de passer tous mes échantillons à l'IRMS. Sophie, merci d'avoir démêlé les problèmes administratifs (on sait tous que tu es là pour qu'on t'embête !) et merci Patrick de t'occuper de nos soucis informatiques. Je remercie aussi les membres de l'équipe *Carbone-Défoliation* qui m'ont fait découvrir le monde des fructanes et du ray-grass, et ce jusqu'au Mont St-Michel, ainsi que les membres de l'équipe *Écologie des prairies* avec lesquels j'ai également pu partager plusieurs congrès.

Un petit mot pour remercier mes stagiaires, Caroline, Quentin, Florent, Thomas, Émilie, Cédric, Bastien et Yoann, que vous ayez contribué à cette thèse pendant quelques heures ou quelques semaines. Merci aussi aux stagiaires que j'ai pu « emprunter » à d'autres.

À tous les doctorants que j'ai eu la chance de rencontrer ici, un immense merci !!! Qu'auraient été ces années de thèse sans votre compagnie ?! Impossible d'oublier tous ces moments de délire, les sessions remotivation, les pauses café-thé, les soirées docs... et en même temps un bureau bien décoré, calme et studieux où il faisait bon travailler. Merci aux docs de « mon année » avec lesquels j'ai parcouru cette thèse ; Vincent, notre héros légendaire de mots croisés et au crayon inspiré, et Alex, jamais à cours de discussions écolo-végétariennes ! Merci à Mustapha et Philou, vous nous avez montré la voie ! Mes *Triplettes-Sérapinettes* du bureau doc n°2, *sautillante-Anne*, *parfaite-Élise* et *princesse-Thaïs*, mais aussi Marine, ma fée clochette, merci à toutes pour votre bonne humeur et les papotages en tous genres et à tout moment ! Élise, tu es la dernière recrue et pour une fois dans mon équipe ! Merci pour ton aide lors de ma 1<sup>ère</sup> sortie terrain puis celle la plus glaciale... Les Doctorettes, bon courage pour la suite ou fin de vos thèses ! J'ajoute un merci à tous les étudiants de master qui sont passés par là et qui sont ou seront peut-être de futurs docs ! Aurélia et Maxence, dans ces remerciements vous êtes inclus dans la bande des docs, comme d'habitude !

Un grand merci à l'ensemble du laboratoire EVA, vous avez tous contribué à la bonne ambiance quotidienne, qui a fait de ma thèse quatre années finalement agréables et inoubliables.

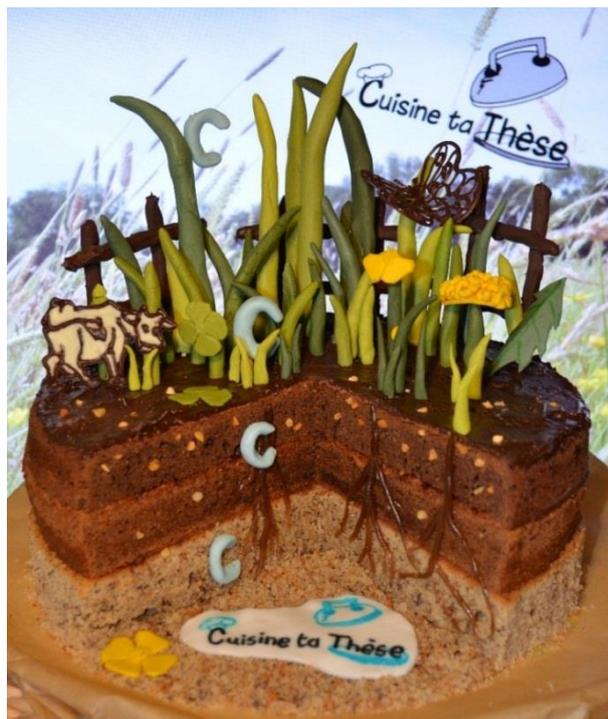
Un coucou à mes collègues de Nancy, Simon, Aline, Nadia et Béatrice, que j'ai eu l'occasion de croiser, que ce soit à Nancy, à Caen ou jusqu'en Islande ! J'en profite pour remercier Bernard qui m'a encouragée à faire une thèse, et qui a été présent le premier jour et le sera aussi le dernier !

Là où je pose mes bagages je rejoins un orchestre, à Caen le Chœur et Orchestre Universitaire Régional, ou plus simplement, le COUR. Merci à toute l'asso, les orchestreux, les choraleux, pour tous ces moments musicaux, entre sérieux, détente et belles rigolades, sans compter les inoubliables prolongations au BéaBar ou ailleurs. Une pensée particulière pour mon pupitre de clarinettes en or, Iker, Maryvonne, Benoît, Claire, Julien, Thomas et Theresa, et aussi pour Émilie à la fois ma flûtiste préférée et ma voisine de bureau !

Merci aussi à Florine, Ségo et Mélody, malgré la distance et le peu de temps que je vous ai consacré ces quatre dernières années, vous avez été présentes d'une façon ou d'une autre et vous m'avez aidée à aller jusqu'au bout.

Enfin, bien sûr, un grand merci à ma famille qui m'a soutenue et encouragée depuis le début de mes études. À mes parents, vous m'avez donné la possibilité de faire ce que je voulais. Sophie, tu as su me changer les idées de nombreux week-ends et merci pour tes dernières relectures. Florian, bon courage pour la suite de tes études, j'espère que tu trouveras le chemin qui te plaît !

À celles et ceux qui ne s'aventureront pas dans les détails des pages suivantes de ce manuscrit, en voici un résumé sous la forme d'un gâteau fait maison !



« Ce gâteau, 100% comestible, reproduit une prairie. Il indique également le trajet du carbone (C) provenant de l'atmosphère, absorbé par une plante, puis transféré dans le sol via ses racines. En détail nous voyons : de la végétation à l'image des prairies que j'étudie ; un papillon, une vache qui pâit et les barrières de son enclos ; trois couches de sol avec racines et petits cailloux ; le trajet du carbone »

## Liste des abréviations

---

<b>ANPP</b>	Aboveground Net Primary Productivity, production primaire nette aérienne
<b>BD</b>	Bulk Density, densité apparente
<b>C</b>	Carbone
<b>CCA</b>	Canonical Correspondance Analysis, analyse canonique des correspondances
<b>CAM</b>	Crassulacean Acid Metabolism, métabolisme acide des crassulacées
<b>CCNUCC</b>	Convention Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques
<b>CH<sub>4</sub></b>	Méthane
<b>CITEPA</b>	Centre Interprofessionnel Technique d'Études de la Pollution Atmosphérique
<b>CO<sub>2</sub></b>	Dioxyde de carbone
<b>CWM</b>	Community Weighted Mean, moyenne pondérée à l'échelle de la communauté
<b>DP</b>	Degré de Polymérisation
<b>GES</b>	Gaz à Effet de Serre
<b>GIEC</b>	Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat
<b>HFC</b>	Hydrofluorocarbones
<b>HWC</b>	Hot-Water extractable Carbon, carbone soluble extrait à l'eau chaude
<b>IPCC</b>	Intergovernmental Panel on Climate Change, <i>cf.</i> GIEC
<b>LC:N</b>	Leaf Carbon to Nitrogen ratio, ratio carbone/azote du dernier limbe mature
<b>LCC</b>	Leaf Carbon Content, teneur en carbone du dernier limbe mature
<b>LDMC</b>	Leaf Dry Matter Content, teneur en matière sèche du dernier limbe mature
<b>LNC</b>	Leaf Nitrogen Content, teneur en azote du dernier limbe mature
<b>MF</b>	Masse Fraîche
<b>MO</b>	Matière Organique
<b>MS</b>	Masse Sèche
<b>N</b>	Azote
<b>N<sub>2</sub>O</b>	Protoxyde d'azote
<b>NBP</b>	Net Biome Production, productivité nette du biome
<b>NEE</b>	Net Ecosystem Exchange, échange net de l'écosystème
<b>PAC</b>	Politique Agricole Commune
<b>PFC</b>	Perfluorocarbones
<b>Pg</b>	Pétagramme = 10 <sup>15</sup> g
<b>ppm</b>	Partie par million

<b>PRG</b>	Potentiel de Réchauffement Global
<b>RGR</b>	Relative Growth Rate, taux de croissance relative
<b>RuBisCO</b>	Ribulose Biphosphate Carboxylase
<b>SAU</b>	Surface Agricole Utile
<b>SF<sub>6</sub></b>	Hexafluorure de soufre
<b>SLA</b>	Specific Leaf Area, surface foliaire spécifique du dernier limbe mature
<b>SIC</b>	Soil Inorganic Carbon, carbone minéral du sol
<b>SOC</b>	Soil Organic Carbon, carbone organique du sol
<b>SOM</b>	Soil Organic Matter, matière organique du sol
<b>SRL</b>	Specific Root Length, longueur spécifique des racines
<b>STC</b>	Soil Total Carbon, carbone total du sol
<b>UE</b>	Union Européenne
<b>UGB</b>	Unité Gros Bétail
<b>UNFCCC</b>	United Nation Framework Convention on Climate Change <i>cf.</i> CCNUCC
<b>WSC</b>	Water-Soluble Carbohydrates, glucides solubles

# Table des matières

---

<i>Remerciements</i> .....	<i>i</i>
<i>Liste des abréviations</i> .....	<i>iv</i>
<i>Table des matières</i> .....	<i>vi</i>
<i>Table des figures</i> .....	<i>xi</i>
<i>Table des tableaux</i> .....	<i>xv</i>
<b>CHAPITRE I Introduction générale</b> .....	<b>1</b>
<b>I. Contexte général</b> .....	<b>1</b>
<b>II. Objectifs de recherche</b> .....	<b>3</b>
<b>III. Publications et communications scientifiques</b> .....	<b>5</b>
<b>III.1. Publications avec comité de lecture</b> .....	<b>5</b>
<b>III.2. Actes de congrès avec comité de lecture</b> .....	<b>5</b>
<b>III.3. Communications orales</b> .....	<b>5</b>
<b>III.4. Communications par affiches</b> .....	<b>6</b>
<b>CHAPITRE II Synthèse bibliographique</b> .....	<b>8</b>
<b>I. La place du CO<sub>2</sub> dans les changements globaux</b> .....	<b>8</b>
<b>I.1. Émissions de gaz à effet de serre et politiques publiques</b> .....	<b>8</b>
I.1.1. Les gaz à effet de serre.....	8
I.1.2. Les politiques publiques face aux émissions de gaz à effet de serre.....	9
<b>I.2. Cycle du C et séquestration dans les sols</b> .....	<b>11</b>
I.2.1. Le cycle et les stocks de C.....	11
I.2.2. La séquestration du C dans les sols.....	12
<b>I.3. Approches méthodologiques pour l'estimation de la séquestration, des flux, et du potentiel de séquestration de C</b> .....	<b>14</b>
I.3.1. Méthodes de mesure de la séquestration du C.....	14
I.3.1.a. Suivi de l'évolution des quantités de C dans le sol.....	14
I.3.1.b. Mesure de bilans de flux de C au-dessus de la végétation.....	15
I.3.1.c. Comparaison des deux méthodes.....	15
I.3.2. Mesure du flux de C atmosphère-sol par marqueur isotopique ( <sup>13</sup> CO <sub>2</sub> , <sup>14</sup> CO <sub>2</sub> ).....	15
I.3.3. Méthodes de mesure du potentiel de séquestration des sols et modèles de séquestration du C à long terme.....	16
<b>II. Les prairies et le cycle du C en zone tempérée</b> .....	<b>18</b>
<b>II.1. Les prairies</b> .....	<b>18</b>
II.1.1. Les différents types de prairies en zone tempérée.....	18
II.1.2. Les surfaces prairiales en Europe.....	18

II.1.3.	Les pratiques de gestion en France métropolitaine.....	19
II.1.3.a.	<i>Les modes d'exploitation : fauche et pâturage.....</i>	19
II.1.3.b.	<i>L'implantation et le renouvellement d'une prairie.....</i>	20
II.1.3.c.	<i>La fertilisation.....</i>	21
II.1.3.d.	<i>La production.....</i>	22
II.1.4.	Les services écosystémiques rendus par les prairies.....	22
<b>II.2.</b>	<b>La place des prairies parmi les autres agroécosystèmes pour les stocks, la séquestration et le potentiel de séquestration de C.....</b>	<b>23</b>
<b>II.3.</b>	<b>Cycle du C à l'échelle de la prairie et impact de la gestion.....</b>	<b>24</b>
II.3.1.	Flux de C de l'atmosphère à la plante.....	25
II.3.2.	Flux de C de la plante au sol.....	26
II.3.3.	Flux de C dans le sol.....	28
II.3.4.	L'impact de la gestion des prairies sur les stocks et le stockage de C	29
II.3.4.a.	<i>Le labour.....</i>	30
II.3.4.b.	<i>La fertilisation.....</i>	30
II.3.4.c.	<i>La fauche et le pâturage.....</i>	31
II.3.4.d.	<i>La diversité floristique.....</i>	32
II.3.4.e.	<i>L'impact global de la gestion.....</i>	32
<b>III.</b>	<b>Le C de la plante à la communauté.....</b>	<b>33</b>
<b>III.1.</b>	<b>Le métabolisme glucidique chez les espèces prairiales.....</b>	<b>33</b>
III.1.1.	Relations source-puits et mise en réserve du C.....	33
III.1.1.a.	<i>La mise en réserve du C sous forme d'amidon.....</i>	34
III.1.1.b.	<i>La mise en réserve du C sous forme de fructanes.....</i>	34
III.1.2.	Impact de la défoliation sur le métabolisme carboné.....	35
<b>III.2.</b>	<b>Fonctionnement écologique des communautés prairiales.....</b>	<b>36</b>
III.2.1.	Les traits fonctionnels.....	37
III.2.2.	Les groupes fonctionnels.....	38
III.2.3.	Les modèles de stratégies écologiques.....	39
III.2.4.	Le fonctionnement à l'échelle de la communauté.....	41
III.2.4.a.	<i>Les traits moyens et les traits pondérés.....</i>	41
III.2.4.b.	<i>Les indices de diversité fonctionnelle.....</i>	42
III.2.5.	Traits fonctionnels et stockage du C.....	42
<b>CHAPITRE III</b>	<b>Relations entre traits fonctionnels des communautés végétales et stocks de C organique du sol.....</b>	<b>45</b>
	<i>Préambule.....</i>	<i>45</i>
	<i>Abstract.....</i>	<i>47</i>
	<i>Key-words.....</i>	<i>47</i>
<b>I.</b>	<b>Introduction.....</b>	<b>48</b>



<b>II. Materials and methods</b> .....	<b>50</b>
<b>II.1. Study site and experimental design</b> .....	<b>50</b>
<b>II.2. Plant communities, leaf traits and functional diversity</b> .....	<b>50</b>
<b>II.3. Soil and vegetation sampling</b> .....	<b>51</b>
<b>II.4. Soil and vegetation analysis</b> .....	<b>52</b>
<b>II.5. Statistics</b> .....	<b>53</b>
<b>III. Results</b> .....	<b>53</b>
<b>III.1. Vegetation and community functional parameters</b> .....	<b>53</b>
<b>III.2. Vegetation and soil carbon pools</b> .....	<b>54</b>
<b>III.3. Relationships between plant community functioning and soil C stocks</b> .....	<b>55</b>
<b>IV. Discussion</b> .....	<b>56</b>
<b>IV.1. C pools in the plant-soil system</b> .....	<b>57</b>
<b>IV.2. Grassland age, management practices and C stocks</b> .....	<b>57</b>
<b>IV.3. Links among soil C stocks and plant community functioning</b> .....	<b>58</b>
<b>V. Conclusion</b> .....	<b>61</b>
<b>Acknowledgements</b> .....	<b>61</b>

**CHAPITRE IV Dynamique du C dans la plante et le sol au cours d'une année d'exploitation de prairies**..... **63**

<i>Préambule</i> .....	<b>63</b>
<i>Abstract</i> .....	<b>65</b>
<i>Key-words</i> .....	<b>65</b>
<b>I. Introduction</b> .....	<b>66</b>
<b>II. Materials and methods</b> .....	<b>68</b>
<b>II.1. Study site and experimental design</b> .....	<b>68</b>
<b>II.2. Soil and vegetation sampling</b> .....	<b>69</b>
<b>II.3. Soil and vegetation analysis</b> .....	<b>70</b>
<b>II.4. Soil hot-water extractable carbon (HWC) extraction and analysis</b> 70	
<b>II.5. Water-soluble carbohydrate (WSC) extraction and analysis</b> .....	<b>71</b>
<b>II.6. Starch analysis</b> .....	<b>71</b>
<b>II.7. Statistics</b> .....	<b>72</b>
<b>III. Results</b> .....	<b>72</b>
<b>III.1. Seasonal variation of total C in the plant and soil compartments</b> 72	
<b>III.2. Seasonal variation of plant water-soluble carbohydrates (WSC) and topsoil hot-water extractable C (HWC) concentrations</b> .....	<b>73</b>
<b>III.3. Seasonal variation of fructan, sucrose, glucose and fructose contents in the plant compartments</b> .....	<b>75</b>
<b>III.4. Relationships between C pools in the plant compartments and in topsoil</b> .....	<b>76</b>



<b>IV. Discussion</b> .....	<b>76</b>
<b>IV.1. C allocation between shoot and root is dependent on grassland age</b> 77	
<b>IV.2. SOC stocks are impacted by grassland age and root C mass</b> .....	<b>77</b>
<b>IV.3. WSC dynamics in shoot bases and roots are affected by grassland exploitation and season</b> .....	<b>78</b>
<b>IV.4. Sucrose concentration in shoot bases drives soil labile C concentration during early spring</b> .....	<b>80</b>
<b>V. Conclusion</b> .....	<b>81</b>
<i>Acknowledgements</i> .....	<b>81</b>

## **CHAPITRE V Impact du sursemis et re-semis sur la productivité et le stock de C en prairie..... 82**

<i>Préambule</i> .....	<b>82</b>
<i>Résumé</i> .....	<b>84</b>
<i>Mots-clés</i> .....	<b>84</b>
<b>I. Introduction</b> .....	<b>85</b>
<b>II. Matériels et méthodes</b> .....	<b>86</b>
<b>II.1. Site et dispositif expérimental</b> .....	<b>86</b>
<b>II.2. Échantillonnage de la végétation et du sol</b> .....	<b>87</b>
<b>II.3. Analyse des échantillons de sol</b> .....	<b>88</b>
<b>II.4. Statistiques</b> .....	<b>89</b>
<b>III. Résultats</b> .....	<b>90</b>
<b>III.1. Lien entre production annuelle, stock de C organique du sol et âge de la prairie</b> .....	<b>90</b>
<b>III.2. Effet de la rénovation sur la production fourragère et la composition floristique</b> .....	<b>90</b>
<b>III.3. Stock de C et qualité de la MO sol après rénovation</b> .....	<b>91</b>
<b>IV. Discussion</b> .....	<b>91</b>
<b>IV.1. La production annuelle et la quantité de C organique dans le sol sont liées à l'âge des prairies</b> .....	<b>91</b>
<b>IV.2. Réussite du sursemis et re-semis</b> .....	<b>92</b>
<b>IV.3. Stocks de C</b> .....	<b>93</b>
<i>Remerciements</i> .....	<b>94</b>

## **CHAPITRE VI Discussion générale et perspectives ..... 95**

<b>I. Discussion générale</b> .....	<b>95</b>
<b>I.1. Rappel des objectifs</b> .....	<b>95</b>
<b>I.2. Rappel de la stratégie expérimentale</b> .....	<b>95</b>
<b>I.3. Place des prairies étudiées dans un contexte global</b> .....	<b>97</b>
<b>I.4. Âge, pratiques de gestion et compromis entre services écosystémiques</b> .....	<b>98</b>



<b>I.5. Lien entre composition et diversité fonctionnelle des communautés et stock de C dans le sol .....</b>	<b>101</b>
<b>I.6. C soluble de la plante et du sol : indicateurs des variations saisonnières .....</b>	<b>104</b>
<b>II. Perspectives .....</b>	<b>107</b>
<i>Références bibliographiques.....</i>	<i>109</i>
<i>Annexe .....</i>	<i>132</i>

# Table des figures

---

## *CHAPITRE I. Introduction générale*

---

**Figure I.1.** Représentation des quatre compartiments de la prairie étudiés : partie aérienne > 5 cm, partie aérienne < 5 cm, racines et sol.

## *CHAPITRE II. Synthèse bibliographique*

---

**Figure II.1.** Évolution de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> au cours des 1 000 dernières années.

**Figure II.2.** Évolution de la concentration atmosphérique moyenne annuelle en dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>), méthane (CH<sub>4</sub>) et protoxyde d'azote (N<sub>2</sub>O), observée à l'échelle mondiale depuis 1950.

**Figure II.3.** Schéma simplifié du cycle du C à l'échelle de la planète.

**Figure II.4.** Carte de la distribution des stocks de C organique du sol, établie par le Département de l'Agriculture des États-Unis.

**Figure II.5.** Représentation des méthodes d'évaluation de la séquestration de C. (A) Suivi de l'évolution des stocks de C dans le temps, (B) mesure de bilans de flux de C à un temps *t* et (C) mesure du flux atmosphère-sol par marqueur isotopique (<sup>13</sup>CO<sub>2</sub>, <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>).

**Figure II.6.** Système micro-météorologique d'eddy covariance permettant la mesure de flux à l'échelle de l'écosystème.

**Figure II.7.** Schéma représentant le système de distribution d'isotopes stables (SID, stable isotope delivery system).

**Figure II.8.** Cartographie du déficit de saturation en C dans les sols en France.

**Figure II.9.** Émissions mondiales annuelles totales de CO<sub>2</sub> (énergie, industrie et modification de l'utilisation des sols) entre 1999 et 2100 pour les groupes de scénarios A1FI, A2, B1 et B2 de l'IPCC.

**Figure II.10.** Évolution des stocks de C organique dans les sols prairiaux en Europe, modélisée pour les scénarios d'émission de CO<sub>2</sub> A1FI, A2, B1 et B2 de l'IPCC, prenant en compte ou non le changement d'usage des terres.

**Figure II.11.** Superficie (A) des prairies temporaires et (B) des prairies permanentes productives en France en 2006.

**Figure II.12.** Machines permettant de réaliser un sursemis avec un travail superficiel du sol : (A) un semoir associé à un rouleau, (B) un semoir avec herse étrille, (C) un semoir en ligne et (D) un semoir en bandes fraisées.

**Figure II.13.** Distribution spatiale du C organique dans les sols en France.

- Figure II.14.** Stocks de C dans la biomasse végétale et le sol des forêts, cultures et prairies en zone tempérée.
- Figure II.15.** Évolution du stockage de C dans le sol après changement d'usage des terres.
- Figure II.16.** Cycle simplifié du C en prairie.
- Figure II.17.** Schéma d'une coupe transversale de feuille au niveau d'un stomate ouvert représentant les échanges gazeux liés à l'activité photosynthétique entre l'atmosphère et la feuille, régulés par les stomates.
- Figure II.18.** Représentation schématique d'une coupe longitudinale de racine en croissance indiquant six principaux sites de rhizodéposition.
- Figure II.19.** Représentation schématique des interactions rhizosphériques régulées par les exsudats racinaires.
- Figure II.20.** Répartition du traceur  $^{14}\text{C}$  photoassimilé par la plante après exposition pulsée ou en continu des parties aériennes à une atmosphère enrichie au  $^{14}\text{CO}_2$ .
- Figure II.21.** Organisation des agrégats montrant la localisation de la matière organique dans la matrice du sol et temps de renouvellement.
- Figure II.22.** Schéma conceptuel de la dynamique de la matière organique du sol basé sur quatre pools de matière organique.
- Figure II.23.** Effet de l'intensification de prairies par pâturage et coupe et par la fertilisation azotée sur la production animale, la production primaire nette, la séquestration du C et le bilan de GES par unité de surface et par unité de production animale.
- Figure II.24.** Représentation schématique de la répartition du C issu de la fixation photosynthétique d'une plante et concepts de source et de puits.
- Figure II.25.** Structure des deux formes d'amidon, (A) l'amylose et (B) l'amylopectine.
- Figure II.26.** Structure des quatre types de fructanes, (A) inuline, (B) lévane, (C) néosérie, (D) graminane.
- Figure II.27.** Relations entre fonctions et traits fonctionnels chez les plantes.
- Figure II.28.** Impacts des changements environnementaux et biotiques sur la structure des communautés et le fonctionnement de l'écosystème.
- Figure II.29.** Illustration des différentes stratégies de Grime.
- Figure II.30.** Exemple d'espèces prairiales positionnées dans le triangle de Grime.
- Figure II.31.** Modèle de compétition pour les ressources de Tilman.

- Figure II.32.** Relations tridimensionnelles parmi six traits du spectre d'économie foliaire (LES).
- Figure II.33.** Effet potentiel de la composition des traits sur la séquestration du C dans le sol, par leur influence sur le rapport entre les gains et les pertes de C.
- Figure II.34.** Estimation de la gamme et de la direction des effets de l'intensification prairies par pâturage et coupe et par l'application de fertilisation azotée sur les traits fonctionnels des plantes et sur les types fonctionnels de plantes dans les prairies.

### *CHAPITRE III. Résultats*

---

- Figure III.1.** Aboveground net primary productivity for each station, at each harvest in 2012.
- Figure III.2.** Plant and soil C pools in the seven grassland stations. (a) Annual accumulated shoot C above 5 cm, (b) annual average shoot and root C below 5 cm and (c) annual average SOC<sub>stock</sub>.
- Figure III.3.** Soil organic C (SOC<sub>conc</sub>) and hot-water extractable soil C (HWC) in the seven grassland stations. (a) SOC expressed as a percentage of soil dry mass and (b) HWC expressed as a percentage of SOC.
- Figure III.4.** Scatter-grams of the CCAs that match functional parameters (plant traits, functional diversity, productivity, SOC and HWC) with explanatory variables: (a) management parameters (grazing intensity, mowing intensity, and fertilization) and (b) age.
- Figure III.5.** Model for the link between plant community functioning and soil C storage in temperate grasslands.

### *CHAPITRE IV. Résultats*

---

- Figure IV.1.** Ombrothermic diagram showing the monthly cumulated precipitation and the mean air temperature at the experimental site over the experimental period (from May 2012 to May 2013).
- Figure IV.2.** Temporal changes in the amount of total C within the (a) above-5-cm shoot, (b) below-5-cm shoot and (c) root compartments and in the amount of organic C within (d) the 0-10 cm topsoil compartment for each grassland station.
- Figure IV.3.** Regression relationship between the amount of organic C in the 0-10 cm topsoil compartment and the amount of total C in the root compartment measured at the end of each period.
- Figure IV.4.** Temporal changes in water-soluble carbohydrates (WSC) contents expressed as a percentage of total C within the (a) above-5-cm shoot (b) below-5-cm shoot and (c) root compartments and in hot-water extractable C (HWC) content expressed as a percentage of total C within (d) the 0-10 cm topsoil compartment.



**Figure IV.5.** Temporal changes in (a, b, c) fructan, (d, e, f) sucrose, (g, h, i) fructose and (j, k, l) glucose contents expressed as a percentage of total C within the above-5-cm shoot, below-5-cm shoot and root compartments for each grassland station.

**Figure IV.6.** Regression relationship between sucrose content expressed as a percentage of total C within the below-5-cm shoot compartment, and hot-water extractable C (HWC) content expressed as a percentage of total C within the 0-10 cm topsoil compartment measured during period 3.

#### *CHAPITRE V. Résultats*

---

**Figure V.1.** Relation entre la production annuelle et le C organique du sol des sept stations en 2012.

**Figure V.2.** Production pour chaque bloc, à chaque récolte en 2013.

**Figure V.3.** Indice de diversité de Shannon et recouvrement relatif du trèfle blanc au printemps 2014, soit 20 mois après la rénovation, pour chaque bloc.

**Figure V.4.** (A) C organique du sol ( $CO_{stock}$ ), (B) matière organique du sol ( $MO_{stock}$ ), (C) teneur en C dans la MO du sol ( $CMO_{teneur}$ ) et (D) ratio C/N du sol pour chaque bloc, 8 et 20 mois après rénovation (mai 2013 et mai 2014).

**Figure V.5.** C soluble du sol pour chaque bloc, 20 mois après rénovation (mai 2014).

#### *CHAPITRE VI. Discussion générale et perspectives*

---

**Figure VI.1.** Lien entre le stock de C organique dans le sol et le fonctionnement des communautés végétales d'après l'étude des sept prairies.



# Table des tableaux

---

## *CHAPITRE II. Synthèse bibliographique*

---

- Tableau II.1.** Les principaux gaz à effet de serre et leur potentiel de réchauffement global.
- Tableau II.2.** Estimations des stocks de C mondiaux dans les sols.
- Tableau II.3.** Estimations du stock de C organique dans les sols de différents biomes.
- Tableau II.4.** Exemples d'études évaluant le stockage net de C sur les sites de prairies européennes mesuré à l'aide de différentes méthodes : (A) bilan des flux de C et (B) mesure répétée des stocks de C dans les sols, tirés de l'analyse bibliographique de Soussana *et al.* (2010).
- Tableau II.5.** Bilan C d'une prairie intensive et d'une prairie extensive sur une période de cinq ans, basé sur la mesure répétée de stock de C dans le sol et sur un bilan complet des flux de C (net biome production, NBP).
- Tableau II.6.** Les principaux services écosystémiques rendus par les prairies.
- Tableau II.7.** Exemples d'études évaluant le stockage net de C dans les sols sur des sites de prairies européennes après un changement de gestion des prairies, tirés de l'analyse bibliographique de Soussana *et al.* (2010).
- Tableau II.8.** Distribution des fructanes chez les Angiospermes.
- Tableau II.9.** Mise en relation des traits fonctionnels et des grandes fonctions biologiques chez les plantes.

## *CHAPITRE III. Résultats*

---

- Table III.1.** Topsoil properties (0-20 cm) of the seven grassland stations.
- Table III.2.** Age of the seven grassland stations since last seeding, establishment date and management practices applied in 2012: management regime (grazed/mowed), grazing intensity (annual stocking rate), mowing intensity (number of cuts per year), fertilization and over-seeding.
- Table III.3.** Community structure, functional parameters and functional diversity in the seven stations.
- Table III.4.** Correlation matrix for Pearson's coefficients involving community weighted mean traits in the seven stations.



**Table III.5.** Correlation matrix for Pearson's coefficients, for the plant community parameters and soil C pools of the seven stations.

*CHAPITRE IV. Résultats*

---

**Table IV.1.** Age since last seeding, management regime (grazed/mowed), fertilization, annual ANPP (aboveground net primary productivity) in 2012 and 0-10 cm topsoil SOM (soil organic matter) content of the seven grassland stations.

**Table IV.2.** Effect of seasons (early spring 2012, spring, autumn and winter, early spring 2013), of grassland stations (seven stations) and of the interaction of both factors on (A) C amounts in plant compartments and soil and (B) WSC contents in plant compartments and HWC contents in soil.

**Table IV.3.** Effect of seasons (early spring 2012, spring, autumn and winter, early spring 2013), of grassland station (seven stations) and of the interaction of both factors on fructan, sucrose, glucose and fructose contents in the three plant compartments.

**Table IV.4.** Correlation matrix for Pearson's coefficients between soil HWC contents and total WSC, fructan, sucrose, glucose and fructose contents measured at the end of each period.

---

# CHAPITRE I

## Introduction générale

---



# CHAPITRE I

## Introduction générale

---

### I. Contexte général

Selon le dictionnaire Larousse (Éd. 2015), l'écologie est une science « ayant pour objet les relations des êtres vivants (animaux, végétaux, micro-organismes) avec leur environnement ainsi qu'avec les autres êtres vivants ». Mais quels en sont les objectifs ? Les objectifs des différentes disciplines de l'écologie sont multiples, le plus médiatisé, et celui au centre de ce manuscrit, étant l'apport d'éléments de réponses aux problématiques environnementales. Dans ce but sont menées des études approfondies qui permettent de mieux comprendre les processus sous-jacents. Au cours des dernières années, les activités de recherche visant à améliorer notre compréhension du cycle global du carbone (C) et la quantification des stocks et des flux qui constituent ce cycle se sont multipliées. Cet intérêt résulte de la mise en avant, *via* de nombreux rapports sur le climat, de l'implication des activités humaines dans la perturbation du cycle du C. En effet, l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique observée depuis la révolution industrielle est l'une des causes du changement climatique et de ses multiples conséquences sur les écosystèmes terrestres (IPCC, 2013).

Les activités agricoles contribuent en grande partie à l'émission de gaz à effet de serre. En France, cette contribution s'élève à 21 % des émissions (ADEME, 2011). Certains agro-écosystèmes sont capables de compenser ces émissions, notamment *via* la séquestration de C. À l'échelle de l'Europe, la conversion de 7,3 millions d'hectares de grandes cultures en prairies permettrait de séquestrer de 9 à 12 Mt C an<sup>-1</sup> sur une période de 20 ans (Freibauer *et al.*, 2004). Les prairies présentent un stock de C d'environ 70 t ha<sup>-1</sup> (Arrouays *et al.*, 2002). Il est important de le maintenir par une gestion appropriée. Certaines prairies ont également un fort potentiel de stockage de C en raison de la dégradation de leurs sols (Conant *et al.*, 2012).

En France, les prairies représentent près de 45 % de la surface agricole utile (SAU) (Puydarrieux & Devaux, 2013) et sont d'un grand intérêt, notamment car elles produisent des fourrages et rendent de nombreux services écosystémiques tels que le maintien de la biodiversité, la protection des sols contre l'érosion, l'amélioration de la qualité de l'eau et le stockage du C (Puydarrieux & Devaux, 2013).

En Basse-Normandie, les prairies constituent près de 50 % de la SAU (Chambre d'Agriculture de Normandie, 2013). Elles sont emblématiques de la région et représentent à la fois son image, son paysage et un poids économique important ; elles sont ainsi au cœur des enjeux environnementaux et pourraient constituer un levier important de la compensation des émissions de CO<sub>2</sub>.

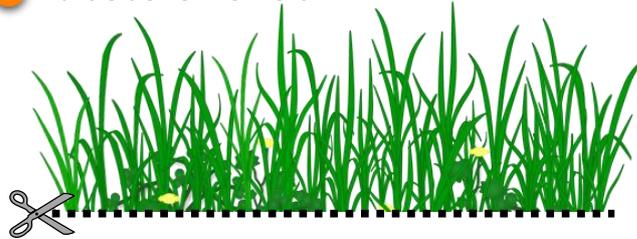
Le stock de C dans le sol résulte de l'équilibre entre les entrées de C dans le sol *via* la fixation photosynthétique du CO<sub>2</sub> atmosphérique et les sorties de C *via* la respiration des plantes et des micro-organismes du sol liée à la décomposition et le lessivage de composés organiques (Soussana *et al.*, 2004 ; De Deyn *et al.*, 2008). En prairie fauchée, s'ajoute à cela l'exportation du C lors de la fauche. En prairie pâturée, une partie du CO<sub>2</sub> fixé par les plantes est restituée à l'atmosphère par la respiration des animaux, une partie est perdue sous forme de méthane (CH<sub>4</sub>) issu de la fermentation entérique et une autre partie est exportée dans la biomasse du bétail. Une partie du C retourne dans le sol par l'intermédiaire des fèces et urines, soit directement au pâturage soit après épandage sous forme de fumier ou lisier.

À l'interface entre le sol et l'atmosphère, les plantes constituent un élément clé régissant la séquestration du C car elles sont le principal moyen d'entrée de C dans l'écosystème en raison de leur capacité de photosynthèse. Les flux de C sont également liés à la composition des communautés végétales et leur fonctionnement, qui influencent la quantité et la qualité du C entrant dans le sol (De Deyn *et al.*, 2008).

La composition des communautés végétales de prairie dépend des pratiques de gestion (intensité d'exploitation par fauche, pâturage et de fertilisation) (Garnier & Navas, 2012). Les espèces prairiales se répartissent le long d'un gradient de compétitivité, allant des espèces conservatives adaptées aux prairies pauvres à des espèces exploitatives dominant les prairies fertiles. Ces stratégies sont caractérisées par des traits fonctionnels liés à la durée de vie des feuilles et à la capacité d'acquérir des ressources (Wright *et al.*, 2004). Lorsque la défoliation par fauche ou pâturage entraîne la suppression d'une grande partie des tissus photosynthétiques actifs, la mobilisation des réserves glucidiques joue un rôle clé dans la compensation de l'apport de C dans les zones de croissance foliaires (Briske & Richards, 1995). Chez les Poacées prairiales, les réserves glucidiques sont principalement sous forme de fructanes, polymères solubles de fructose synthétisés à partir du saccharose (Chatterton *et al.*, 1989). Leurs teneurs varient au cours des phases de mobilisation-accumulation pendant les cycles coupe-repousse ce qui influe sur la qualité des tissus et pourraient modifier la capacité de ces espèces à transférer le C vers le sol.

**Au-dessus du niveau de coupe**

1 Partie aérienne > 5 cm

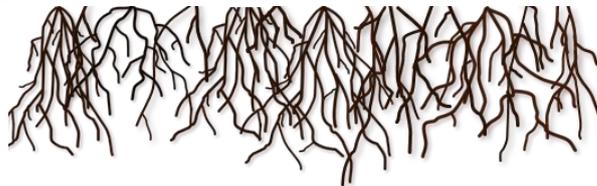


**En dessous du niveau de coupe**

2 Partie aérienne < 5 cm



3 Racines



4 Sol



**Figure I.1.** Représentation des quatre compartiments de la prairie étudiés : partie aérienne > 5 cm, partie aérienne < 5 cm, racines et sol.

## II. Objectifs de recherche

Le stockage du C dans les prairies n'est pas homogène. Intensité de fertilisation, âge de la prairie, type d'exploitation (fauche, pâturage, mixte), choix des espèces (lorsqu'elles sont semées), sont autant de facteurs qui génèrent une diversité floristique, fonctionnelle et métabolique au niveau des prairies, et qui sont susceptibles de faire varier la capacité des végétaux à séquestrer le C et à le transférer vers le sol.

L'objectif général de ce travail est de déterminer l'impact de la composition et de la diversité fonctionnelles des communautés végétales sur les stocks et la répartition du C dans des prairies tempérées, ainsi que d'en évaluer les mécanismes sous-jacents. Dans ce travail de thèse, la prairie est divisée en quatre compartiments (Figure I.1) : la partie végétale aérienne au-dessus du niveau de coupe ( $PA > 5$  cm) prélevée par fauche ou pâturage, la partie végétale en dessous du niveau de coupe elle-même subdivisée en partie aérienne ( $PA < 5$  cm) et racines, ainsi que le sol. Le pool de C correspondant au compartiment « au-dessus du niveau de coupe », est soumis à des cycles d'exportation-repousse au cours de l'année en raison de l'exploitation par fauche ou pâturage. Un autre pool de C, situé dans la partie végétale sous le niveau de coupe, constitue un stock de C plus pérenne mais néanmoins variable, en particulier au cours des cycles de coupe-repousse. Avant coupe, ce compartiment est un puits de C issu de la photosynthèse, alors qu'après coupe il devient source de C pour la repousse, *via* la mobilisation des réserves glucidiques (De Visser *et al.*, 1997 ; Amiard *et al.*, 2003). Environ 5 % du C fixé par photosynthèse est incorporé et stocké à plus ou moins long terme dans les agrégats du sol (Balesdent *et al.*, 2011).

Les principaux objectifs de cette thèse sont les suivants :

- (1) Caractériser le fonctionnement des prairies grâce à un outil « diagnostic » d'écologie fonctionnelle, les traits pondérés à l'échelle de la communauté, dans le but d'analyser les liens entre les traits pondérés, influencés par la gestion de la prairie, et les stocks de C dans le sol.
- (2) Évaluer l'impact de la dynamique des pools de C (C total, C des glucides solubles) dans les différents compartiments de la végétation sur la quantité et la qualité du C du sol (C total, C organique, C soluble) au cours d'une année d'exploitation de la prairie.
- (3) Déterminer l'effet à court terme de deux techniques de rénovation de prairies (sursemis et re-semis) sur la productivité des prairies et le stock de C dans le sol.

Compte-tenu de l'analyse de la littérature qui constitue le Chapitre II de ce manuscrit et afin de répondre aux objectifs de recherche, nous avons élaboré et testé les hypothèses suivantes :

- (H1) Les stocks de C au sein de la prairie dépendent de la composition et de la diversité fonctionnelles des communautés végétales, qui sont liées à la gestion (intensité d'exploitation par fauche ou pâturage et de fertilisation) et à l'âge de la prairie.
- (H2) L'évolution des teneurs en C soluble dans le sol dépend des variations de la teneur et de la composition en glucides solubles dans les plantes.
- (H3) La rénovation des prairies sans labour permet d'améliorer la productivité en préservant le stock de C dans le sol.

Ces hypothèses ont été testées par des analyses menées sur l'écosystème prairial *in situ* sur le Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras, caractérisé par une diversité de systèmes d'exploitation, un gradient d'intensification de la gestion des prairies et ainsi une diversité de communautés végétales prairiales. De plus, ce Domaine Expérimental offre la possibilité de travailler sur des prairies dont l'historique des pratiques de gestion est bien connu depuis leur premier établissement, car documenté depuis trente ans.

Ce manuscrit intitulé « Fonctionnement des communautés végétales et stocks de carbone en prairies bas-normandes » est organisé en six chapitres. Suite à ce 1<sup>er</sup> chapitre introductif énonçant les objectifs de recherche, le chapitre II du manuscrit constitue une analyse bibliographique qui présente l'état des connaissances sur (i) la place du CO<sub>2</sub> dans les changements globaux, (ii) les prairies et le cycle du C en zone tempérée et (iii) le C de la plante à la communauté. Dans les chapitres III, IV et V, les résultats expérimentaux obtenus dans le cadre de ce travail sont rapportés sous forme de publications scientifiques. Une discussion générale ainsi que les perspectives de recherche découlant de ce travail constituent enfin le chapitre VI.

Ce travail de thèse, financé par le Conseil Régional de Basse-Normandie, constitue une nouvelle thématique de recherche au sein de l'Unité Mixte de Recherche INRA-UCBN d'Écophysiologie Végétale, Agronomie & nutriments N, C, S. Le projet a été mis en place dans le cadre d'une collaboration entre les équipes « Écologie des prairies » et « Carbone-défoliation » et a été réalisé sous la direction de Jean-Bernard Cliquet, Annette Morvan-Bertrand et Servane Lemauiel-Lavenant.

### III. Publications et communications scientifiques

Les recherches rapportées dans ce manuscrit ont fait l'objet de publications (une soumise et deux en préparation) et de communications sous forme d'actes de congrès, de présentations orales ou de posters dans des congrès nationaux et internationaux.

#### III.1. Publications avec comité de lecture

##### *Publication soumise*

**Kohler C**, Morvan-Bertrand A, Cliquet JB, Gallard Y, Lemauiel-Lavenant S. Relationships between plant community functional traits and soil organic carbon stock in grasslands. Soumis à *European Journal of Agronomy*.

▷ Correspond au CHAPITRE III du manuscrit.

##### *Publications en préparation*

**Kohler C**, Lemauiel-Lavenant S, Cliquet JB, Decau ML, Gallard Y, Morvan-Bertrand A. Carbon dynamics in plants and soil along a one-year exploitation of grasslands. En préparation pour soumission à *Plant & Soil*.

▷ Correspond au CHAPITRE IV du manuscrit.

**Kohler C**, Morvan-Bertrand A, Lemauiel-Lavenant S, Gallard Y, Cliquet JB. Impact du sursemis et re-semis sur la productivité et le stock de C en prairie. En préparation pour soumission à *Fourrages*.

▷ Correspond au CHAPITRE V du manuscrit.

#### III.2. Actes de congrès avec comité de lecture

**Kohler C**, Morvan-Bertrand A, Cliquet JB, Lemauiel-Lavenant S (2013) Aggregated plant functional traits as affected by management practices impact on C stocks in temperate grasslands. In: *Grassland Science In Europe*, Vol. 18 (eds Helgadóttir Á, Hopkins A), pp. 73–75. Agricultural University of Iceland, Borgarnes, Iceland (Annexe 1).

**Kohler C**, Morvan-Bertrand A, Lemauiel-Lavenant S, Gallard Y, Blanchet B, Cliquet JB (2013) Les traits fonctionnels agrégés, un outil pour évaluer le stockage de C en prairie normande? In: *Le changement climatique : incertitudes et opportunités pour les prairies et les systèmes fourragers*, pp. 78–179. Paris, France.

#### III.3. Communications orales

**Kohler C**, Morvan-Bertrand A, Lemauiel-Lavenant S, Cliquet JB (2014) Dynamics of plant and soil C stocks along a one year exploitation of temperate grasslands are affected by management practices. *17<sup>e</sup> Journée de l'École doctorale Normande Biologie Intégrative, Santé et Environnement*, 10-11 avril 2014, Le Havre, France (présentation Kohler C).

Morvan-Bertrand A, **Kohler C**, Cliquet JB, Lemauviel-Lavenant S (2013) Impact des traits fonctionnels agrégés des communautés végétales sur les stocks de carbone en prairies normandes. *Séminaire Réseau Prairies*, 17-18 décembre 2013, Clermont-Ferrand, France (présentation Morvan-Bertrand A).

**Kohler C**, Morvan-Bertrand A, Cliquet JB, Lemauviel-Lavenant S (2013) Aggregated plant functional traits as affected by management practices impact C stocks in temperate grasslands. *17<sup>th</sup> European Grassland Federation Symposium*, 23-26 June 2013, Akureyri, Iceland (présentation Kohler C).

**Kohler C**, Virlet N, Cliquet JB, Prud'homme MP, Lemauviel-Lavenant S, Morvan-Bertrand A (2012) Relationships between resource-use strategies and carbohydrate reserve metabolism in fructan accumulating *Poaceae* of temperate grasslands. *7<sup>th</sup> International Fructan Symposium*, 02-06 July 2012, St-Jean-Le-Thomas, France (présentation Morvan-Bertrand A).

#### III.4. Communications par affiches

**Kohler C**, Morvan-Bertrand A, Lemauviel-Lavenant S, Gallard Y, Blanchet B, Cliquet JB (2013) Les traits fonctionnels agrégés, un outil pour évaluer le stockage de C en prairie normande ? *Journées de l'Association Française pour la Production Fourragère*, 26-27 mars 2013, Paris, France.

**Kohler C**, Morvan-Bertrand A, Cliquet JB, Lemauviel-Lavenant S (2012) Caractérisation fonctionnelle des prairies et production. *Prairiales du Robillard*, 22 novembre 2012, St-Pierre-sur-Dives, France.

**Kohler C**, Cliquet JB, Lemauviel-Lavenant S, Morvan-Bertrand A (2012) Contribution of fructans to carbon storage in grasslands: a project conducted on semi-natural and sown grasslands in Basse-Normandie (France). *7<sup>th</sup> International Fructan Symposium*, 02-06 July 2012, St-Jean-Le-Thomas, France.

**Kohler C**, Cliquet JB, Lemauviel-Lavenant S, Morvan-Bertrand A (2012) Contribution des espèces végétales au stockage du carbone dans les prairies de Basse-Normandie. *15<sup>e</sup> Journée de l'École doctorale Normande, Biologie Intégrative, Santé et Environnement*, 23 mars 2012, Rouen, France.

Par ailleurs, mon travail de recherche réalisé au sein de l'UMR au cours du doctorat m'a permis de contribuer à des travaux qui font l'objet de deux articles en préparation. Une partie de ces travaux a été présentée la sous forme d'une communication orale et d'un poster :

**Kohler C**, Virlet N, Cliquet JB, Prud'homme MP, Lemauviel-Lavenant S, Morvan-Bertrand A (2012) Relationships between resource-use strategies and carbohydrate reserve metabolism in fructan accumulating *Poaceae* of temperate grasslands. *7<sup>th</sup> International Fructan Symposium*, 02-06 July 2012, St-Jean-Le-Thomas, France (présentation Morvan-Bertrand A.).

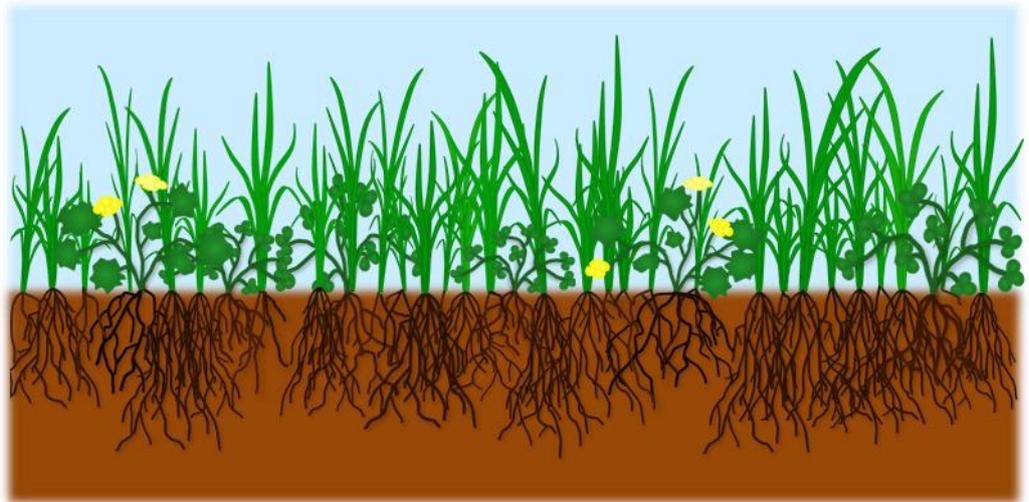
**Kohler C**, Virlet N, Morvan-Bertrand A, Lemauviel-Lavenant S, Cliquet JB (2012)  
Mise en relation des stratégies écologiques de huit Poacées prairiales avec  
leur capacité d'accumulation et de mobilisation des réserves glucidiques.  
*8<sup>ème</sup> Colloque d'Écologie des Communautés Végétales*, 28-30 mars 2012,  
Nancy, France.

---

## CHAPITRE II

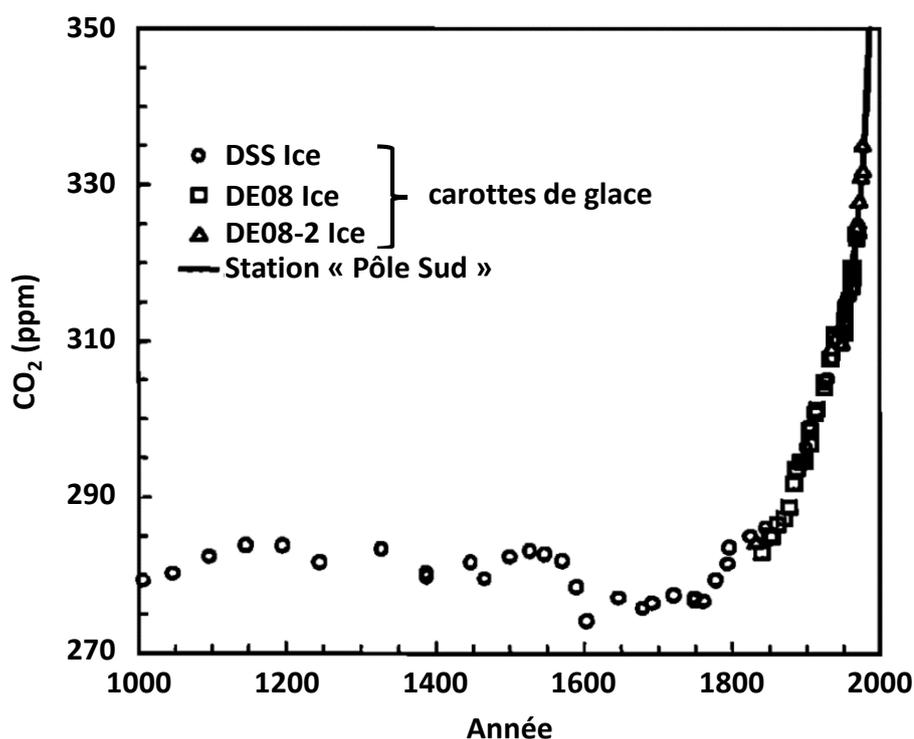
### Synthèse bibliographique

---



**Tableau II.1.** Les principaux gaz à effet de serre et leur potentiel de réchauffement global (PRG) (d'après IPCC, 2007).

Gaz	Durée de vie (années)	PRG (calculé sur 100 ans)
Dioxyde de carbone (CO <sub>2</sub> )	2 à plusieurs milliers	1
Méthane (CH <sub>4</sub> )	12	25
Oxyde nitreux (N <sub>2</sub> O)	114	298
Hydrofluorocarbones (HFC)	1,4 à 270	124 à 14 800
Perfluorocarbones (PFC)	1 000 à 50 000	7 370 à 12 200
Hexafluorure de soufre (SF <sub>6</sub> )	3 200	22 800



**Figure II.1.** Évolution de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> au cours des 1 000 dernières années. Les données sont issues de carottes de glace (DSS, DE08 et DE08-2) et de mesures atmosphériques récentes acquises à la station « Pôle Sud » en Antarctique. Les carottes de glace, DSS, DE08 et DE08-2, ont été prélevées respectivement en 1987, 1993 et entre 1988 et 1993 dans l'Antarctique Est (d'après Etheridge *et al.*, 1996).

# CHAPITRE II

## Synthèse bibliographique

---

### I. La place du CO<sub>2</sub> dans les changements globaux

Sont réunis sous le terme de changements globaux, les changements d'utilisation des sols, les changements des cycles biogéochimiques, les changements climatiques ainsi que l'érosion de la biodiversité à l'échelle de la planète (Vitousek, 1994 ; Chapin III *et al.*, 2000 ; Barbault *et al.*, 2004). D'après Mann *et al.* (1998), ces changements se distinguent des changements antérieurs à l'ère industrielle par leur origine anthropique, leur ampleur et leur rapidité.

#### I.1. Émissions de gaz à effet de serre et politiques publiques

##### I.1.1. Les gaz à effet de serre

Les changements climatiques sont principalement liés à l'augmentation de la concentration de gaz à effet de serre (GES) tels que le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>), le méthane (CH<sub>4</sub>), le protoxyde d'azote (N<sub>2</sub>O), mais également les hydrofluorocarbones (HFC), les perfluorocarbones (PFC) et l'hexafluorure de soufre (SF<sub>6</sub>). Ces GES sont d'origine anthropique et essentiellement émis par les pays industrialisés.

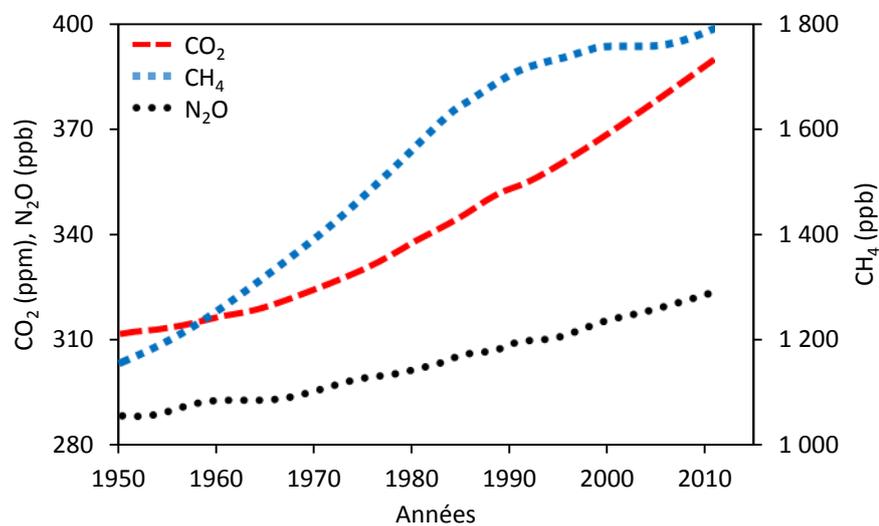
La contribution à l'effet de serre de chacun de ces gaz varie en fonction de leur durée de vie dans l'atmosphère et de leur capacité à absorber les rayons infrarouges. Cette contribution s'exprime par le potentiel de réchauffement global (PRG) indexé sur celui du CO<sub>2</sub>, ce dernier ayant le plus faible PRG parmi les GES anthropiques (Tableau II.1).

Le faible potentiel de réchauffement du CO<sub>2</sub> est contrebalancé d'une part par sa longue durée de séjour dans l'atmosphère (jusqu'à quelques milliers d'années) et d'autre part par la forte augmentation de sa concentration atmosphérique. L'analyse de bulles d'air, emprisonnées dans des blocs de glace prélevés jusqu'à 120 m de profondeur dans l'Antarctique, a permis d'étudier l'évolution de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère au cours des 10 derniers siècles. Les couches de glace ont été datées par le ratio isotopique <sup>18</sup>O/<sup>16</sup>O de l'eau de la glace et la concentration en CO<sub>2</sub> des bulles d'air a été analysée parallèlement. Les résultats révèlent une augmentation brutale de la concentration du CO<sub>2</sub> à partir du milieu du XVIII<sup>ème</sup> siècle, c'est-à-dire avant la révolution industrielle (Figure II.1) (Etheridge *et al.*, 1996). De plus, cette concentration aurait subi une augmentation de 40 % entre 1750 (≈280 ppm ; Etheridge *et al.*, 1996) et 2011

(390,5 ppm ; IPCC, 2013). Le CO<sub>2</sub> serait ainsi le GES qui a abouti à la plus forte augmentation du forçage radiatif entre 1750 et 2010. D'après l'IPCC (2013), il est le GES qui a contribué le plus fortement au réchauffement atmosphérique, avec une contribution estimée à 80 %.

### I.1.2. Les politiques publiques face aux émissions de gaz à effet de serre

Vers la fin des années 1980 émergent des voix selon lesquelles l'activité humaine induit un réchauffement climatique. En 1988, les Nations Unies mettent en place un Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat, le GIEC (en anglais Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC). Ce groupe a pour mission de rassembler, d'évaluer et de synthétiser les connaissances sur l'évolution du climat dans le monde, dans le but d'informer les décideurs politiques et économiques. En 1992, lors du premier Sommet de la Terre à Rio de Janeiro, les GES émis par les activités industrielles et par l'utilisation massive de combustibles fossiles sont reconnus comme responsables du réchauffement global de la planète et plus généralement des changements climatiques et biogéochimiques. 155 Parties (154 États + l'Union Européenne, UE) signent alors la Convention-Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques (en français CCNUCC ; en anglais United Nation Framework Convention on Climate Change, UNFCCC) (<https://unfccc.int/>). La CCNUCC a pour objectif de cerner la problématique du réchauffement climatique et d'investiguer des solutions afin d'y remédier. Cinq ans après, en 1997, le Protocole de Kyoto concrétise la CCNUCC. Entré en vigueur le 16 février 2005, ce protocole est ratifié par 55 Parties lors de la 3<sup>ème</sup> Conférence des Parties en 1997. Il est aujourd'hui ratifié par 192 Parties (191 États + l'UE). Il définit des objectifs légalement contraignants ainsi que des délais limites pour la réduction des émissions de GES anthropiques dans les pays industrialisés. Il vise notamment une réduction d'au moins 5,2 % des émissions de six GES anthropiques, à savoir le CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O, HFC, PFC et le SF<sub>6</sub>, sur la période 2008-2012, par rapport à l'année 1990. Cet objectif est ambitieux dans un contexte de développement économique et contraignant d'un point de vue législatif. Pour ces raisons, les États-Unis est le seul État parmi les 38 industrialisés qui refuse de ratifier le Protocole en 1997. Par ailleurs, le Canada se rétracte et se retire du Protocole de Kyoto en 2011. Pour la période 2008-2012, l'UE s'engage à réduire ses émissions de GES de 8 %. Les objectifs varient à l'échelle de chaque pays de l'UE selon leur contexte local. La France, caractérisée par des émissions relativement faibles par rapport à la moyenne européenne, s'est engagée à stabiliser ses émissions. Elle y est par ailleurs parvenue (CITEPA, 2014). Lors de la 18<sup>ème</sup> Conférence des Parties à Doha en 2012, un amendement au Protocole de Kyoto est adopté. Celui-ci instaure une



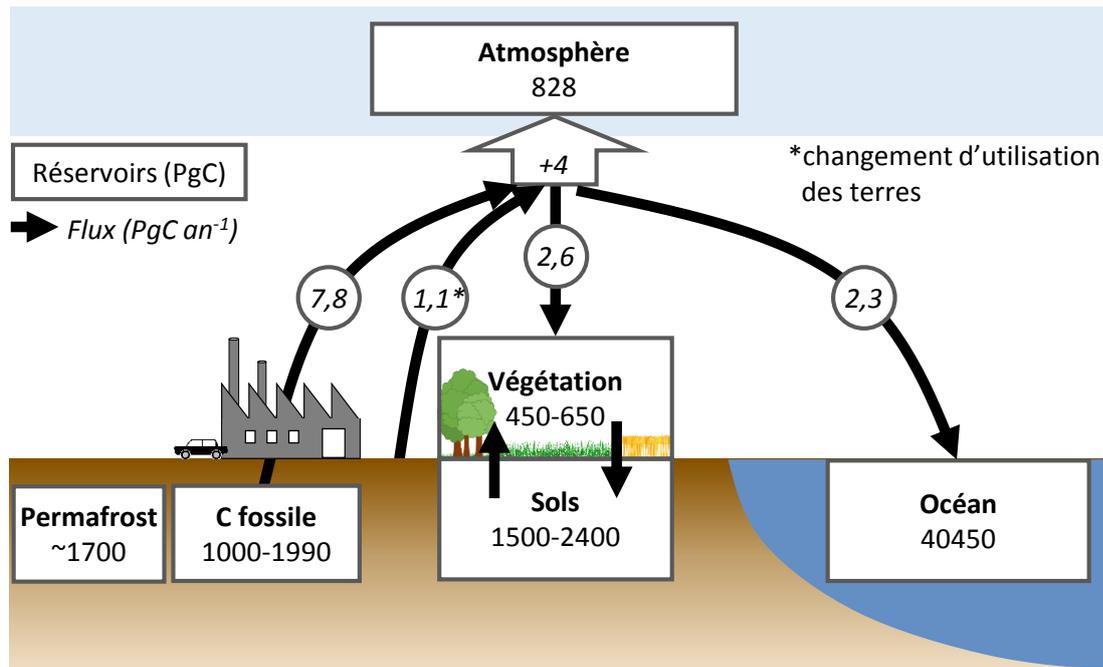
**Figure II.2.** Évolution de la concentration atmosphérique moyenne annuelle en dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>), méthane (CH<sub>4</sub>) et protoxyde d'azote (N<sub>2</sub>O), observée à l'échelle mondiale depuis 1950 (d'après IPCC, 2013).

deuxième période d'engagement qui s'étend de 2013 à 2020. Pour cette période, l'UE s'engage à réduire ses émissions de GES de 20 % par rapport à ses émissions en 1990. La France doit participer à cet engagement en réduisant ses émissions de 14 % par rapport à 2005.

Le dernier rapport de l'IPCC publié en 2013 fait état de l'évolution des GES jusqu'en 2011 (IPCC, 2013). Globalement, les objectifs du Protocole de Kyoto n'ont pas été atteints et les courbes de concentrations des GES alors ciblés ne se sont pas infléchies après 2005. La concentration dans l'atmosphère des trois composés fluorés continue sa croissance rapide, mais leur contribution au réchauffement climatique s'avère finalement réduite par rapport à celle des trois autres gaz (CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> et N<sub>2</sub>O). La concentration en CH<sub>4</sub>, après s'être stabilisée entre 1999 et 2006, augmente à nouveau dans l'atmosphère depuis 2007. Enfin, les courbes de progression de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> et N<sub>2</sub>O ne se sont pas infléchies (Figure II.2 ; IPCC, 2013).

Réduire la concentration du CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère peut se faire *via* deux voies. L'une est la diminution des sources, c'est-à-dire la réduction des émissions, et l'autre est l'augmentation des puits. Cette dernière se fait par le transfert et stockage du C dans d'autres compartiments terrestres ou marins, où il est stabilisé sous forme de matière organique. Les accords de Marrakech (2001), qui fixent les règles d'application du Protocole de Kyoto, prévoient la comptabilisation du stockage de C par les forêts et les cultures, et ceci dans un système de crédits/débits, c'est-à-dire de stockage de C/d'émission de CO<sub>2</sub>.

Afin d'atteindre les objectifs de réduction des GES fixés par le Protocole de Kyoto, l'UE a choisi d'agir sur les sources de GES, en favorisant notamment la réduction des émissions de CO<sub>2</sub>. Les États-Unis, qui n'ont pas ratifié le Protocole de Kyoto, visent tout de même à réduire leur impact sur le climat. Ils ont choisi d'agir sur les puits en encourageant le stockage du C dans le sol (Young *et al.*, 2007). Ce choix se traduit par un investissement dans la recherche et une politique agricole favorisant les pratiques identifiées comme favorables à la séquestration du C. Cette lutte aux États-Unis contre l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère est également encouragée par un système de compensation des industries polluantes. Ce système passe par la mise en place de « crédits carbone » : une entreprise émettant une forte quantité de GES peut financer un agriculteur afin qu'il modifie ses pratiques en vue de favoriser le stockage de C dans le sol, en supprimant le labour par exemple (Young *et al.*, 2007). L'UE n'a pas choisi de légiférer sur la séquestration du C. Toutefois, elle lance depuis quelques années des mesures incitant à la séquestration du C en réglementant, par exemple, le retournement des prairies au travers de la Politique Agricole Commune (PAC). C'est en particulier le cas des Mesures



**Figure II.3.** Schéma simplifié du cycle du C à l'échelle de la planète. Les données des réservoirs de C sont en PgC. Les flux annuels nets de C anthropiques, en PgC an<sup>-1</sup>, correspondent à la moyenne annuelle entre 2000 et 2009 (d'après Arrouays *et al.*, 2002 ; données actualisées d'après IPCC, 2013).

**Tableau II.2.** Estimations des stocks de C mondiaux dans les sols (d'après Amundson *et al.*, 2001).

		Stock de C dans le sol (PgC)				
Date	Auteurs	Couche 0-30 cm	Couche 0-50 cm	Couche 0-100 cm	Couche 0-200 cm	Couche 0-300 cm
1976	Bohn			2946		
1977	Schlesinger		1456 (CO+litière)			
1979	Atjay <i>et al.</i>			2070		
1982	Bohn			2200		
1982	Post <i>et al.</i>			1395 (CT)		
1993	Eswaran <i>et al.</i>			1576 (CO)		
1996	Batjes	906-969 (CT)		2157-2296 (CT)	2376-2456 (CT)	
		684-724 (CO)		1462-1548 (CO)		
2000	Jobbágy & Jackson			1502 (CO)		2344 (CO)

CO, carbone organique ; CT, carbone total.

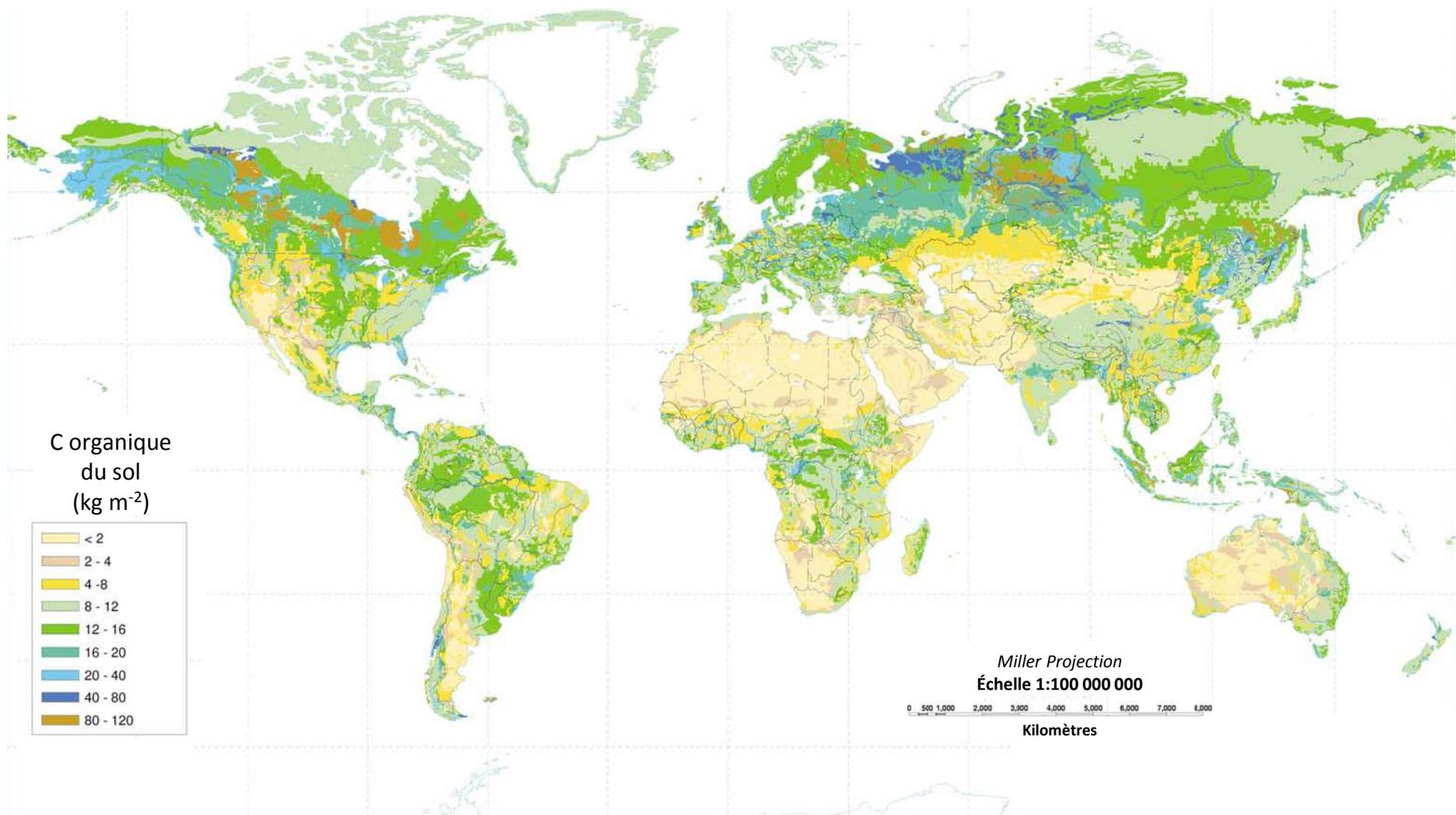
Agro-Environnementales et Climatiques (MAEC) de la nouvelle PAC (2013). Au niveau des projets de recherche européens (projets CarboEurope-IP du 6<sup>ème</sup> programme-cadre et GHG-Europe du 7<sup>ème</sup> programme-cadre) et français (appel à projet Agrobiosphère de l'Agence Nationale de la Recherche, appel à projet REACTIF de l'Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Énergie, ADEME), la séquestration du C s'intègre dans les thèmes prioritaires des changements globaux. Ces projets s'attachent non seulement aux émissions mais également à l'évaluation du potentiel de stockage de C et à la compréhension de ses mécanismes.

## **I.2. Cycle du C et séquestration dans les sols**

### **I.2.1. Le cycle et les stocks de C**

La quantité de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère (828 Pg de C ; IPCC, 2013) ainsi que sa dynamique sont contrôlées par le cycle global du C présenté Figure II.3. Les chiffres indiqués sur cette figure sont issus du dernier rapport du GIEC (IPCC, 2013). Le réservoir de C le plus important est l'océan, qui contient plus de 40000 Pg de C. La biosphère terrestre contient de 2000 à 3000 Pg de C : 450 à 650 Pg de C sont stockés dans la végétation et 1500 à 2400 Pg de C sont stockés dans les sols. Le stock de C organique de la végétation est ainsi 2,5 fois moindre que celui des sols. Environ 1700 Pg de C sont également retrouvés dans le permafrost et 1000 à 1990 Pg sous forme de C fossile. Le cycle naturel du C est perturbé depuis l'ère pré-industrielle (1750) du fait des émissions anthropiques de CO<sub>2</sub> d'origine fossile et du changement d'usage des terres (IPCC, 2013). Pendant la période 2000-2009, ces émissions dans l'atmosphère se sont accélérées et ont atteint 7,8 Pg de C par an pour le CO<sub>2</sub> d'origine fossile et 1,1 Pg de C par an pour le CO<sub>2</sub> issu du changement d'usage des terres. La biosphère terrestre et les océans ont en partie compensé ces émissions en accumulant respectivement 2,6 et 2,3 Pg de C par an. Le bilan de ces flux issus des activités anthropiques a engendré une augmentation de la quantité de C atmosphérique de 4 Pg par an, en considérant la période 2000-2009 (IPCC, 2013).

Les estimations du réservoir mondial de C dans les sols varient selon les auteurs (Tableau II.2). Cette variabilité est due à la fois aux incertitudes de mesures, aux méthodes de dosage utilisées, à la forme de C mesurée (C organique ou C total) et à la profondeur de sol prise en compte (Amundson, 2001). En considérant les 100 premiers centimètres de sol, profondeur la plus souvent prise comme référence pour l'estimation des réservoirs de C, Batjes (1996) évalue le stock mondial de C total dans les sols à environ 2157 à 2296 Pg, avec 68 % de C organique. En analysant les 300 premiers centimètres, Jobbágy &



**Figure II.4.** Carte de la distribution des stocks de C organique du sol, établie par le Département de l'Agriculture des États-Unis (USDA, United States Department of Agriculture) (d'après Robert & Saugier 2003).

Jackson (2000) ont estimé le stock de C organique des sols à 2344 Pg (Tableau II.2).

Comme le montre la Figure II.4, le stock global de C organique du sol est réparti de manière très hétérogène sur la planète. La répartition varie d'un biome à l'autre (Jobbágy & Jackson, 2000). Le C stocké par chaque biome dépend de la surface qu'il occupe et des caractéristiques de ces sols (profondeur, teneur en matière organique). Les forêts sempervirentes tempérées (73 PgC) ainsi que les fourrés d'arbustes xérophytes (76 PgC), qui n'occupent que de faibles surfaces, sont les biomes qui présentent les plus petits stocks de C organique dans la couche 0-1 m du sol (Tableau II.3). Les forêts sempervirentes tropicales ainsi que les prairies et savanes tropicales constituent les stocks de C les plus élevés (respectivement 316 et 198 PgC). Les sols de prairies tempérées présentent des stocks de C intermédiaires (105 PgC).

Par définition, les « stocks » de C des réservoirs sont les quantités de C qui y sont présentes à un moment donné. Le terme « pool » est utilisé pour les modélisations, il représente alors le stock dans un compartiment du modèle (par exemple le sol ou la végétation). La quantité de C dans un réservoir, ou stock de C, peut servir de point de comparaison mais elle ne présage pas de la capacité de puits ou de source d'un réservoir et donc de la capacité de séquestration de C. Un « puits de C » décrit un réservoir dans lequel la quantité de C augmente au cours du temps. À l'inverse, une « source de C » décrit au contraire un réservoir dans lequel la quantité de C décroît. Dans le cycle global du C, l'ensemble des pools végétation et sols, présentés Figure II.3, a un flux net entrant provenant de l'atmosphère de 2,6 PgC an<sup>-1</sup> entre 2000 et 2009 (IPCC, 2013). Ces pools de C ont donc constitué un puits de C et ont séquestré du C au cours de cette période. Ce rôle de puits de la biosphère pourrait se prolonger pendant quelques décennies. Néanmoins plusieurs modèles prévoient qu'à partir de 2050 la biosphère terrestre pourrait basculer vers un rôle de source de C en raison des changements climatiques (Cox *et al.*, 2000 ; Cramer *et al.*, 2001). En effet, alors que l'augmentation de la photosynthèse atteint rapidement un plateau en réponse à l'augmentation du CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère, le taux de respiration des sols continue de s'accroître avec la température. Le réchauffement climatique, effet indirect de l'augmentation des émissions de CO<sub>2</sub>, tendrait ainsi à réduire le stockage du C terrestre (Cramer *et al.*, 2001).

### I.2.2. La séquestration du C dans les sols

Les termes « séquestrer » et « séquestration » sont souvent utilisés pour qualifier les phénomènes de transfert, de transformation et de stabilisation des GES de l'atmosphère dans d'autres compartiments (Bernoux *et al.*, 2006). La

**Tableau II.3.** Estimations du stock de C organique dans les sols de différents biomes (d'après Jobbágy & Jackson, 2000).

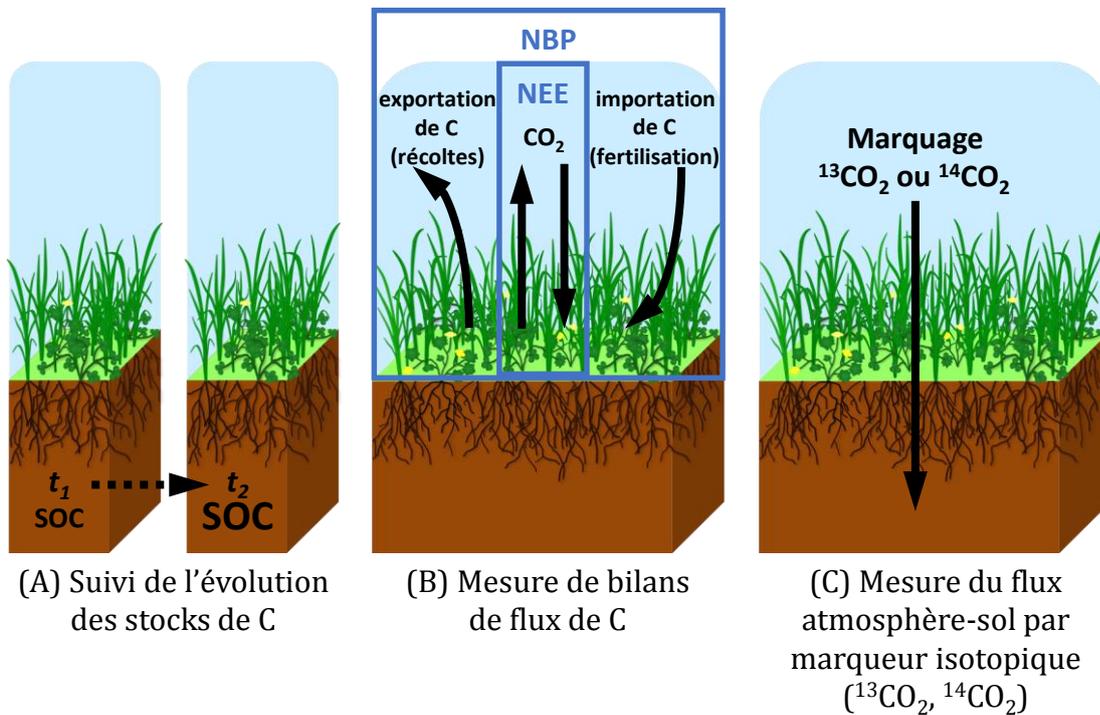
<b>Biomes</b>	<b>Surface (10<sup>9</sup> ha)</b>	<b>C organique dans la couche 0-1 m du sol (PgC)</b>
Forêts boréales	1,2	112
Cultures	1,4	157
Déserts	1,8	112
Fourrés d'arbustes xérophytes	0,85	76
Forêts décidues tempérées	0,7	122
Forêts sempervirentes tempérées	0,5	73
Prairies tempérées	0,9	105
Forêts décidues tropicales	0,75	119
Forêts sempervirentes tropicales	1,7	316
Prairies et savanes tropicales	1,5	198
Toundra	0,8	114
<b>Total</b>	<b>12,1</b>	<b>1502</b>

dimension temporelle de la séquestration reste confuse. Par exemple, Jones & Donnelly (2004) définissent la séquestration du C comme le processus de piégeage du CO<sub>2</sub> de l'atmosphère et de stockage dans des pools de C à durée de vie variable, alors que Lal (2004) précise que la séquestration du C implique d'une part le transfert de CO<sub>2</sub> atmosphérique vers des pools de grande longévité et d'autre part son stockage sûr afin qu'il ne soit pas immédiatement réémis.

Les quantités de C dans le sol peuvent également augmenter indépendamment des flux de C atmosphérique vers le sol, en particulier lors de l'apport de matières organiques extérieures (fumure, paille) dans un sol cultivé. Powlson *et al.* (2008) préfèrent alors le terme « accumulation » plutôt que séquestration afin de qualifier une augmentation de quantité de C dans le sol.

La séquestration à long terme de C organique (1000 à 10000 ans) des écosystèmes terrestres a été mesurée par Schlesinger (1990) à partir de sols datant de l'Holocène. Cette séquestration varie de 0,2 g C m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> dans les toundras jusqu'à plus de 10 g C m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> dans certaines forêts tempérées ou boréales. Le potentiel de séquestration de C organique dans les sols pourrait être plus élevé (Lal, 2004). En effet, de nombreux sols dégradés ont perdu une partie de leur stock initial de C organique et leur restauration par une meilleure utilisation des terres ou par de « bonnes pratiques agricoles » (par exemple par l'absence de labour et l'apport de fertilisation organique) permettrait de séquestrer du C. Lal (2004) évalue ainsi le potentiel total de séquestration de C dans les sols de 0,6 à 1,2 PgC an<sup>-1</sup>. La quantité de C pouvant être stockée dans les sols n'est cependant pas infinie. Un écosystème dont le stock de C augmente peut atteindre un état d'équilibre à partir d'une valeur de stock maximum (Johnston *et al.*, 2009). Le processus de séquestration de C dans les sols est également réversible, un réservoir de C est susceptible de passer de puits à source dans le cas d'un changement d'utilisation des terres non favorable à la séquestration de C (Powlson *et al.*, 2011a).

L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> peut modifier directement les entrées de C dans la biosphère en augmentant la capacité photosynthétique des végétaux (Reich *et al.*, 2001). Néanmoins, l'effet positif de l'enrichissement en CO<sub>2</sub> sur la capacité photosynthétique varie d'un groupe fonctionnel à l'autre (Crous *et al.*, 2010) ; il semble par exemple plus bénéfique à des Fabacées qu'à des Poacées (Hebeisen *et al.*, 1997). De plus, cet effet bénéfique peut se réduire à moyen terme par un phénomène d'acclimatation photosynthétique, particulièrement en conditions de limitation de la nutrition azotée (Casella & Soussana, 1997 ; Sanz-Sáez *et al.*, 2010). La capacité photosynthétique est également impactée par les changements du climat et peut notamment décroître en situation de sécheresse (Flexas & Medrano, 2002). De la



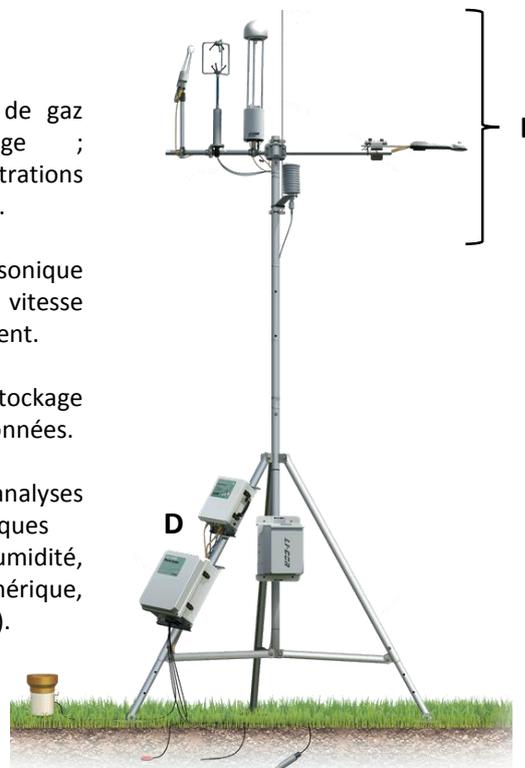
**Figure II.5.** Représentation des méthodes d'évaluation de la séquestration de C. (A) Suivi de l'évolution des stocks de C dans le temps, (B) mesure de bilans de flux de C à un temps  $t$  et (C) mesure du flux atmosphère-sol par marqueur isotopique ( $^{13}\text{CO}_2$ ,  $^{14}\text{CO}_2$ ). NEE, net ecosystem exchange, échange net de  $\text{CO}_2$  de l'écosystème avec l'atmosphère ; NBP, net biome production, productivité nette du biome.

**A, C** : analyseur de gaz rapide infrarouge ; mesure les concentrations en  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$  et  $\text{H}_2\text{O}$ .

**B** : anémomètre sonique rapide ; mesure la vitesse et la direction du vent.

**D** : interface de stockage et d'analyse des données.

**E** : modules d'analyses micro-météorologiques (température, humidité, pression atmosphérique, précipitations, etc.).



**Figure II.6.** Système micro-météorologique d'eddy covariance permettant la mesure de flux à l'échelle de l'écosystème (source image : [http://www.licor.com/env/products/eddy\\_covariance/](http://www.licor.com/env/products/eddy_covariance/)).

même manière, les sorties de C dues à la minéralisation de la matière organique du sol peuvent être modifiées positivement ou négativement en fonction des changements de température et d'humidité (Cao & Woodward, 1998).

### **I.3. Approches méthodologiques pour l'estimation de la séquestration, des flux, et du potentiel de séquestration de C**

Un certain nombre d'outils ont été développés pour la mesure des flux de C à différentes échelles spatio-temporelles (Figure II.5). La séquestration du C par un écosystème peut être mesurée soit par les variations de stocks de C dans le temps, soit par l'estimation des flux de C à un temps donné. Les vitesses de transfert du C de l'atmosphère vers le sol peuvent être évaluées par marquage isotopique. Par ailleurs, afin d'estimer la capacité de séquestration de C à long terme, le potentiel de séquestration de C d'un sol peut être évalué par modélisation à partir de la saturation en C des sols.

#### **I.3.1. Méthodes de mesure de la séquestration du C**

##### *I.3.1.a. Suivi de l'évolution des quantités de C dans le sol*

La mesure des variations du stock de C du sol dans le temps est l'approche la plus directe permettant d'évaluer la séquestration de C. Elle peut se faire selon deux méthodes : (i) la méthode diachronique pour laquelle la mesure du stock de C du sol est effectuée sur une même parcelle, au temps 0 puis au cours du temps, et (ii) la méthode synchronique pour laquelle la mesure du stock de C du sol est effectuée sur plusieurs parcelles dont l'itinéraire technique a été modifié il y a une ou plusieurs années, à partir d'un état initial commun.

Dans la plupart des études sur les prairies, le stock de C est évalué dans les 30 premiers centimètres du sol qui contient 80 % du stock de C organique des 60 premiers centimètres de ce même sol (Don *et al.*, 2007). Cette couche 0-30 cm serait responsable de 80 à 90 % des variations décennales de stock de C du sol (Soussana *et al.*, 2004). À plus court terme (quelques années), les 10 premiers centimètres du sol sont les plus pertinents pour étudier les variations de stock de C organique (Don *et al.*, 2009 ; Leifeld *et al.*, 2011). Ces 10 premiers centimètres représentent près de la moitié du stock de C organique contenu dans la couche 0-60 cm (Don *et al.*, 2007). La surface du sol est à la fois la plus vulnérable aux pertes de C par respiration (Paustian *et al.*, 2000) et le lieu principal d'entrée du C provenant de la photosynthèse des plantes. Le suivi du stock de C total ou de C organique du sol est généralement utilisé pour les analyses d'évolution à long terme (plusieurs décennies). D'autres marqueurs de pools de C à évolution plus

**Tableau II.4.** Exemples d'études évaluant le stockage net de C sur les sites de prairies européennes mesuré à l'aide de différentes méthodes : (A) bilan des flux de C et (B) mesure répétée des stocks de C dans les sols, tirés de l'analyse bibliographique de Soussana *et al.* (2010). Un NEE (net ecosystem exchange, échange net de CO<sub>2</sub> avec l'atmosphère) positif représente une absorption nette de C de l'écosystème. Un bilan positif indique une accumulation nette de C dans les écosystèmes prairiaux. Les bilans et flux sont exprimés en g C m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>.

(A) Mesure répétée des stocks de C dans les sols

Type et gestion de la prairie	Lieu	Couche du sol étudiée	Bilan	Référence
Prairie permanente	Angleterre, Pays de Galles	0-15 cm	-5	Bellamy <i>et al.</i> (2005)
Prairie de montagne	Angleterre, Pays de Galles	0-15 cm	-37,5	Bellamy <i>et al.</i> (2005)
Prairie en rotation	Angleterre, Pays de Galles	0-15 cm	-2,1	Bellamy <i>et al.</i> (2005)
Prairie	Belgique	0-30 cm	44	Goidts & van Wesemael (2007)
Prairie	Belgique	0-30 cm	22	Lettens <i>et al.</i> (2005a)
Prairie	Belgique	0-100 cm	-90	Lettens <i>et al.</i> (2005b)

(B) Bilan des flux de C

Type et gestion de la prairie	Lieu	Méthode	NEE	C récolté	C compost	Bilan	Référence
Prairie alpine extensive et prairie de fauche	Suisse	Eddy covariance	-172	183	0	-355	Rogiers <i>et al.</i> (2008)
Prairie extensive (P)	Hongrie	Eddy covariance	69	0	0	68	Soussana <i>et al.</i> (2007)
Prairie extensive (P)	Italie	Eddy covariance	360	0	0	358	Soussana <i>et al.</i> (2007)
Prairie intensive (P/F)	Pays-Bas	Eddy covariance	177	220	80	33	Soussana <i>et al.</i> (2007)
Prairie intensive (P/F)	Écosse	Eddy covariance	343	110	3	231	Soussana <i>et al.</i> (2007)
Prairie intensive (P/F)	Irlande	Eddy covariance	293	374	0	-170	Soussana <i>et al.</i> (2007)
Prairie intensive (F)	Danemark	Eddy covariance	152	333	1400	1100	Soussana <i>et al.</i> (2007)
Prairie extensive (P)	France	Eddy covariance	75	0	0	69	Allard <i>et al.</i> (2007)
Prairie extensive (P)	France	Eddy covariance	99	0	0	87	Allard <i>et al.</i> (2007)
Prairie intensive (F)	Suisse	Eddy covariance	254	311	0	-57	Ammann <i>et al.</i> (2007)
Prairie intensive (F)	Suisse	Eddy covariance	467	368	67,5	147	Ammann <i>et al.</i> (2007)
Prairie humide intensive (P/F)	Grande-Bretagne	Eddy covariance	169	228	0	-34	Lloyd (2006)
Prairie intensive (Site A)	Irlande	Mesures en chambre	15	0	n.d.	15	Byrne <i>et al.</i> (2005)
Prairie intensive (Site B)	Irlande	Mesures en chambre	38	0	n.d.	38	Byrne <i>et al.</i> (2005)

NEE, net ecosystem exchange, échange net de C avec l'atmosphère ; C récolté, flux latéraux de C organique qui sont exportés (récoltes) du système ; C compost, flux latéraux de C organique qui sont importés (épandage de fumier) dans le système ; P, pâturé ; F, fauché ; n.d., non défini.

rapide, tels que le C soluble du sol (voir section II.3.3.), permettent un suivi plus fin à court terme.

#### *I.3.1.b. Mesure de bilans de flux de C au-dessus de la végétation*

La mesure des flux de C est plus complexe techniquement mais donne des informations sur la nature et la variabilité temporelle des processus impliqués dans le cycle du C. Dans les écosystèmes naturels, le bilan de C, correspondant à la productivité nette du biome (en anglais net biome production, NBP), est principalement déterminé par l'échange net de CO<sub>2</sub> entre le sol et l'atmosphère (en anglais net ecosystem exchange, NEE) (Figure II.5B). Le NEE quantifie la différence entre le flux de CO<sub>2</sub> entrant par photosynthèse et le flux de CO<sub>2</sub> sortant par respiration (Byrne *et al.*, 2005). Ces flux sont souvent obtenus *via* le système micro-météorologique dit « eddy covariance » qui mesure simultanément la vitesse du vent vertical et les teneurs en CO<sub>2</sub> atmosphérique (Figure II.6). Les flux de C sont déduits en enregistrant ces données en continu. Ainsi, un bilan de C positif traduit une incorporation de C dans l'écosystème, c'est-à-dire une séquestration du C, alors qu'un bilan négatif traduit une émission de C. Dans les écosystèmes agricoles gérés tels que les prairies, la productivité nette du biome (NBP) est estimée par le NEE auquel s'ajoute l'exportation de la biomasse récoltée et l'importation de C, issue par exemple de la fertilisation organique.

#### *I.3.1.c. Comparaison des deux méthodes*

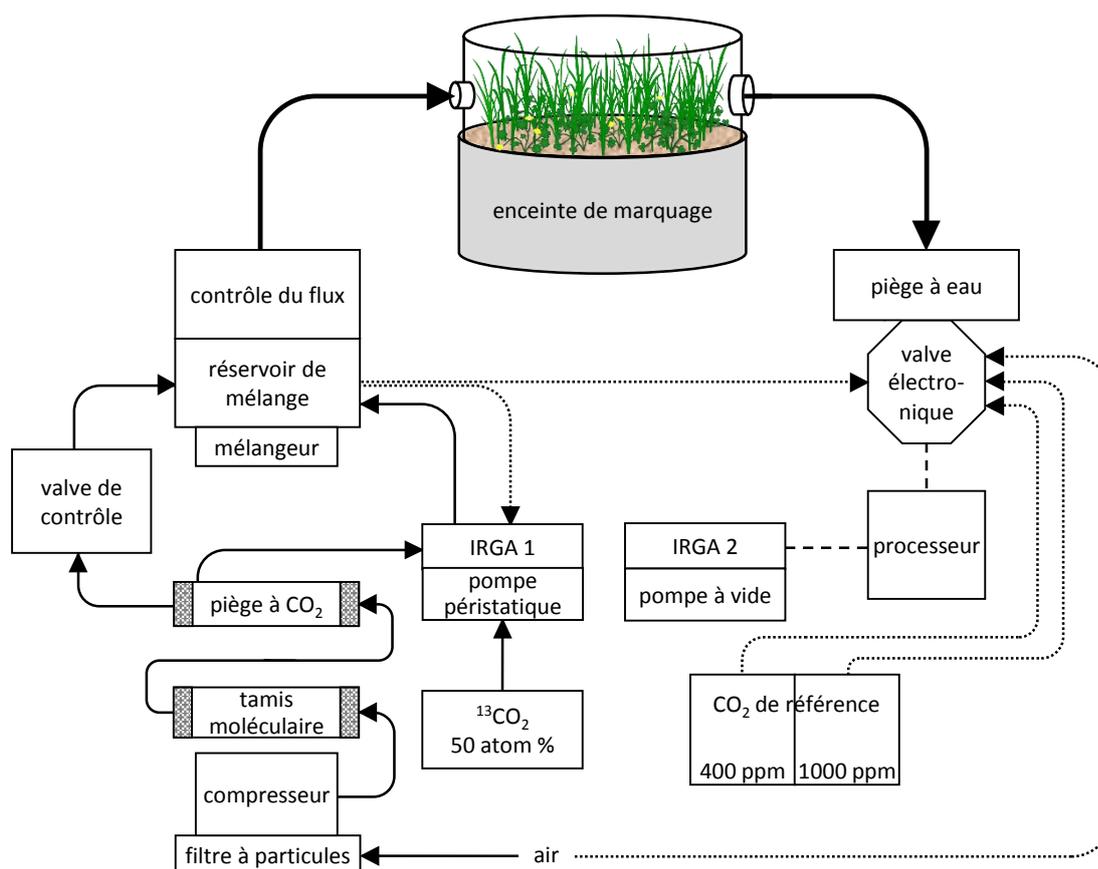
Les valeurs de stockage déterminées par la méthode des mesures répétées de stock de C sont généralement inférieures à celles obtenues avec la mesure de flux. Une analyse de la bibliographie menée par Soussana *et al.* (2010) (Tableau II.4A et B) montre qu'en prairies de zone tempérée, les mesures répétées de stock de C permettent d'estimer un stockage de  $5 \pm 30$  g C m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>, plus faible que le stockage estimé par les bilans de flux de C ( $22 \pm 56$  g C m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>). Leifeld *et al.* (2011) ont comparé ces deux approches dans une même étude d'une durée de cinq ans, portant sur une prairie intensive et une prairie extensive. Encore une fois, les valeurs de stockage déterminées par la méthode des mesures répétées de stock de C sont plus faibles que celles obtenues avec la mesure de flux (Tableau II.5).

#### *I.3.2. Mesure du flux de C atmosphère-sol par marqueur isotopique (<sup>13</sup>CO<sub>2</sub>, <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>)*

Les flux de C dans le système atmosphère-plante-sol peuvent être mesurés à l'aide de marqueurs isotopiques. L'utilisation de traceurs tels que le <sup>13</sup>C stable et le <sup>14</sup>C radioactif permet d'évaluer la vitesse de renouvellement du C dans le sol

**Tableau II.5.** Bilan C ( $\text{g C m}^{-2} \text{an}^{-1}$ ) d'une prairie intensive et d'une prairie extensive sur une période de cinq ans, basé sur la mesure répétée de stock de C dans le sol et sur un bilan complet des flux de C (net biome production, NBP). Des chiffres positifs indiquent une activité de puits pour le C. Entre parenthèses, incertitude pour un intervalle de confiance à 95 % (d'après Leifeld *et al.*, 2011).

Méthode	Prairie intensive	Prairie extensive
Mesure de l'évolution du stock de C dans le sol	+35 (113)	-217 (143)
Mesure des flux de C (NBP)	+85 (100)	-85 (92)



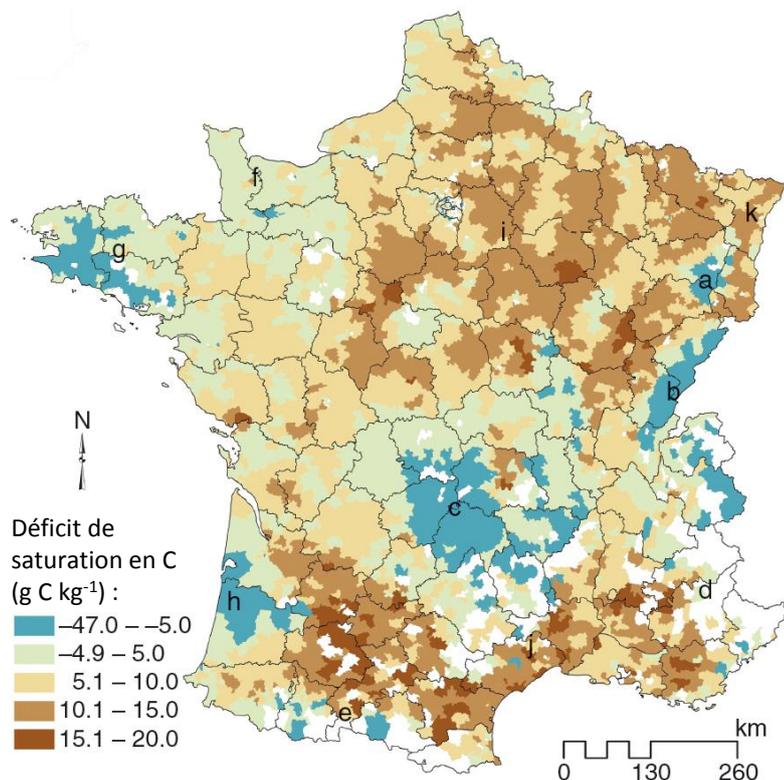
**Figure II.7.** Schéma représentant le système de distribution d'isotopes stables (SID, stable isotope delivery system) ; IRGA, InfraRed Gas Analyzer (d'après Ostle *et al.*, 2000).

et d'appréhender les mécanismes du sol impliqués (Verburg *et al.*, 2004 ; Trumbore, 2006). Ces isotopes du C permettent de quantifier l'allocation du C fixé par photosynthèse dans les différents compartiments des plantes et du sol à différentes échelles de temps (Schnyder *et al.*, 2003 ; de Neergaard & Gorissen, 2004).

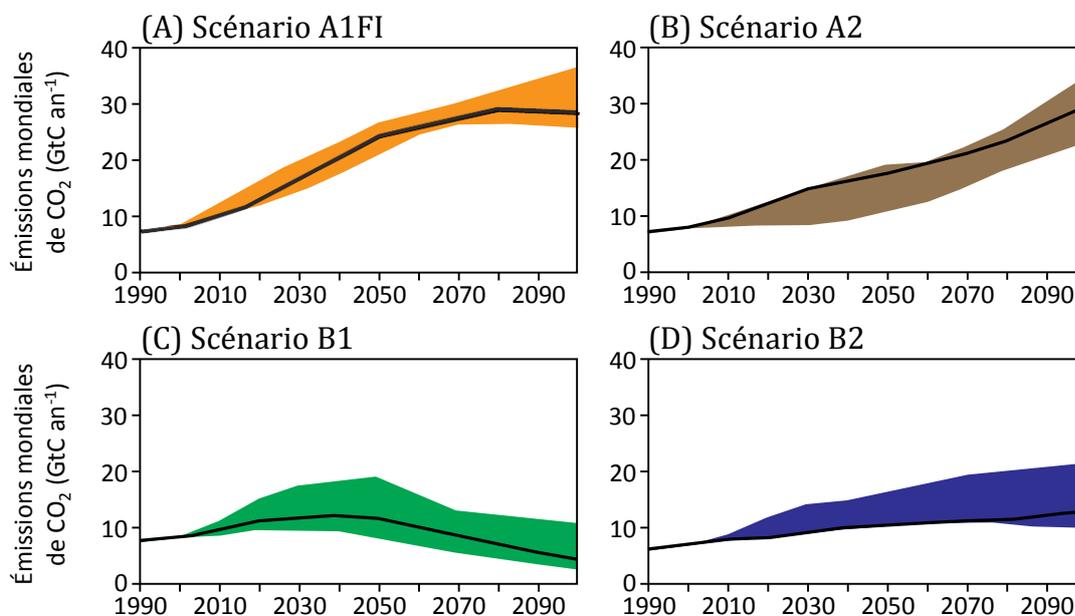
Le  $^{14}\text{C}$  étant un traceur radioactif, sa manipulation nécessite des mesures de sécurité contraignantes, ce qui limite son utilisation pour des études *in situ* (Swinnen *et al.*, 1995a, 1995b). Le  $^{13}\text{C}$  est aujourd'hui plus largement utilisé du fait de ses nombreux avantages. En raison du fractionnement isotopique favorisant les réactions qui impliquent un isotope léger vis-à-vis d'un isotope plus lourd au cours de la photosynthèse (Farquhar *et al.*, 1989), le  $^{13}\text{C}$  est plus représentatif de la dynamique du  $^{12}\text{C}$  que le  $^{14}\text{C}$  car la différence de masse entre  $^{12}\text{C}$  et  $^{13}\text{C}$  est plus faible. Le  $^{13}\text{C}$  peut être utilisé en étudiant l'évolution de l'abondance isotopique naturelle du C de la matière organique du sol (Balesdent & Mariotti, 1996) ou en utilisant des atmosphères enrichies en  $^{13}\text{CO}_2$  (Johansson, 1993 ; Hungate *et al.*, 1997 ; Palta & Gregory, 1997). Les échelles de temps de marquage varient de quelques heures à quelques mois. Les approches utilisant le marquage au  $^{13}\text{CO}_2$  peuvent être utilisées *ex situ* (en chambre de marquage) et *in situ* (Hungate *et al.*, 1997 ; Stewart & Metherell, 1999 ; Ostle *et al.*, 2000, 2003 ; Leake *et al.*, 2006 ; Klumpp *et al.*, 2007 ; Wu *et al.*, 2009). Dans ce but, Ostle *et al.* (2000) ont par exemple développé un appareillage mobile capable de délivrer des impulsions contrôlées de  $^{13}\text{CO}_2$  et de mesurer l'incorporation et le taux de renouvellement du C (Figure II.7). Ainsi, l'utilisation d'un marquage au  $^{13}\text{CO}_2$  permet de déterminer la répartition et l'allocation du C récemment assimilé dans le système plante-sol. Dans de telles études, les plantes sont exposées à du  $\text{CO}_2$  enrichi en  $^{13}\text{C}$  pendant une courte période (de quelques minutes à quelques heures). Quant au marquage, il est suivi dans les différents organes de la plante et/ou dans l'atmosphère de la chambre de marquage. Ceci permet d'estimer la quantité de  $\text{CO}_2$  issu de la respiration du sol et de la plante (Bahn *et al.*, 2009).

### I.3.3. Méthodes de mesure du potentiel de séquestration des sols et modèles de séquestration du C à long terme

Hassink (1997) postule que l'amélioration de la gestion des sols agricoles peut certes stimuler la séquestration de C, mais elle est limitée par une valeur maximale conditionnée par la texture du sol et notamment les teneurs en sable et en argile. Cette idée d'une limite à la séquestration a depuis été confirmée par de nombreux travaux (Six *et al.*, 2002 ; Goh, 2004 ; Stewart *et al.*, 2007, 2008). La vitesse de stockage du C par un sol après conversion d'une culture vers une prairie semble élevée les 5 à 10 premières années, puis diminue pour devenir



**Figure II.8.** Cartographie du déficit de saturation en C dans les sols en France. Les lettres correspondent à des ensembles physiographiques larges : a) Vosges, b) Jura, c) Massif Central, d) Alpes, e) Pyrénées, f) Normandie, g) Bretagne, h) Landes de Gascogne, i) Bassin Parisien, j) Languedoc-Roussillon, k) Alsace. Les sur-saturations apparentes (déficits positifs) sont dues aux incertitudes de l'équation de la saturation théorique liées à la sur-estimation de la fraction stable du C du sol (d'après Angers *et al.*, 2011).

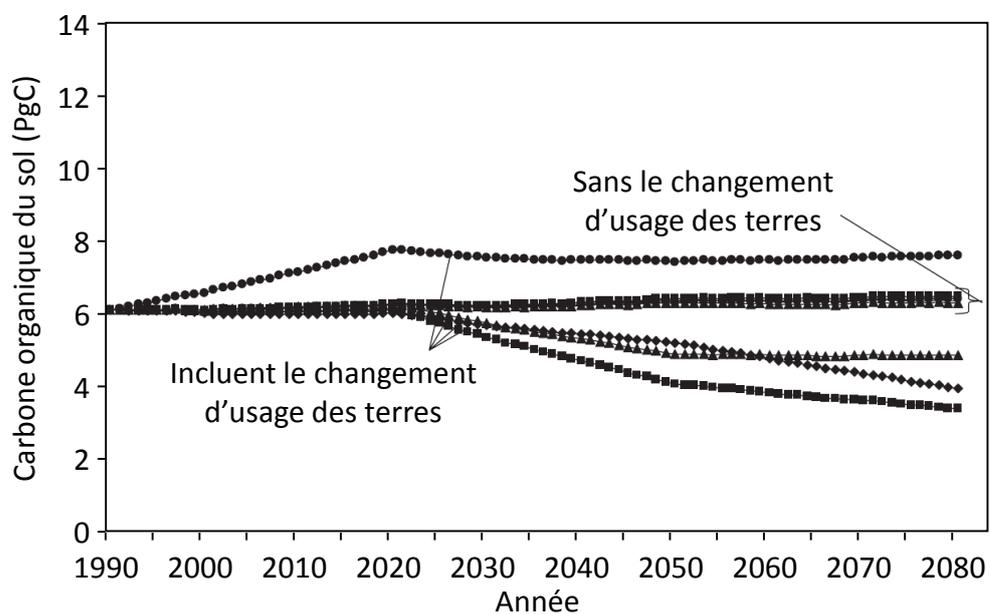


**Figure II.9.** Émissions mondiales annuelles totales de CO<sub>2</sub> (énergie, industrie et modification de l'utilisation des sols) entre 1999 et 2100 pour les groupes de scénarios A1FI, A2, B1 et B2 de l'IPCC. Pour chaque groupe de scénarios, les bandes colorées représentent la fourchette de 40 scénarios et les traits pleins représentent le scénario d'illustration retenu (Nakićenović *et al.*, 2000).

nulle après 15 à 20 ans (Liu *et al.*, 2006). En analysant une étude de Jenkinson (1988), Freibauer *et al.* (2004) parviennent à la même conclusion mais estiment une poursuite du stockage sur une durée supérieure à 100 ans.

Le potentiel de séquestration de C peut être évalué en déterminant le déficit de saturation en C. Celui-ci correspond à la différence entre la valeur de saturation théorique en C de la fraction fine du sol, calculée d'après l'équation d'Hassink (1997), et la concentration réelle en C de cette fraction. Angers *et al.* (2011) ont cartographié le déficit de saturation en C dans la couche 0-30 cm des sols agricoles en France et ont observé une forte hétérogénéité (Figure II.8). Les régions montagneuses (Vosges, Jura et Massif Central) sont saturées en C et les régions dominées par les prairies (Normandie et Bretagne) de même que les zones forestières (Landes de Gascogne) sont proches de la saturation. Le potentiel de séquestration est ainsi plus élevé dans les régions de plaine comportant davantage de grandes cultures, vignobles ou vergers. La variabilité des mesures et le manque de données relatives à l'échantillonnage des sols n'ont cependant pas permis de chiffrer ce déficit de manière précise.

Le couplage des données de stocks et de potentiel de stockage ont permis d'établir des modèles prédictifs sur le stockage de C à plus long terme. Couplés à des systèmes d'information géographique (SIG), ces modèles peuvent être appliqués à des échelles spatiales variées : parcellaire, régionale, nationale ou globale. À l'échelle européenne, le modèle de C de Rothamsted (Coleman & Jenkinson, 1996) a ainsi permis à Smith *et al.* (2005) d'émettre des prédictions pour l'évolution des stocks de C en prairies sur la période 1990-2080, et cela pour des scénarios de changement climatique basés sur quatre scénarios d'évolution des émissions de CO<sub>2</sub> (A1FI, A2, B1 et B2) prévus par l'IPCC dans le Rapport Spécial sur les Scénarios d'Émission (Figure II.9 ; Nakićenović *et al.*, 2000). Ils ont pris en compte les changements d'utilisation des terres, les changements de technologies relatives aux pratiques agricoles (machinerie, pesticides, herbicides et connaissance agronomique des agriculteurs) ainsi que la sélection variétale (développement de variétés à plus fort rendement et ayant une meilleure résistance aux stress). Cette modélisation prévoit une réduction de 20 à 44 % (4 à 6 PgC) du stock de C organique dans les prairies pour tous les scénarios excepté le scénario le plus optimiste, B1, qui engendrerait une augmentation de 25 % (1,5 PgC) de ce stock (Figure II.10).



**Figure II.10.** Évolution des stocks de C organique dans les sols prairiaux en Europe, modélisée pour les scénarios d'émission de CO<sub>2</sub> A1FI (◆), A2 (■), B1 (●) et B2 (▲) de l'IPCC (Nakićenović *et al.*, 2000), prenant en compte ou non le changement d'usage des terres (Smith *et al.*, 2005).

## II. Les prairies et le cycle du C en zone tempérée

### II.1. Les prairies

#### II.1.1. Les différents types de prairies en zone tempérée

De manière générale, les prairies constituent un biome à végétation herbacée, qui excluent les ligneux grâce à des perturbations pouvant être la défoliation par les animaux, la sécheresse saisonnière ou même des incendies récurrents (Begon *et al.*, 2006). D'un point de vue géographique, les prairies tempérées se situent entre les tropiques et les cercles polaires. La plupart des prairies tempérées sont exploitées par des activités agricoles soit par pâturage soit pour la production de fourrages (Ramade, 1993). La végétation est dominée par des espèces appartenant à la famille des Poacées et celle des Fabacées (Huyghe, 2005).

Les grands types de prairies peuvent être caractérisés sur le plan agronomique par leur place dans le système de rotation des cultures et leur durée d'existence. Ainsi, les surfaces toujours en herbe productives sont composées d'une part des prairies permanentes qui ont été semées depuis plus de 6 ans et d'autre part des prairies naturelles non semées (Huyghe, 2005). Les prairies temporaires, ensemencées en graminées fourragères pures ou en mélange avec des Fabacées, sont considérées comme temporaires jusqu'à 5 années après leur semis. Enfin, les prairies artificielles sont des prairies de 0 à 5 ans ensemencées en légumineuses fourragères.

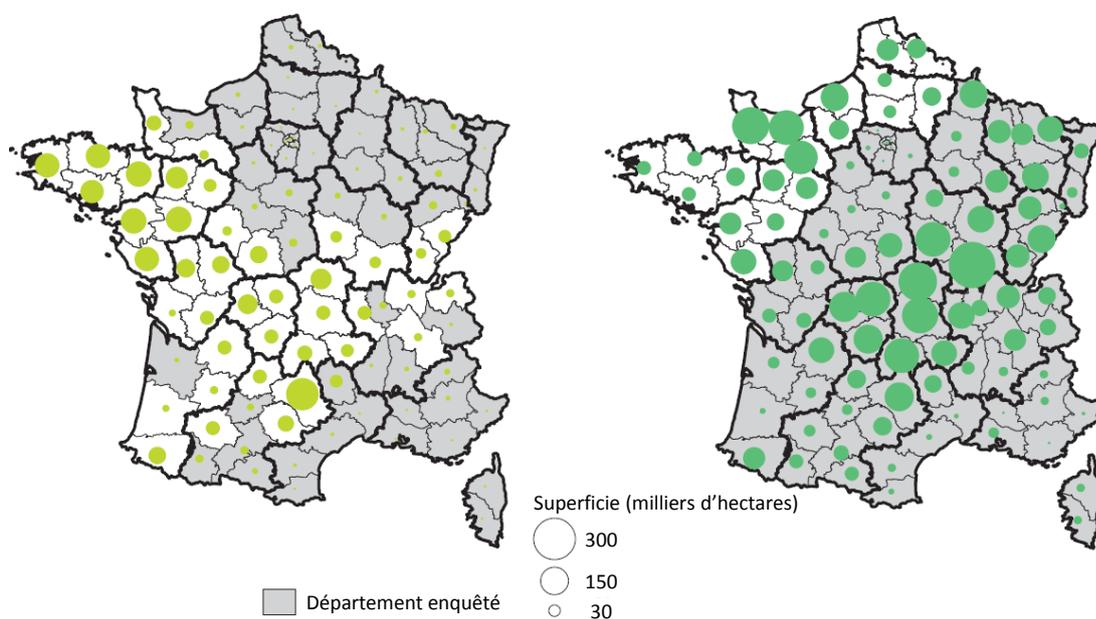
#### II.1.2. Les surfaces prairiales en Europe

En Europe, les prairies couvrent en moyenne 20 % du territoire (FAO land use statistics for year 2000). Cela représente en France près de 13 millions d'hectares (Puydarrieux & Devaux, 2013 ; Agreste, 2014a). Même si les prairies restent un élément clé du paysage agricole français, leur surface n'a cessé de diminuer depuis quarante ans, passant de 55 % de la surface agricole utile (SAU) en 1970 à 45 % de la SAU en 2010 (Puydarrieux & Devaux, 2013). Cette réduction est attribuée d'une part à la déprise agricole sur les zones où l'exploitation est plus difficile (montagnes, zones humides) et d'autre part à la conversion en cultures, notamment suite à la prime « maïs » et à l'instauration des quotas laitiers par la PAC (Huyghe, 2005 ; Le Roux *et al.*, 2008). Les prairies permanentes constituent aujourd'hui 75 % de cette surface.

L'essentiel des ressources fourragères (prairies temporaires et permanentes, hors prairies artificielles) est concentré dans quatre régions de

(A) Prairies temporaires

(B) Prairies permanentes productives



**Figure II.11.** Superficie (A) des prairies temporaires et (B) des prairies permanentes productives en France en 2006. La surface du cercle est proportionnelle à la superficie des prairies (d'après Agreste, 2010).

l'Ouest de la France, les Haute- et Basse-Normandie, la Bretagne et les Pays de la Loire. La Basse-Normandie et les Pays de la Loire, régions d'élevage bovin, se distinguent des autres régions par de grandes surfaces de prairies temporaires (Figure II.11A) (Huyghe, 2005). D'autres régions de basses montagnes ou aux marges de hautes montagnes, comme la Bourgogne, le Limousin, l'Auvergne, Midi-Pyrénées et Rhône-Alpes, comportent dans leur territoire de larges surfaces de prairies permanentes (Figure II.11B) (Huyghe, 2005).

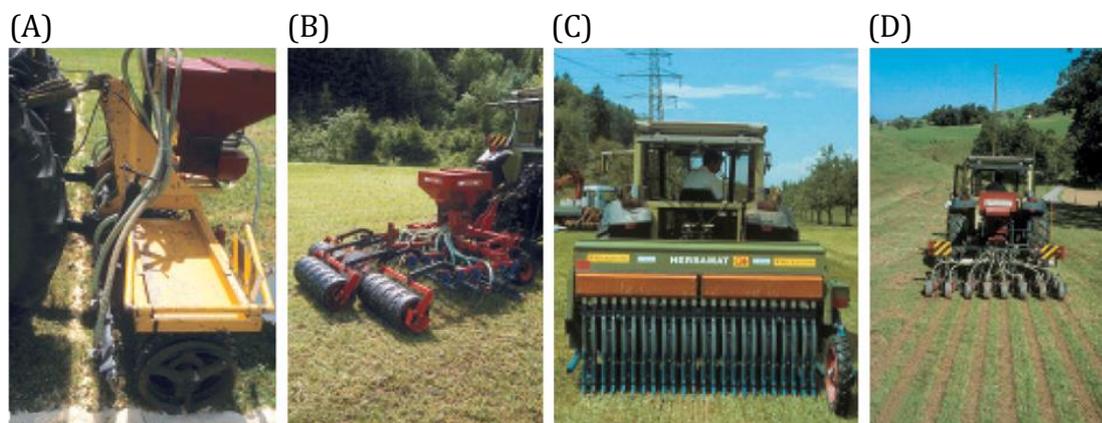
### II.1.3. Les pratiques de gestion en France métropolitaine

#### II.1.3.a. Les modes d'exploitation : fauche et pâturage

Les cultures fourragères et la plupart des prairies servent à alimenter les herbivores domestiques, directement par pâturage ou après fauche et conservation des fourrages. Les prairies peuvent être exploitées uniquement par fauche ou par pâturage, mais aussi de manière mixte. L'exploitation à la fois par fauche et pâturage est prédominante pour les prairies temporaires (40 % des surfaces) alors que les prairies permanentes sont principalement exploitées par un pâturage exclusif (50 % des surfaces) (Agreste, 2014b).

Le pâturage est le mode d'exploitation des prairies le plus répandu, couplé ou non avec de la fauche. La durée du pâturage est limitée à la fois par la production de biomasse exploitable et par la portance des sols (Huyghe, 2005). Cette durée varie donc selon les régions, notamment en fonction du climat. Elle varie également selon le type de prairie, elle est de 65 jours par an en moyenne pour des prairies temporaires contre 59 jours pour les prairies permanentes (Agreste, 2010). Le chargement, qui correspond au nombre de bêtes équivalent gros bovin présentes par unité de surface sur une année, exprimé en Unités Gros Bovin (UGB), varie en fonction du type de prairie. Il est d'environ à 1,3 UGB dans les prairies naturelles et 1,5 UGB dans les prairies semées (Agreste, 2010).

Dans les prairies fauchées, la végétation récoltée peut être stockée sous forme de foin, d'ensilage d'herbe ou de balles rondes enrubannées. Le foin constitue la forme principale de stockage de l'herbe. Cette conservation des fourrages par voie sèche résulte de la fenaison. Cette méthode consiste à amener le fourrage à une teneur en matière sèche supérieure ou égale à 85 %, par fanages successifs en prairie puis bottelage (Demarquilly *et al.*, 1988). L'ensilage est une conservation par voie humide (35 % de matière sèche minimum) basée sur une fermentation anaérobie (Demarquilly *et al.*, 1988). Il permet la constitution rapide de stocks à partir de fourrages verts et sans fanage préalable, palliant ainsi les aléas climatiques. Le conditionnement en balles rondes enrubannées, appelé le haylage, est une méthode humide de conservation des fourrages (45 % de



**Figure II.12.** Machines permettant de réaliser un sursemis avec un travail superficiel du sol : (A) un semoir associé à un rouleau, (B) un semoir avec herse étrille, (C) un semoir en ligne et (D) un semoir en bandes fraisées (d'après Huguenin-Elie *et al.*, 2007).

matière sèche minimum). Il constitue donc une forme intermédiaire entre l'ensilage et le foin (Demarquilly *et al.*, 1988). Le nombre de coupes est généralement inférieur à trois pour les prairies permanentes et supérieur à trois pour les prairies temporaires (Agreste, 2010).

### II.1.3.b. *L'implantation et le renouvellement d'une prairie*

La prairie est nettement moins lucrative que les grandes cultures telles que les céréales. Elle a bénéficié d'avancées techniques plus limitées et celles-ci ont essentiellement porté sur le conditionnement du fourrage et le développement des semences, mais très peu sur la conduite de la prairie. La mise en place d'une prairie et sa gestion requièrent un certain savoir-faire. Le parcours technique impliqué dans l'implantation d'une prairie, c'est-à-dire le travail du sol, le choix des semences et le mode de semis, doit s'adapter aux conditions pédoclimatiques, au mode d'exploitation choisi, aux périodes de besoin en fourrages ainsi qu'au type de prairie (temporaire ou permanente) (Lemasson *et al.*, 2008). Les agriculteurs, notamment ceux engagés dans des mesures agro-environnementales limitant le retournement des prairies, se tournent aujourd'hui de plus en plus vers la solution d'une « rénovation » *sensu* agronomique des prairies (Lemasson *et al.*, 2008). Cette solution, le sursemis, évite le travail du sol, ou ne nécessite qu'un travail superficiel (Figure II.12), et permet d'améliorer la production tout en conservant une partie de la communauté végétale en place (Huguenin-Elie *et al.*, 2007 ; Lemasson *et al.*, 2008).

Les Poacées constituent la majorité des espèces semées en prairie. Des Fabacées y sont généralement associées en raison de leur capacité à utiliser l'azote atmosphérique, *via* une symbiose racinaire avec des bactéries du genre *Rhizobium*, et à transférer cet azote aux autres plantes (Fustec *et al.*, 2010). Les ray-grass sont les espèces les plus semées en France. Le ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) est recommandé pour le pâturage, le ray-grass d'Italie (*Lolium multiflorum* Lam.) pour la fauche et le ray-grass hybride issu de ces deux espèces est conseillé pour une utilisation mixte. Parmi les autres Poacées prairiales, la fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) peut être préférée aux ray-grass pour sa pérennité, et le dactyle (*Dactylis glomerata* L.) pour sa repousse intéressante en automne (Huyghe, 2009). Le choix des espèces peut également être adapté au climat. Ainsi, les bromes (*Bromus catharticus* Vahl. et *Bromus sitchensis* Trin.) sont choisis pour leur tolérance aux fortes températures, la fétuque des prés (*Festuca pratensis* Huds.) pour sa résistance à un excès d'eau et la fléole (*Phleum pratense* L.) pour sa capacité d'adaptation à la fois aux excès d'eau et au froid (Huyghe, 2009). Les Poacées peuvent être associées à des

Fabacées spécifiques. Par exemple, le ray-grass anglais est presque toujours associé au trèfle blanc (*Trifolium repens* L.). D'autres Fabacées sont également utilisées, telles que le trèfle violet (*Trifolium pratense* L.), le trèfle incarnat (*Trifolium incarnatum* L.), la luzerne (*Medicago sativa* L.), le sainfoin (*Onobrychis viciifolia* Scopoli) et le lotier (*Lotus corniculatus* L.) (Huyghe, 2005). Les variétés de ces différentes espèces ont été sélectionnées non seulement pour leur rendement, mais également pour leur meilleure résistance aux maladies, la réduction de la montaison (responsable d'une baisse de la qualité fourragère dans le cas des Poacées), et l'amélioration de leur qualité (notamment leur teneur en sucres solubles) (Huyghe, 2009). De plus en plus, les semenciers proposent des mélanges de semences pour la mise en place de prairies diversifiées.

### II.1.3.c. La fertilisation

Comme les cultures, les prairies peuvent être fertilisées sous forme minérale, ou sous forme organique par l'épandage de fumier frais ou composté et de lisier. Les apports sous forme organique ont l'avantage de libérer plus lentement des éléments minéraux tels que l'azote ; ces éléments sont ainsi disponibles plus longtemps et le lessivage est limité (Kirkham *et al.*, 2008). La fertilisation organique par fumier peut également améliorer la structure des sols par l'augmentation de leur teneur en matière organique (MO), ceci permettant une meilleure rétention d'humidité dans le sol.

La fertilisation minérale est privilégiée dans les prairies temporaires et les prairies permanentes les plus intensives, avec une dose moyenne annuelle apportée respectivement de 65 kg et 90 kg d'azote par hectare (Agreste, 2010). Elle est principalement apportée sous forme d'ammonitrate ou de sulfate et est complétée par un apport de phosphore et de potasse. Le sulfate est une source de soufre, qui est un élément améliorant la production et qui modifie la composition des prairies en augmentant la diversité spécifique (Tallec *et al.*, 2008). Une fertilisation organique n'est présente que sur 34 % des surfaces de prairies temporaires et sur 15 % des prairies permanentes. Elle est apportée à une dose moyenne de l'ordre de 130 kg d'azote par hectare (Agreste, 2010). Quant aux prairies ne recevant aucune fertilisation, elles représentent un peu plus d'un quart des prairies permanentes (Agreste, 2010).

Ces apports sont complétés non seulement par des dépôts atmosphériques de polluants azotés et soufrés, mais également par les restitutions animales en situation de pâture. Ainsi, dans les prairies pâturées les restitutions animales (fèces et urines) peuvent apporter de 10 à 40 kg d'azote par hectare chaque année selon le mode d'exploitation (Chambre d'Agriculture de Normandie.). Par ailleurs, la fixation de l'azote atmosphérique par les Fabacées

**Tableau II.6.** Les principaux services écosystémiques rendus par les prairies (d'après Puydarrieux & Devaux, 2013).

Catégorie de service	Désignation du service rendu par les prairies	Description
Services de support	Biodiversité	Les prairies hébergent et nourrissent une faune nombreuse et variée dont des espèces inféodées à ce type de milieu
	Pollinisation	Présence significative de plantes mellifères qui permettent la vie en nombre et bonne santé des insectes pollinisateurs
Services de régulation	Fixation du carbone	Végétaux fixateurs de CO <sub>2</sub> atmosphérique
	Stockage du carbone	Biomasse végétale qui stocke le CO <sub>2</sub> atmosphérique fixé et stockage dans le sol
	Régulation d'autres gaz atmosphériques	Rôle des légumineuses dans la régulation d'autres gaz atmosphériques (N <sub>2</sub> O)
	Régulation de la qualité de l'eau	Présence fréquente de légumineuses fixatrices d'azote atmosphérique, effet filtrant des prairies humides, utilisation de pesticides faible
	Régulation de la quantité d'eau	Collecte et diffusion de la pluviométrie vers les nappes souterraines et les eaux de surface
	Protection contre les crues et l'érosion	Rôle de rétention d'eau des prairies humides couplée à un épandage du débit de crue, fixation des sols
	Autres services de régulation (santé, etc.)	Rétention des éléments traces potentiellement toxiques, contribution à la qualité des productions animales (richesse en acides gras essentiels)
Services de fourniture	Produits de l'élevage	Production de fourrage et de protéines végétales
	Produits de la cueillette	Fleurs, baies, champignons
Services culturels	Chasse	Intérêt cynégétique
	Promenade ou randonnée	Intérêt paysager, faunistique et floristique
	Aménités paysagères	Intérêt paysager
	Éducation et connaissance scientifique	Intérêt patrimonial, pédagogique, réservoir de biodiversité
	Existence de la biodiversité	Intérêt patrimonial, valeur de non-usage et valeur d'option

prairiales peut apporter de 5 à 296 kg d'azote par hectare (Ledgard & Steele, 1992).

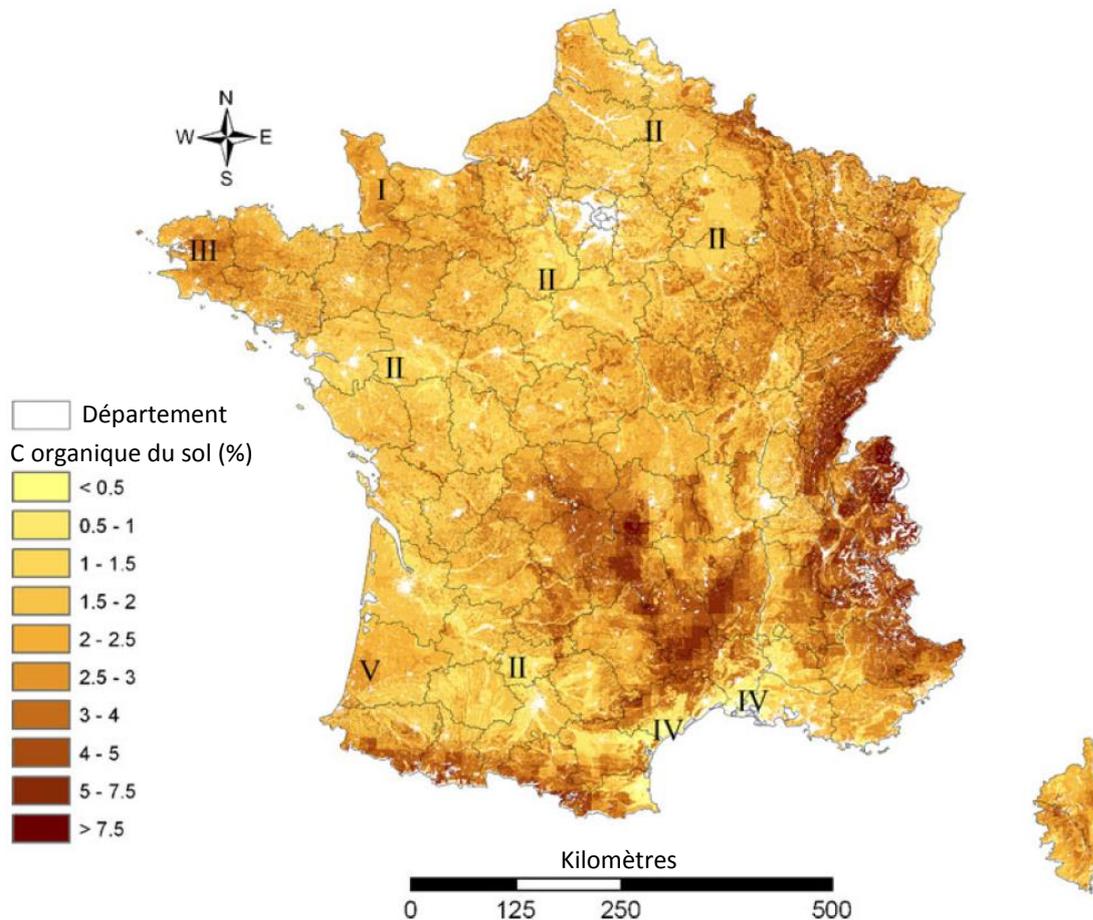
#### II.1.3.d. La production

La production végétale en prairie varie selon les pratiques de gestion. Pour l'ensemble des prairies, elle s'élevait à 68 millions de tonnes de matière sèche en France en 2013, soit un rendement moyen de 5,3 tonnes de matière sèche par hectare. Le rendement le plus élevé est observé pour les prairies artificielles (9,4 tonnes de matière sèche par hectare), il est intermédiaire pour les prairies temporaires (7,8 tonnes de matière sèche par hectare) et le plus faible pour les prairies permanentes (4,5 tonnes de matière sèche par hectare) (Agreste, 2014a).

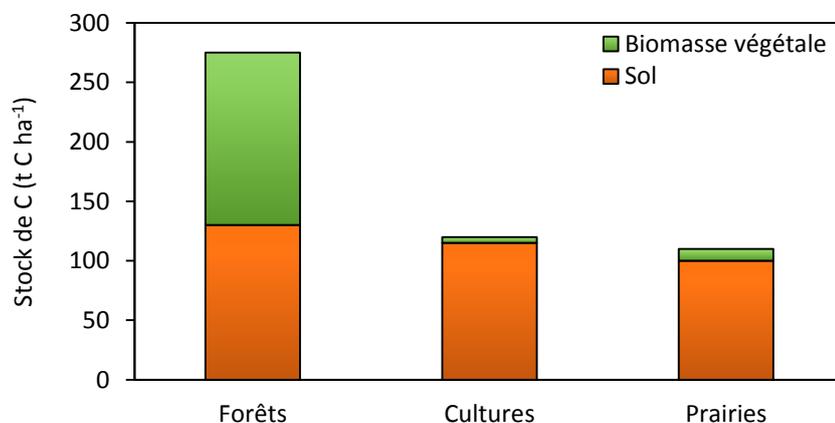
Le rendement des prairies varie également en fonction de leur âge et de leur mode d'exploitation. Pour des prairies temporaires de trois ans, il peut atteindre un pic de production de 10 tonnes de matière sèche par hectare. Le rendement moyen est le plus fort pour les prairies permanentes lorsque celles-ci sont exploitées par fauche et pâturage (9 tonnes de matière sèche par hectare) (Agreste, 2010).

#### II.1.4. Les services écosystémiques rendus par les prairies

Les prairies rendent une multitude de services contribuant au bien-être humain. Ces services sont déclinés en quatre catégories définies par le Millennium Ecosystem Assessment (MEA) (2005) : (i) les services de support tels que le cycle des nutriments, la production primaire et la formation de sol, qui sont les services nécessaires à la production de tous les autres services, (ii) les services de régulation qui traduisent les bienfaits issus de la régulation des processus liés aux écosystèmes tels que la régulation du climat, de l'eau et de certaines maladies, (iii) les services de fourniture qui correspondent aux produits obtenus directement de l'écosystème tels que la nourriture, les fibres, l'eau et les énergies et enfin (iv) les services culturels qui contribuent aux bénéfices non liés aux matériels pour l'Homme *via* l'esthétisme, la récréation, la réflexion ou l'éducation. Les services rendus par les prairies relèvent donc de ces quatre catégories (Tableau II.6 ; Puydarrieux & Devaux, 2013). Les prairies sont le support de biodiversité et contribuent par leur diversité et composition floristique à accueillir la faune sauvage. Les prairies jouent un rôle majeur dans une multitude de processus de régulation tels que la régulation du climat par le stockage du C, la contribution à la fixation symbiotique de l'azote réalisée par les légumineuses, et la régulation de la qualité de l'eau. Le principal service de fourniture rendu par les prairies est la production de fourrages, qui est la ressource alimentaire des



**Figure II.13.** Distribution spatiale du C organique dans les sols en France. Les zones blanches correspondent à des environnements pour lesquels aucune prédiction n'a pu être réalisée. I : zones prairiales de Normandie, II : régions dominées par les grandes cultures, III : Bretagne, IV : Méditerranée, V : Landes (d'après Meersmans *et al.*, 2012).



**Figure II.14.** Stocks de C (t C ha<sup>-1</sup>) dans la biomasse végétale et le sol des forêts, cultures et prairies en zone tempérée (d'après Robert & Saugier, 2003).

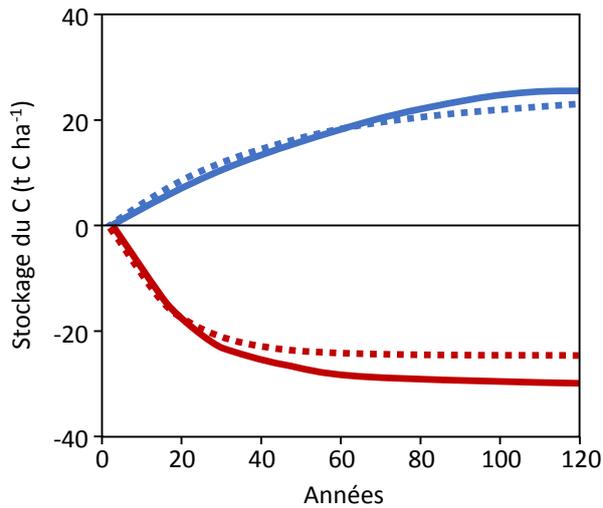
ruminants. Enfin, la qualité des paysages prairiaux confère aux prairies une valeur esthétique et culturelle.

## **II.2. La place des prairies parmi les autres agroécosystèmes pour les stocks, la séquestration et le potentiel de séquestration de C**

Plusieurs cartographies des stocks de C organique dans les sols, basées sur des données mesurées *in situ*, ont été réalisées pour la France (Arrouays *et al.*, 2001 ; Martin *et al.*, 2011 ; Meersmans *et al.*, 2012). À partir de ces cartographies, le stock global de C organique dans les sols est estimé entre 3,1 et 3,7 PgC dans la couche 0-30 cm en France. Elles mettent en évidence une répartition inégale sur le territoire (Figure II.13). Le stock global de C organique dans les sols dépend du climat, il est plus élevé dans les zones à fortes précipitations et faible température comme les zones montagneuses. Il dépend également du type d'utilisation des terres. Il est relativement élevé dans les zones forestières et les régions dominées par les prairies (par exemple la Normandie), en comparaison aux stocks présents dans les zones dominées par les grandes cultures (Arrouays *et al.*, 2001; Martin *et al.*, 2011 ; Meersmans *et al.*, 2012). Dans les sols prairiaux le stock moyen de C organique est ainsi évalué à 8,5 kg C m<sup>-2</sup> dans la couche 0-30 cm, soit 0,9 PgC pour la France métropolitaine (Meersmans *et al.*, 2012).

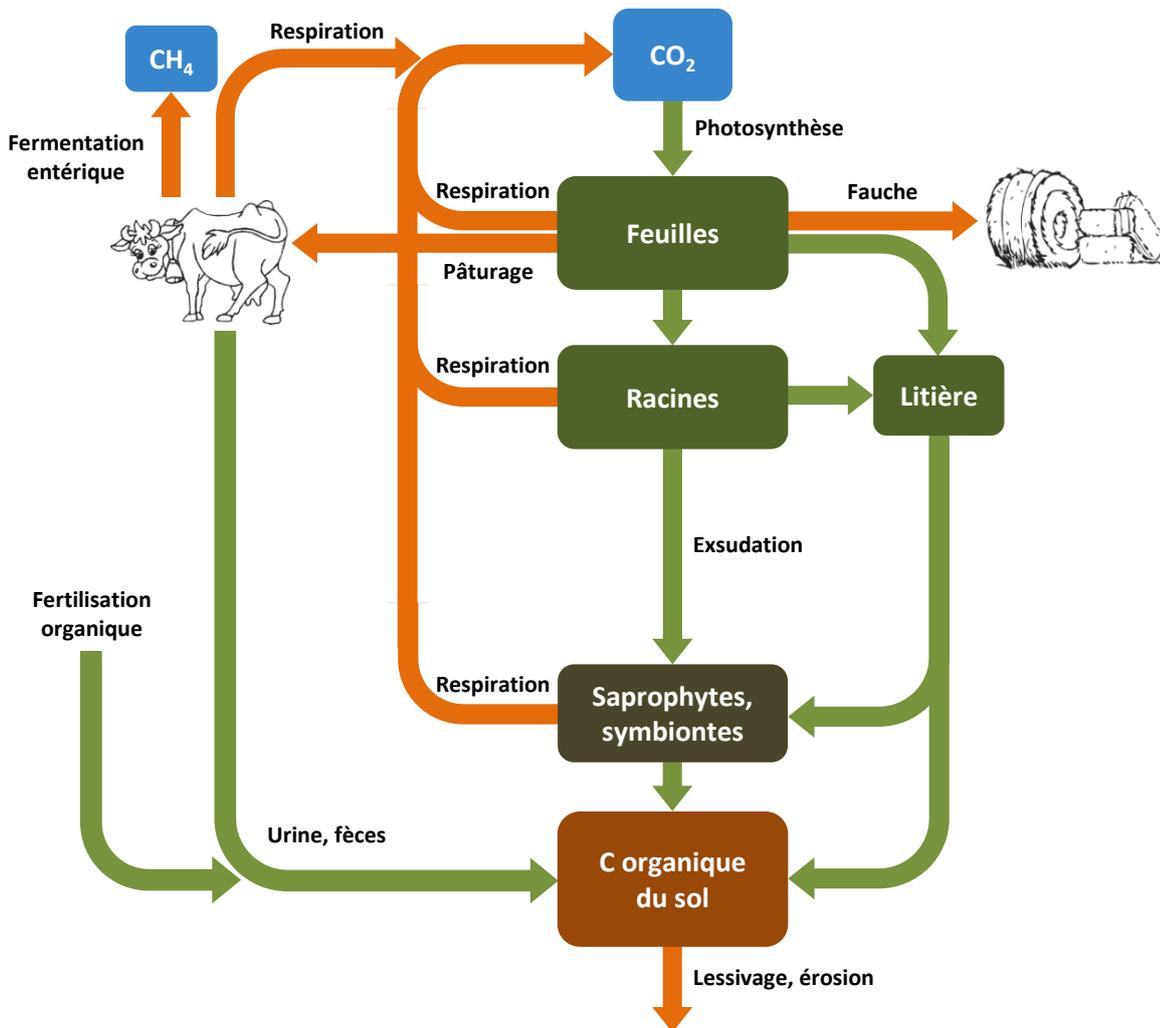
Dans les forêts le stock de C est réparti de manière équivalente entre le compartiment végétal et le sol, alors que dans les prairies il est essentiellement localisé dans le sol (Figure II.14 ; Robert & Saugier, 2003). Notons que le compartiment végétal est un stock de C beaucoup moins pérenne que le sol. Forêts comme prairies sont pour la majorité exploitées et une partie de la biomasse, et donc du C, est exportée à l'échelle de l'année pour la prairie et du siècle pour la forêt. La végétation, fixant du C par photosynthèse, est le vecteur des flux de C de l'atmosphère vers le sol. La production primaire nette (en anglais net primary production, NPP) permet d'estimer cette entrée de C dans l'écosystème. En Europe, la production primaire nette des prairies est de 20 % plus élevée que celle des grandes cultures et de 70 % plus élevée que celle des forêts (Ciais *et al.*, 2010).

L'augmentation de la séquestration du C par les forêts est possible par (i) l'exploitation tardive de forêts atteignant rapidement de fortes biomasses, (ii) l'utilisation du bois pour des usages à longue durée de vie et (iii) le choix d'essences produisant une litière difficile à dégrader (Cannell & Milne, 1995). Du fait de la durée du cycle d'exploitation d'une forêt, cet écosystème n'offre qu'une opportunité d'atténuation des changements globaux à long terme. La prairie tempérée est un écosystème qui présente un stock de C moins élevé, mais sur lequel il est plus simple d'intervenir *via* la gestion avec un temps de réponse plus



**Figure II.15.** Évolution du stockage de C dans le sol après changement d'usage des terres. Incertitude :  $\pm 40\%$  (d'après Arrouays *et al.*, 2002).

— culture → forêt  
 ..... culture → prairie  
 — forêt → culture  
 ..... prairie → culture



**Figure II.16.** Cycle simplifié du C en prairie. Les flèches vertes symbolisent les entrées de C vers le sol, les flèches rouges les sorties de C (d'après Soussana *et al.*, 2004 ; De Deyn *et al.*, 2008).

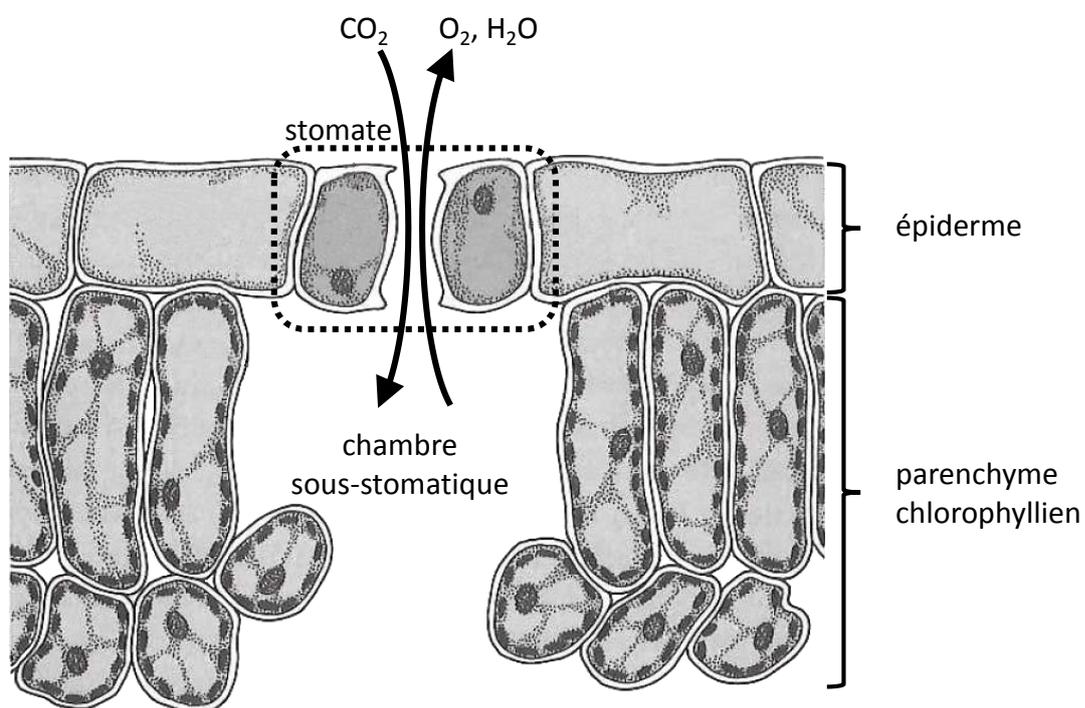
court. Enfin, selon les estimations de (Ciais *et al.*, 2010), les prairies auraient une vitesse de séquestration du C dans les sols trois à quatre fois supérieure à celle des forêts. L'accroissement de la séquestration du C dans les sols des prairies constitue donc un levier de poids dans la lutte contre la hausse des concentrations en CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010 ; Petri *et al.*, 2010).

Suivant le changement d'usage des terres, celui-ci peut provoquer une augmentation ou une baisse des stocks de C dans les sols. Les processus de déstockage de C sont souvent plus rapides que les processus d'accumulation de C (Janzen *et al.*, 1998 ; Soussana *et al.*, 2004 ; Ostle *et al.*, 2009). Une méta-analyse réalisée par Guo & Gifford (2002) révèle que le stock de C du sol décroît de 10 % après une conversion de prairie en forêt, alors qu'il augmente de 8 % après conversion de forêt en prairie. Les résultats sont plus tranchés lorsqu'une grande culture est convertie en prairie. Le stock de C du sol décroît de 59 % lors de la conversion d'une prairie en grande culture alors qu'il n'augmente que de 19 % lors de la conversion inverse. Cette tendance a été confirmée par de nombreuses études (Figure II.15 ; Post & Kwon, 2000 ; Conant *et al.*, 2001 ; Arrouays *et al.*, 2002 ; Freibauer *et al.*, 2004 ; Chen *et al.*, 2010). À l'échelle de l'Europe, la conversion de 7,3 millions d'hectares de grandes cultures en prairies permettrait de séquestrer de 9 à 12 Mt C an<sup>-1</sup> sur une période de 20 ans (Freibauer *et al.*, 2004) et donc de compenser partiellement les émissions de CO<sub>2</sub> atmosphérique (Guo & Gifford, 2002).

Dans une synthèse sur l'utilisation des sols et la séquestration du C en Grande Bretagne, Ostle *et al.* (2009) mettent en avant un véritable conflit d'intérêts dans l'utilisation des sols : la conversion de terres agricoles en prairie ou forêt permet d'accroître la séquestration de C, donc les stocks de C, et offre ainsi une atténuation des changements globaux. Mais parallèlement, les besoins en nourriture et les besoins croissants en bioénergie nécessitent des surfaces de terres agricoles croissantes. Les services écosystémiques peuvent alors être antagonistes et des compromis sont donc à trouver entre la séquestration du C et les autres services.

### **II.3. Cycle du C à l'échelle de la prairie et impact de la gestion**

Le fonctionnement du cycle du C dans l'écosystème prairial (Figure II.16) résulte des flux de C entrants et des flux de C sortants (Soussana *et al.*, 2004 ; De Deyn *et al.*, 2008). Le C entre dans le système par fixation photosynthétique du CO<sub>2</sub> atmosphérique et ressort par respiration des plantes et des micro-organismes du sol. En prairie fauchée, s'ajoute à cela l'exportation du C lors de la fauche. En prairie pâturée, une partie du CO<sub>2</sub> fixé par les plantes est restituée à



**Figure II.17.** Schéma d'une coupe transversale de feuille au niveau d'un stomate ouvert représentant les échanges gazeux liés à l'activité photosynthétique entre l'atmosphère et la feuille, régulés par les stomates (d'après Salisbury & Ross, 1992).

l'atmosphère par la respiration des animaux, une partie est perdue sous forme de méthane (CH<sub>4</sub>) issu de la fermentation entérique et une autre partie est exportée dans la biomasse du bétail. Du C retourne dans le sol par l'intermédiaire des fèces et urines, soit directement au pâturage soit après épandage sous forme de fumier ou lisier. Les flux de C dans le continuum atmosphère- plante-sol ainsi que l'impact de la gestion sur ces flux, et donc sur le stock et le stockage du C dans le sol, sont développés dans la partie à suivre.

### II.3.1. Flux de C de l'atmosphère à la plante

Les flux de C entre la plante et l'atmosphère se font principalement par le flux de CO<sub>2</sub> au niveau des stomates, structures spécialisées dans les échanges gazeux situés dans l'épiderme des feuilles (Figure II.17). Dans la biomasse végétale l'incorporation du CO<sub>2</sub> sous forme de composés organiques se fait par photosynthèse grâce à des carboxylases, à savoir principalement la ribulose biphosphate carboxylase (RuBisCO). Chez les plantes à photosynthèse en C<sub>4</sub> ou à métabolisme acide des crassulacées (CAM), une fixation du CO<sub>2</sub> par phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPcase) intervient en amont de la RuBisCO (Salisbury & Ross, 1992).

Le flux sortant de CO<sub>2</sub> est principalement issu de la respiration et de la photorespiration. La respiration, réaction qui fournit de l'énergie à partir de la dégradation de composés organiques, libère du CO<sub>2</sub> *via* le cycle de l'acide citrique. En fonction des espèces, du stade de développement et des conditions de croissance, 30 à 80 % du C fixé par photosynthèse peut être consommé par respiration (Atkinson & Farrar, 1983 ; Gifford, 2003). La photorespiration, qui repose sur l'activité oxygénase de la RuBisCO, contribue à la formation de CO<sub>2</sub> par la décarboxylation de la glycine issue du glycolate, lui-même issu de l'activité oxygénase de la RuBisCO. La photorespiration est beaucoup plus élevée chez les plantes à photosynthèse C<sub>3</sub> que chez les plantes à photosynthèse C<sub>4</sub> ou à métabolisme CAM (Salisbury & Ross, 1992). Chez les plantes à photosynthèse C<sub>3</sub>, comme c'est le cas chez les espèces de prairies tempérées, le flux de C dans le métabolisme photorespiratoire représente entre 15 et 30 % du flux de C photosynthétique (Hurry *et al.*, 2005).

En plus de la respiration et de la photorespiration, les plantes émettent du C sous forme de composés organiques volatiles. Principalement issus de la classe des isoprénoïdes (Kesselmeier & Staudt, 1999), ces composés sont émis en réponse à divers stress, tels qu'une blessure due à l'herbivorie (Brilli *et al.*, 2012). Les flux de composés organiques volatiles sont généralement faibles par rapport aux flux de C mais ils ne sont pas négligeables. En forêt, ces émissions peuvent représenter de 3,5 à 39 % du gain net de C (Kesselmeier *et al.*, 2002). En prairie,

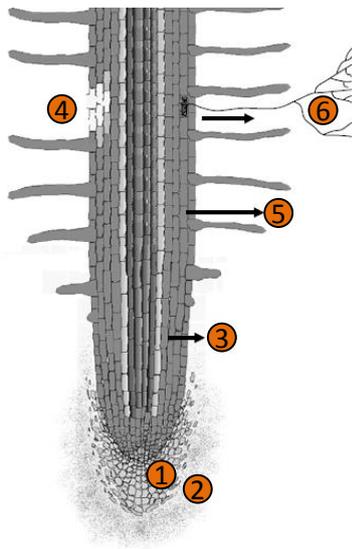
l'émission de composés organiques volatiles a été évaluée à 130 mg C m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> par Brilli *et al.* (2012).

### II.3.2. Flux de C de la plante au sol

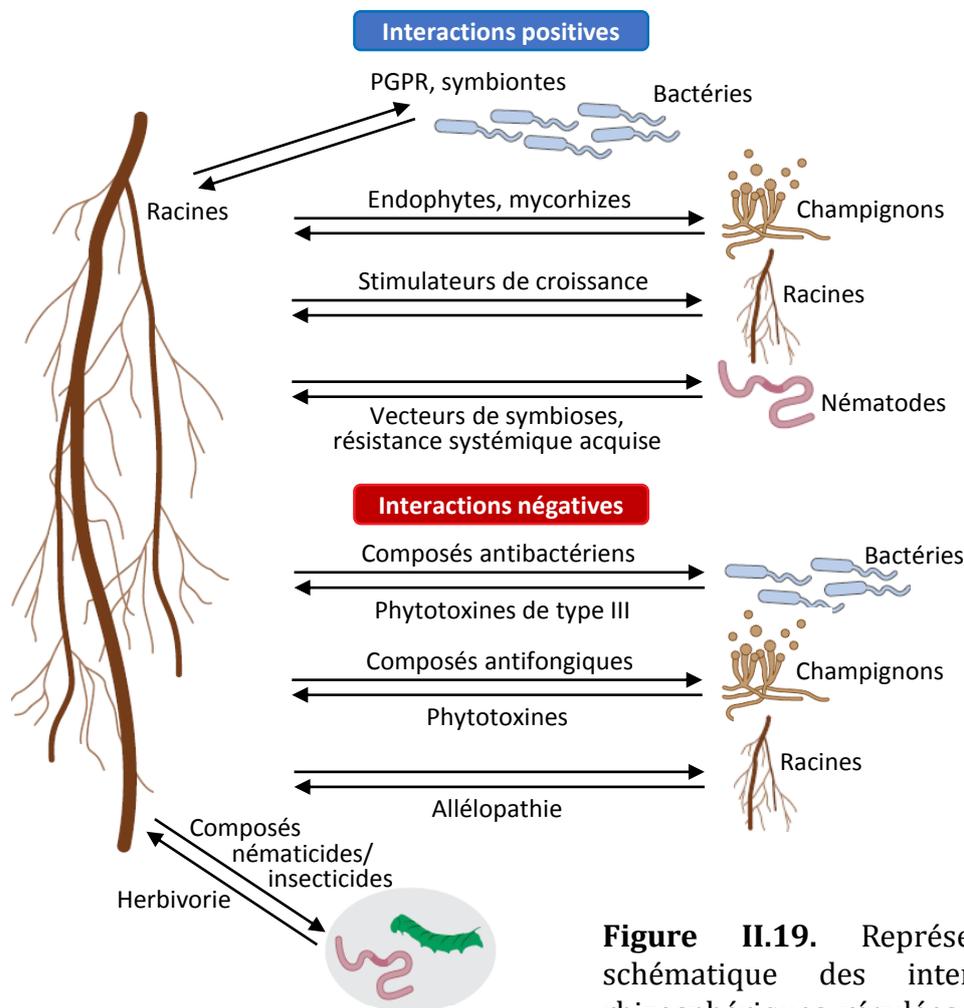
La très grande majorité du C organique du sol provient directement ou indirectement des plantes *via* la photosynthèse (Kuzyakov & Domanski, 2000). Ce transfert résulte d'une part de la décomposition de la litière végétale provenant des parties aériennes ou racinaires et d'autre part de la rhizodéposition de C organique par les racines vivantes (Kuzyakov & Domanski, 2000 ; Nguyen, 2003 ; Ruf *et al.*, 2006).

La décomposition de la litière végétale est le processus de dégradation physique et chimique des tissus végétaux. Cette décomposition, suivie de la minéralisation, représente la source principale de nutriments et d'énergie pour les micro-organismes du sol (Swift *et al.*, 1979). La décomposition est contrôlée (i) par l'environnement, (ii) par la qualité des tissus végétaux de la litière et (iii) par la composition de la communauté microbienne (Swift *et al.*, 1979 ; Cornelissen, 1996 ; Aerts, 1997 ; Parton *et al.*, 2007). La qualité de la litière a un effet prédominant sur les taux de décomposition (Cornwell *et al.*, 2008). Les principaux constituants de la litière ne sont pas dégradés à la même vitesse. Ces derniers peuvent être regroupés en composés métaboliques labiles (sucres et acides aminés), composés structuraux modérément labiles (cellulose et hémicellulose) et composés structuraux récalcitrants (lignines et composés secondaires). La qualité et la décomposabilité de la litière dépendent de la proportion de ces composés (Berg & McClaugherty, 2008). Les espèces prairiales à croissance lente dites « conservatives », qui sont caractérisées par des tissus foliaires résistants renfermant une forte proportion de composés récalcitrants, produisent une litière qui se décompose lentement (Garnier *et al.*, 2004 ; Queded *et al.*, 2007 ; Cornwell *et al.*, 2008 ; Fortunel *et al.*, 2009 ; Freschet *et al.*, 2012). En revanche, les espèces à croissance rapide produisent une litière à forte teneur initiale en composés labiles dont le taux de décomposition est plus élevé (Garnier *et al.*, 2004 ; Queded *et al.*, 2007 ; Cornwell *et al.*, 2008 ; Fortunel *et al.*, 2009 ; Freschet *et al.*, 2012). Ceci est également vérifié pour les racines qui tendent à se décomposer plus lentement pour les espèces à croissance lente (Silver & Miya, 2001 ; Freschet *et al.*, 2012).

La rhizodéposition peut être définie comme le relargage de composés organiques par les racines vivantes dans leur environnement proche (Nguyen, 2003). Les quatre composantes principales sont i) la desquamation des cellules de la coiffe et des cellules de bordure, ii) la sécrétion de mucilage insoluble, iii) l'exsudation et la sécrétion de composés solubles et iv) la lyse des cellules



**Figure II.18.** Représentation schématisée d'une coupe longitudinale de racine en croissance indiquant six principaux sites de rhizodéposition : 1) desquamation de cellules de la coiffe racinaire et des cellules de bordure, 2) sécrétion de mucilage insoluble, 3) exsudation et sécrétion de composés solubles, 4) pertes de C en raison de la mort et de la lyse des cellules épidermiques et corticales racinaires, 5) émission de composés organiques volatiles (VOCs) et 6) transfert de C vers les symbiotes (d'après Jones *et al.*, 2009).



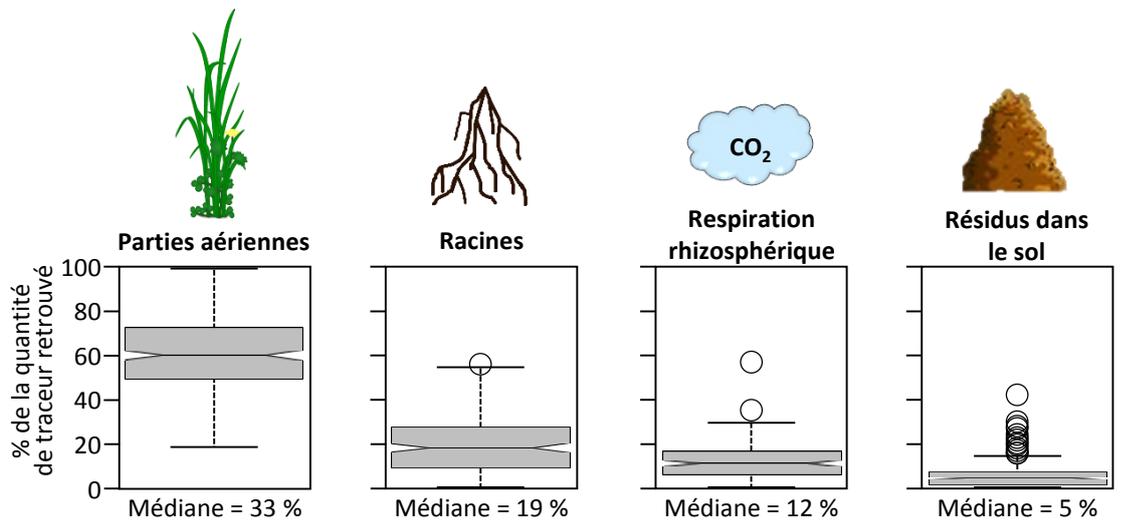
**Figure II.19.** Représentation schématisée des interactions rhizosphériques régularisées par les exsudats racinaires. Les interactions positives impliquent des interactions avec les bactéries rhizosphériques bénéfiques à la croissance des plantes (PGPR, plant-growth promoting rhizobacteria) ou avec les champignons mycorhiziens. Les interactions positives comprennent également des stimulateurs de croissance qui favorisent la croissance d'autres plantes, ainsi que la signalisation entre espèces grâce aux invertébrés rhizosphériques. Les interactions négatives impliquent la sécrétion d'antimicrobiens, de phytotoxines et de composés nématocides et insecticides. Les flèches indiquent les échanges chimiques (d'après Bais *et al.*, 2006).

Les interactions positives impliquent des interactions avec les bactéries rhizosphériques bénéfiques à la croissance des plantes (PGPR, plant-growth promoting rhizobacteria) ou avec les champignons mycorhiziens. Les interactions positives comprennent également des stimulateurs de croissance qui favorisent la croissance d'autres plantes, ainsi que la signalisation entre espèces grâce aux invertébrés rhizosphériques. Les interactions négatives impliquent la sécrétion d'antimicrobiens, de phytotoxines et de composés nématocides et insecticides. Les flèches indiquent les échanges chimiques (d'après Bais *et al.*, 2006).

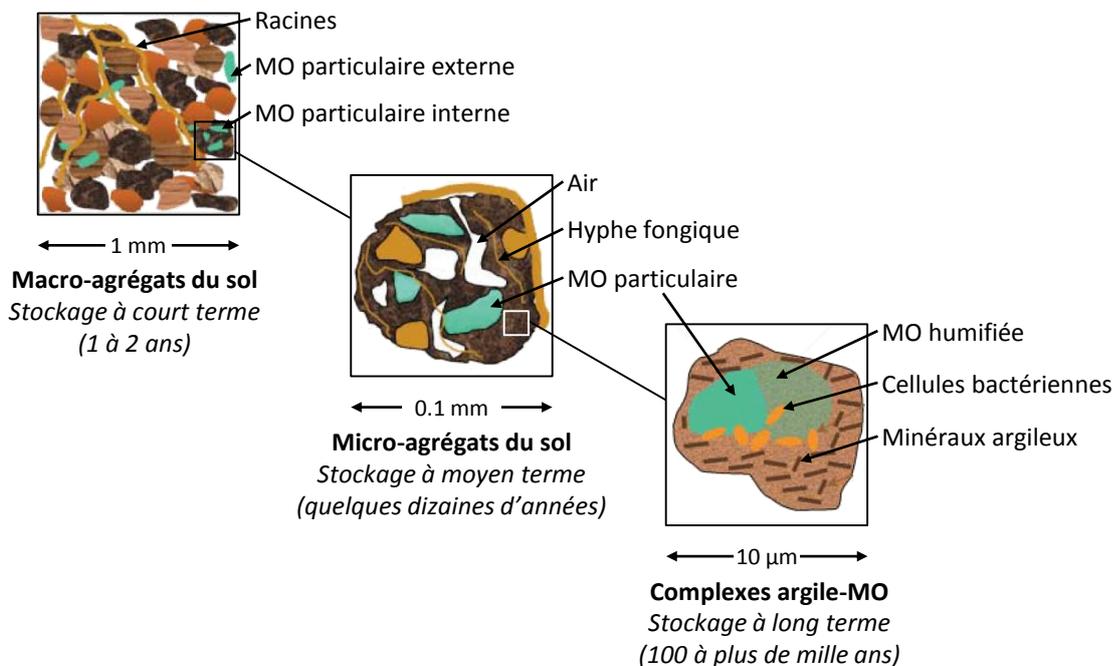
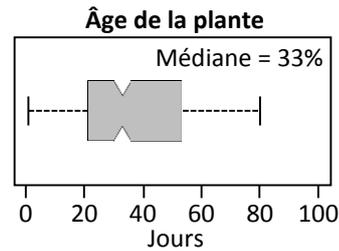
corticales et cellules épidermiques (Nguyen, 2003). La rhizodéposition constitue une perte de C pour la plante mais stimule l'activité biologique dans le sol qui, *via* la minéralisation de la MO, améliore la disponibilité des nutriments pour la plante (Bais *et al.*, 2006). Certains auteurs considèrent en plus deux autres composantes à la rhizodéposition, à savoir l'émission de composés gazeux et le transfert direct de C vers les symbiotes (Figure II.18 ; Jones *et al.*, 2009). Les flux de C souterrains sont particulièrement difficiles à estimer. Néanmoins, l'utilisation d'isotopes du C a permis de montrer que le flux de rhizodéposition représente entre 30 et 57 % du C consacré à la production racinaire nette selon les espèces (Balesdent *et al.*, 2011). Pour les espèces prairiales, cette exportation correspond à environ 1,5 t C ha<sup>-1</sup> pendant la période de végétation (Kuzyakov & Domanski, 2000). La répartition du C alloué aux parties souterraines est la suivante : environ 50 % sont retrouvés dans la biomasse racinaire (19 % de la fixation nette de C), 33 % retournent dans l'atmosphère en raison de la respiration de la rhizosphère (12 % de la fixation nette de C), 12 % sont retrouvés sous la forme de résidus dans le sol (5 % de la fixation nette de C) et une petite partie est perdue par lessivage ou ruissellement (Ruf *et al.*, 2006).

L'abondance et la nature des rhizodépôts varient en fonction des espèces, de leur stade de développement, ainsi que des conditions environnementales (Balesdent *et al.*, 2011). Par exemple, la rhizodéposition diminue avec l'âge des plantes et évolue inversement au niveau de fertilisation azotée (Kuzyakov & Domanski, 2000). En effet, elle pourrait varier en fonction des besoins de la plante en nutriments.

La rhizodéposition du C due à la sénescence des tissus racinaires, en particulier de l'épiderme, constitue la première source d'entrée de C par rhizodéposition. L'exsudation constitue la seconde voie de libération du C par les racines, alors que les deux autres voies, sécrétion de mucilage et desquamation, ne représentent qu'une très faible proportion du C rhizodéposé (Grayston *et al.*, 1996 ; Kuzyakov & Domanski, 2000 ; Nguyen, 2003). L'exsudation concerne des composés solubles de petite taille pouvant servir de substrats carbonés et ayant un rôle trophique ou signalétique pour les micro-organismes du sol (Figure II.19 ; Bais *et al.*, 2006). Les interactions rhizosphériques régularisées par les exsudats racinaires sont classées en deux catégories, les interactions positives et négatives. Les interactions positives impliquent des interactions avec les bactéries rhizosphériques bénéfiques à la croissance des plantes ou avec les champignons mycorhiziens. Les interactions positives comprennent également des stimulateurs de croissance qui favorisent la croissance d'autres plantes, ainsi que la signalisation entre espèces grâce aux invertébrés rhizosphériques. Les interactions négatives impliquent la sécrétion d'antimicrobiens, de phytotoxines



**Figure II.20.** Répartition du traceur  $^{14}\text{C}$  photoassimilé par la plante après exposition pulsée ou en continu des parties aériennes à une atmosphère enrichie au  $^{14}\text{CO}_2$ . Pour chaque compartiment, les boîtes à moustache montrent la distribution de 271 coefficients de répartition. Ils sont issus de 271 jeux de données rassemblant au total 20 espèces. La durée du marquage est comprise entre 20 min et 720 h et la période entre la fin du marquage et l'échantillonnage est de 30 min à 504 h. Les données proviennent d'une revue de la littérature de Nguyen (2003) mise à jour en 2007 par Jones *et al.* (2009) (d'après Balesdent *et al.*, 2011).



**Figure II.21.** Organisation des agrégats montrant la localisation de la matière organique (MO) dans la matrice du sol et temps de renouvellement (d'après Jones & Donnelly, 2004).

et de composés nématocides et insecticides. La composition des communautés microbiennes de la rhizosphère est ainsi fortement dépendante de la qualité des exsudats (Bais *et al.*, 2006).

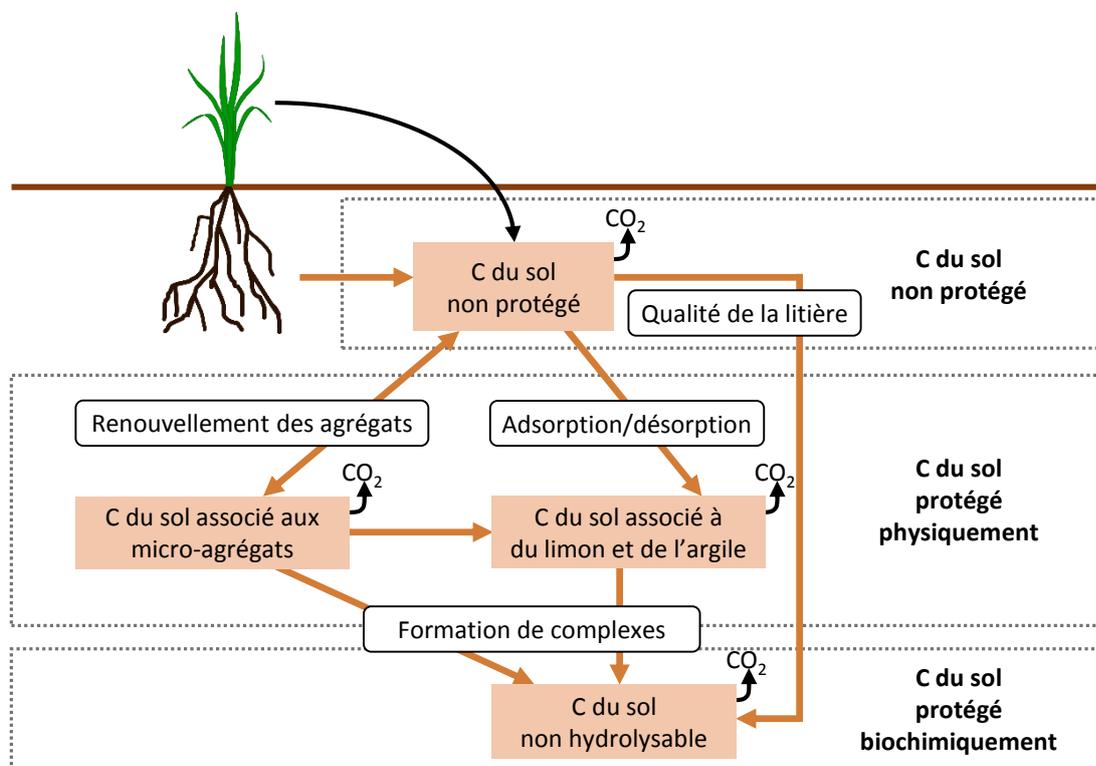
### II.3.3. Flux de C dans le sol

L'utilisation d'isotopes du C, le  $^{13}\text{C}$  et le  $^{14}\text{C}$ , et les études de modélisation ont permis de montrer que l'essentiel du C libéré par les plantes est utilisé pour la respiration microbienne mais qu'environ 5 % de la fixation nette du  $\text{CO}_2$  est incorporé et stocké à plus ou moins long terme dans les agrégats du sol (Figure II.20 ; Balesdent *et al.*, 2011).

Les tissus végétaux sont fragmentés par les détritivores puis progressivement dégradés et consommés essentiellement par les micro-organismes décomposeurs hétérotrophes du sol, en majorité des bactéries et champignons. Les premiers stades de décomposition sont donc des dépolymérisations successives (hémicellulose, cellulose puis lignine), réalisées par des enzymes spécifiques émises dans le milieu par les bactéries et les hyphes des champignons qui absorbent ensuite les monomères (Berg & McLaugherty, 2008).

Les résidus végétaux sont incorporés en plusieurs étapes dans des agrégats du sol (Oades, 1984). De manière générale, l'incorporation débute par l'action des vers de terre (*Lumbricidae*) qui consomment les débris végétaux et contribuent ainsi fortement à la constitution et la stabilisation de ces agrégats (Marinissen, 1994). Un certain nombre de pools de MO a été défini selon la stabilité, le taux de décomposition ou le taux de renouvellement de la MO (Six *et al.*, 2002 ; Jones & Donnelly, 2004 ; Stockmann *et al.*, 2013). Dans leur revue, Jones & Donnelly (2004) mettent ainsi trois pools en évidence (Figure II.21) : (i) la MO particulaire libre qui constitue la MO la plus active a un temps de résidence court (1 à 2 ans, macro-agrégats) et qui représente seulement 3 à 5 % de la MO totale, (ii) les petits fragments protégés au sein des micro-agrégats qui ont un temps de résidence plus long (quelques dizaines d'années) mais se décomposent facilement lors de perturbations et enfin (iii) la MO humifiée, physiquement et biochimiquement protégés, qui est liée à des particules d'argile et peut persister plus de 1000 ans. Ces acides humiques résultent d'une condensation oxydative par l'activité microbienne des lignines, de composés polyphénoliques et d'autres molécules de plus petite taille (Vitousek *et al.*, 2002 ; Yadav & Malanson, 2007).

Six *et al.* (2002), quant à eux, distinguent quatre pools mesurables (Figure II.22) : (i) un pool de C non protégé contre la décomposition, (ii) un pool de C protégé par du limon et de l'argile, (iii) un pool de C protégé par les micro-



**Figure II.22.** Schéma conceptuel de la dynamique de la matière organique du sol basé sur quatre pools de matière organique (d'après Jones & Donnelly, 2004).

**Tableau II.7.** Exemples d'études évaluant le stockage net de C dans les sols sur des sites de prairies européennes après un changement de gestion des prairies, tirés de l'analyse bibliographique de Soussana *et al.* (2010). Un bilan positif (exprimé en g C m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>) indique une accumulation nette de C dans les écosystèmes prairiaux.

Type et gestion de la prairie	Lieu	Méthode	Bilan	Référence
Prairie semée sur un sol minéral	France	Variation du stock de C dans le sol (fractions de la matière organique >50μ)	60 à 80	Loiseau & Soussana (1999)
Réduction de l'apport en fertilisant azoté dans une prairie intensive	France		30	Soussana <i>et al.</i> (2004)
Introduction de Fabacées	France		30 à 50	Soussana <i>et al.</i> (2004)
Intensification de prairie permanente	France		20	Soussana <i>et al.</i> (2004)
Intensification de prairies pauvres en nutriments sur des sols organiques	France	Variation du stock de C dans le sol, couche 0-30 cm	-100	Soussana <i>et al.</i> (2004)
Conversion de prairie permanente à prairie temporaire de courte durée	France		-20	Soussana <i>et al.</i> (2004)
Allongement de la durée de prairies	France		20 à 50	Soussana <i>et al.</i> (2004)
Conversion de prairie intensive à permanente	France		30 à 40	Soussana <i>et al.</i> (2004)

agrégats et (iv) un pool de C protégé du point de vue biochimique. Le pool de MO non protégée peut être séparé du reste du sol selon (i) la densité, il correspond alors à la fraction légère ou (ii) selon la taille, il correspond alors à la fraction particulaire (en anglais, particulate organic matter, POM). Cette fraction de MO non protégée contient des résidus végétaux et microbiens et est labile. Trois principaux mécanismes permettent de protéger la MO : (i) la formation de liaisons chimiques entre les particules du sol (particules d'argile et de limon) et la MO, (ii) la création de complexes chimiques entre les substrats tels que les polyphénols ou les lignines et les particules du sol et (iii) la formation d'agrégats qui constituent une barrière physique entre les bactéries et les enzymes, et leurs substrats (Jones & Donnelly, 2004). En effet, la MO peut être protégée de la décomposition lorsqu'elle est placée dans les pores, trop petits pour être accessibles à des bactéries ou des champignons, ou lorsqu'elle est placée à l'intérieur de gros agrégats qui deviennent partiellement anaérobiques en raison de la diffusion lente d'O<sub>2</sub> à travers les petits pores intra-agrégats (Marinissen & Hillenaar, 1997).

La MO labile du sol est la plus sensible aux changements de conditions environnementales et de gestion (labour, fertilisation, etc.) (Lee *et al.*, 2009 ; Strosser, 2010). Cette MO labile est reconnue comme un bon indicateur de la qualité du sol et de sa santé environnementale (Ghani *et al.*, 2003 ; Haynes, 2005). Afin de déterminer ou d'évaluer la fraction labile du sol, une large gamme de méthodes analytiques basées sur des principes physiques, chimiques et biochimiques est utilisée (Strosser, 2010). Le C soluble du sol extrait à l'eau chaude (en anglais hot-water extractable C, HWC) est l'une des fractions obtenues par une méthode physique visant à estimer l'apport de C organique facilement décomposable dans le sol (Körschens *et al.*, 1998 ; Ghani *et al.*, 2003). Cette fraction est constituée de la biomasse microbienne du sol ainsi que des exsudats et lysats racinaires (Leinweber *et al.*, 1995).

#### II.3.4. L'impact de la gestion des prairies sur les stocks et le stockage de C

Les pratiques de gestion impactent fortement les flux de C et ont une large gamme d'effets sur les processus déterminant le sens et la vitesse des changements de la teneur en C organique dans le sol (Tableau II.7 ; Post & Kwon, 2000 ; Conant *et al.*, 2001 ; Soussana *et al.*, 2004, 2007a, 2010 ; Soussana & Lemaire, 2014).

#### II.3.4.a. *Le labour*

Le labour présente un fort impact négatif sur les stocks de C dans le sol (Balesdent *et al.*, 2000 ; Liu *et al.*, 2006 ; Powlson *et al.*, 2011a ; Post *et al.*, 2012). En effet, il accélère la décomposition de la MO particulaire en fragmentant les micro-agrégats et augmente ainsi l'activité microbienne et par conséquent la respiration microbienne (Balesdent *et al.*, 2000 ; DeGryze *et al.*, 2004). Les prairies temporaires, résultant d'un renouvellement périodique associé à un labour, ont donc un potentiel de stockage de C dans le sol inférieur à celui de prairies permanentes (Soussana *et al.*, 2004 ; Linsler *et al.*, 2013). La conversion de terres labourées en prairies permanentes favorise ainsi le stockage de C dans le sol (Post & Kwon, 2000 ; Conant *et al.*, 2001).

#### II.3.4.b. *La fertilisation*

La fertilisation stimule la production nette de l'écosystème et donc non seulement les entrées de C mais aussi la décomposition de la MO, c'est-à-dire les sorties de C. Les études déterminant l'impact de la fertilisation azotée sur le stockage de C dans le sol relèvent en grande partie un résultat positif (Ammann *et al.*, 2007 ; Soussana *et al.*, 2007a ; Leifeld *et al.*, 2011 ; Fornara & Tilman, 2012), tandis que peu obtiennent un effet négatif (De Deyn *et al.*, 2011) ou aucun effet (Lu *et al.*, 2011). L'impact positif de la fertilisation sur la séquestration du C résulte donc d'une plus forte augmentation de la production nette de l'écosystème que de l'augmentation de la décomposition (Conant *et al.*, 2001). En modélisant le cycle du C dans les prairies tempérées, Soussana *et al.* (2004) ont montré que la fertilisation azotée est favorable au stockage du C organique lorsqu'elle est modérée mais défavorable lorsque son utilisation est intensive. En effet, un apport modéré de fertilisants augmente davantage l'entrée de C dans le sol qu'il n'augmente la minéralisation dans le sol. En revanche, un apport élevé stimule la minéralisation et la décomposition de la MO du sol, mécanisme connu sous le nom de « priming effect » (Fontaine *et al.*, 2003), et induit par conséquent une baisse des stocks de C dans le sol. Dans les sols organiques, en raison de la grande quantité de MO disponible pour la décomposition, la fertilisation azotée peut engendrer des pertes de C importantes (Soussana *et al.*, 2007a). Par ailleurs, l'apport d'azote stimule les émissions de N<sub>2</sub>O, ce qui en termes de bilan de GES annule les bénéfices que pourrait apporter la séquestration de C (Conant *et al.*, 2001).

En outre, le chaulage favorise la séquestration du C dans les sols prairiaux en favorisant l'incorporation de C dans la MO peu mobilisable du sol (Fornara *et al.*, 2011). À l'inverse, une fertilisation multi-nutriments (azote, phosphore, potassium, magnésium) semble limiter le stockage du C dans le sol comparé à une

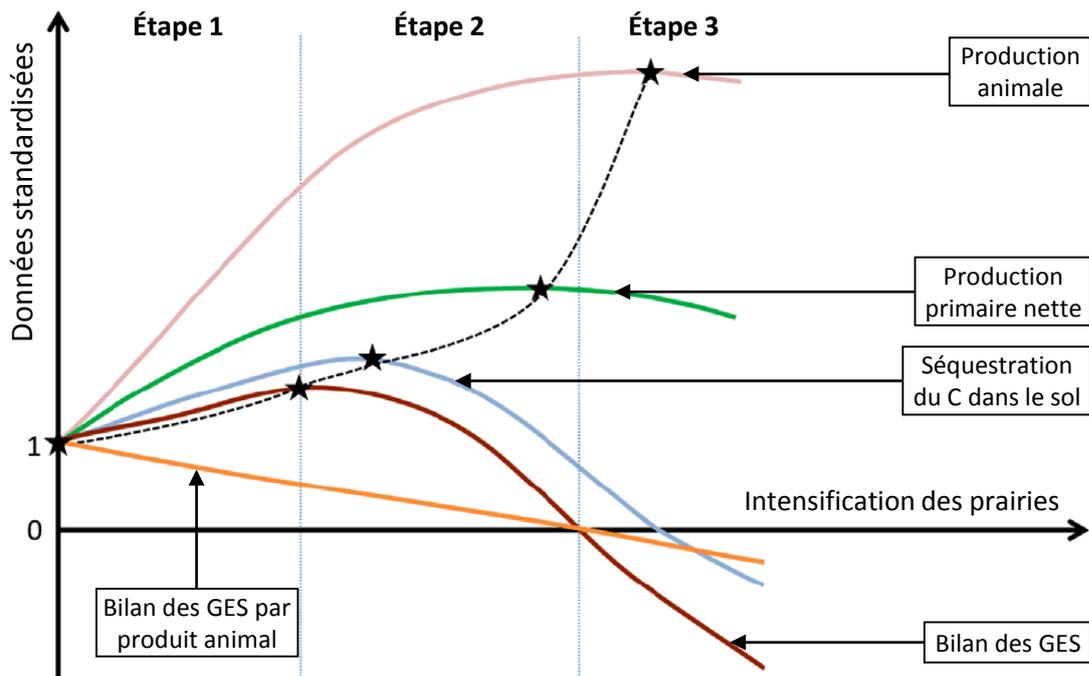
fertilisation uniquement azotée qui favorise la dégradation de la MO du sol (Fornara *et al.*, 2013).

#### *II.3.4.c. La fauche et le pâturage*

L'effet global du pâturage et de la coupe sur le stockage de C varie en fonction de l'intensité de l'exploitation. En cas de pâturage modéré, l'augmentation de l'allocation de C vers les parties souterraines, et l'altération du ratio carbone:azote des racines induite par la défoliation, sont associées à des effets positifs sur le C organique du sol (Bardgett *et al.*, 1998 ; Reeder & Schuman, 2002). À l'inverse, une défoliation intensive diminue le stock de C du sol. Cette diminution est la conséquence de la réduction de la fixation du CO<sub>2</sub> suite à la perte de tissus photosynthétiques et de la réduction des apports de C souterrains liée à une production de racines plus faible (Gao *et al.*, 2007 ; Klumpp *et al.*, 2009). Soussana *et al.* (2007a) ont évalué le stockage net de C dans les prairies européennes. Ils ont montré que ce stockage tend à augmenter lorsque la quantité de C exporté par la coupe et le pâturage est réduite. Une expérience menée en mésocosmes par Klumpp *et al.* (2009) a montré que le passage d'un régime de perturbation (pâturage ou coupe) peu fréquent à une haute fréquence de perturbation conduit à une réduction de la biomasse racinaire, une plus faible présence des champignons dans le sol, ainsi qu'une augmentation de bactéries Gram-positif qui induisent la décomposition du C organique particulaire âgé (> 6 mois). Cette décomposition libère l'azote disponible pour les végétaux et stimule la décomposition microbienne, réduisant ainsi le stock de C organique du sol (Klumpp *et al.*, 2009). Des changements dans le régime de perturbation auraient ainsi un potentiel important d'augmentation de la séquestration du C dans les systèmes de prairies tempérées (Soussana *et al.*, 2004).

Par une méta-analyse multifactorielle, McSherry & Ritchie (2013) montrent cependant que les effets du pâturage sur le stock de C organique du sol sont très spécifiques au contexte. En effet, dans leur modèle les six variables prises en compte, à savoir la texture du sol, les précipitations, le type d'espèces (à métabolisme en C3 et/ou C4), l'intensité de pâturage ainsi que la durée de l'étude et la profondeur de sol étudiée, expliquent 85 % de la variation des effets du pâturage sur le stock de C organique.

Le pâturage, qui stimule la production primaire, augmente l'accumulation de C comparativement à la fauche (Soussana *et al.*, 2004). Les fèces issus du pâturage apportent en effet de la MO à la communauté microbienne du sol (Garcia *et al.*, 2011). De plus, les systèmes d'élevage génèrent de grandes quantités de fumier riche en C qui, lorsqu'elles sont épandues sur les prairies, maintiennent ou augmentent le stock de C dans le sol. Les animaux qui pâturent émettent



**Figure II.23.** Effet de l'intensification de prairies par pâturage et coupe et par la fertilisation azotée sur la production animale, la production primaire nette, la séquestration du C et le bilan de GES par unité de surface et par unité de production animale. Les réponses sont normalisées à 1 pour un système pastoral contrôlé non intensifié avant la modernisation de l'agriculture animale. L'intensification des prairies combine l'apport de fertilisation minérale azotée et l'augmentation de la densité d'élevage des animaux suite à un changement de gestion radical. Les étoiles reliées en pointillés sont la valeur maximale pour chaque variable (d'après Soussana & Lemaire, 2014).

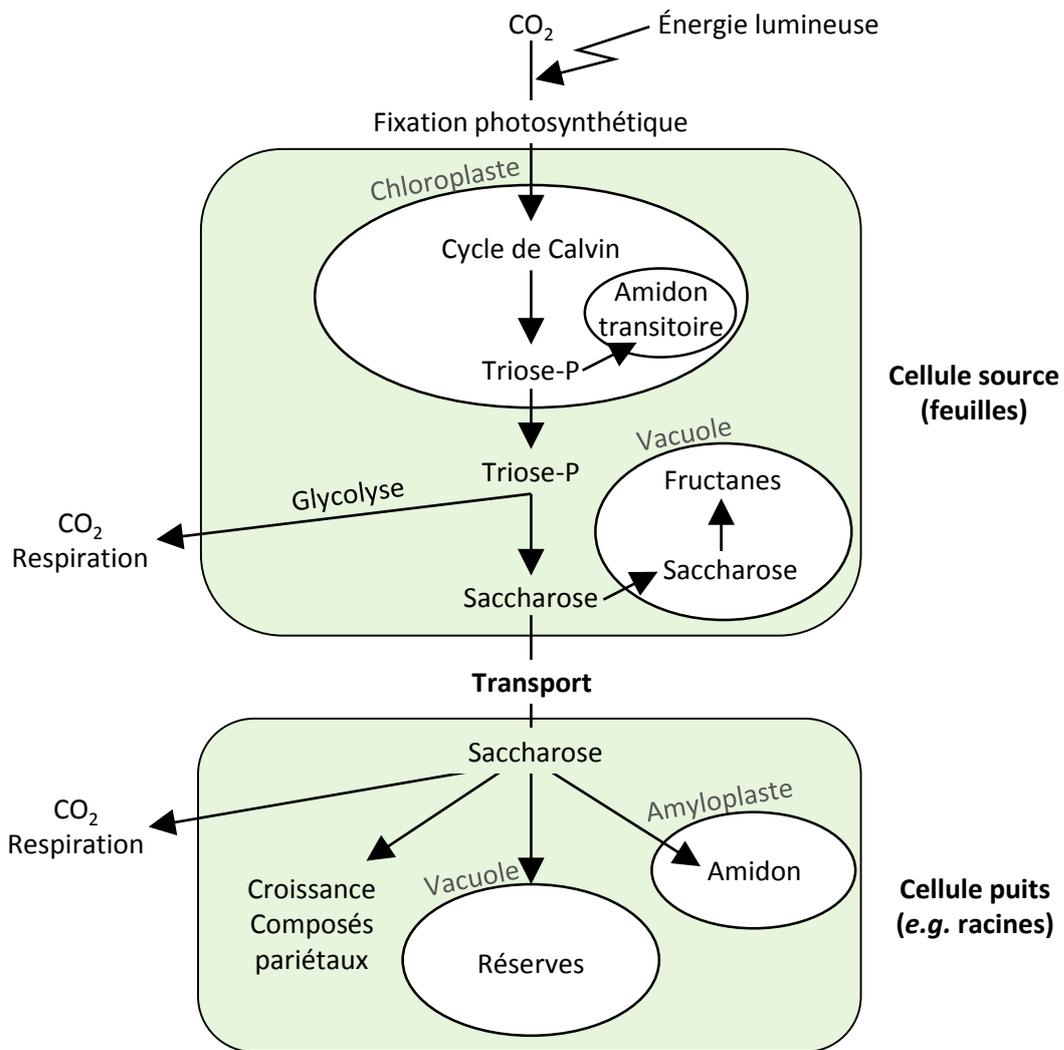
également du méthane (CH<sub>4</sub>) qui doit être pris en compte dans les bilans de GES. Un bilan, réalisé par (Soussana *et al.*, 2007a) pour neuf prairies contrastées en Europe, montre que les émissions de N<sub>2</sub>O et de CH<sub>4</sub> annulent 19 % de l'activité puits de CO<sub>2</sub> de l'écosystème. Pour des faibles chargements, le puits de CO<sub>2</sub> serait plus grand et les sources de CH<sub>4</sub> issues du bétail plus petites (Soussana *et al.*, 2004).

#### II.3.4.d. La diversité floristique

Des expériences manipulant la biodiversité des prairies ont montré que l'accroissement de la diversité des espèces végétales favorise l'accumulation de C dans le sol (Tilman *et al.*, 2006 ; Fornara & Tilman, 2008 ; Steinbeiss *et al.*, 2008 ; De Deyn *et al.*, 2011 ; Cong *et al.*, 2014). Cet effet est lié à une meilleure production végétale correspondant à un « overyielding » (Hector *et al.*, 2002), c'est-à-dire à des performances (production de biomasse) d'un mélange plurispécifique supérieures à la moyenne des performances des espèces cultivées seules. Il s'explique d'une part par la complémentarité des niches fonctionnelles qui réduit la compétition et d'autre part par des mécanismes de facilitation (Fornara & Tilman, 2008). De Deyn *et al.* (2009) expliquent cet accroissement de la séquestration avec la diversité par un « sampling effect », à savoir qu'une plus forte diversité augmente les chances d'accueillir des espèces fixatrices d'azote. La présence de légumineuses fixatrices d'azote, permettant une entrée d'azote dans le milieu, contribuerait davantage à l'augmentation de la séquestration du C dans le sol que l'augmentation du nombre d'espèces *per se*.

#### II.3.4.e. L'impact global de la gestion

Conant *et al.* (2001) ont synthétisé les résultats de 115 études mesurant la séquestration de C après modification des pratiques de gestion. Dans 74 % des études, l'amélioration de la gestion visant à augmenter la production a permis une augmentation du stock de C dans le sol (principalement l'amélioration de la fertilisation, l'amélioration de la gestion du pâturage, la conversion de cultures et de végétations naturelles en prairies pâturées et le semis de légumineuses). En se basant sur un modèle d'écosystème prairial (PaSim ; Soussana *et al.*, 2004 ; Vuichard *et al.*, 2007), Soussana & Lemaire (2014) ont évalué l'effet de l'intensification de prairies par pâturage et coupe et par la fertilisation azotée sur la production animale, la production primaire nette, la séquestration du C ainsi que le bilan de GES par unité de surface et par unité de production animale (Figure II.23). Ils montrent qu'un plus faible degré d'intensification est nécessaire afin d'atteindre une séquestration de C maximale que pour obtenir une production animale maximale. Une intensification encore plus faible optimise le bilan de GES. Par ailleurs, le bilan de GES exprimé par unité de production



**Figure II.24.** Représentation schématique de la répartition du C issu de la fixation photosynthétique d'une plante et concepts de source et de puits (d'après Bazot, 2005).

animale se détériore parallèlement à l'intensification. Pendant la première étape d'intensification (Figure II.23, étape 1), les gains de production sont associés à une augmentation transitoire des stocks de C organique du sol et à la suppression d'équivalents CO<sub>2</sub> de l'atmosphère. Cependant, une poursuite de l'intensification (Figure II.23, étape 2) conduit à une baisse des stocks de C organique du sol ainsi qu'à une détérioration rapide du bilan de GES. La troisième étape d'intensification (Figure II.23, étape 3) débute lorsque la production diminue, les émissions de N<sub>2</sub>O et CH<sub>4</sub> dominent alors le bilan GES des pâturages et le C organique du sol est relargué.

### III. Le C de la plante à la communauté

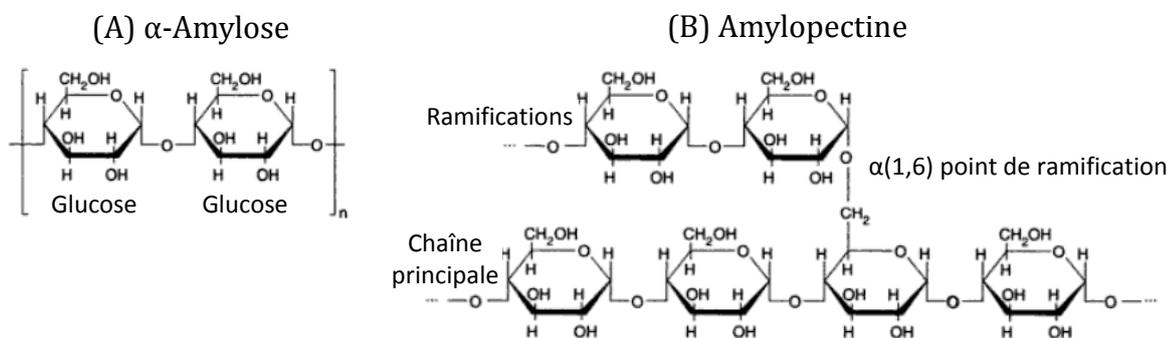
#### III.1. Le métabolisme glucidique chez les espèces prairiales

##### III.1.1. Relations source-puits et mise en réserve du C

Dans les tissus photosynthétiques, le CO<sub>2</sub> fixé est converti *via* le cycle de Calvin en trioses-phosphate qui sont alloués (i) à la synthèse d'amidon transitoire, (ii) à la glycolyse et à la respiration mitochondriale et (iii) à la synthèse de saccharose (Figure II.24). Ce saccharose peut être stocké transitoirement dans la vacuole où il est utilisé pour la synthèse de fructanes, chez les espèces accumulatrices de ces polymères du fructose (Hendry, 1993). Une grande partie du saccharose, qui est la forme principale de transport du C chez la plupart des végétaux, est exportée vers les tissus non photosynthétiques par le phloème.

Les transferts de C dans la plante et donc la répartition des assimilats carbonés dépendent des relations source-puits (Figure II.24). Les tissus sources de C sont définis comme des exportateurs nets de C, alors que les tissus puits, photosynthétiquement peu ou non actifs, sont définis comme des importateurs nets de C (Wardlaw, 1990). Dans les tissus puits, le C est soit utilisé pour le maintien du fonctionnement cellulaire et la croissance, soit mis en réserve. Les formes biochimiques de mise en réserve carbonées varient en fonction des espèces mais sont essentiellement l'amidon (polymères de glucose) et les fructanes (polymères de fructose).

Chez les espèces prairiales, les tissus sources sont principalement les limbes foliaires tandis que les tissus puits sont essentiellement la base des jeunes feuilles, les racines, les organes ou tissus de réserve (gainés foliaires, stolons, rhizomes) et les organes reproducteurs.



**Figure II.25.** Structure des deux formes d'amidon, (A) l'amylose et (B) l'amylopectine. L'amylose est une longue chaîne de résidus glucose reliés par des liaisons  $\alpha(1,4)$ . L'amylopectine est un polymère ramifié comprenant des résidus glucose liés en  $\alpha(1,4)$  et des liaisons  $\alpha(1,6)$  en certains points de branchement (d'après Hopkins, 2003).

**Tableau II.8.** Distribution des fructanes chez les Angiospermes (d'après Hendry, 1993).

Classe	Famille	Estimation du nombre d'espèces
Eudicotylédones	Astéracées	25000
	Campanulacées	2250
	Dipsacacées	60
	Polémoniacées	2340
	Éricacées	150
Monocotylédones	Poacées	8000
	Liliacées	7200
Nombre total d'espèces		45000

### III.1.1.a. La mise en réserve du C sous forme d'amidon

La plupart des espèces stocke le C principalement sous forme d'amidon. Synthétisé dans les chloroplastes ou les amyloplastes, l'amidon est accumulé sous forme de grains insolubles constitués d'un mélange d'amylose et d'amylopectine (Figure II.25). Ce sont des polymères de résidus D-glucopyranoses liés principalement par des liaisons glucosidiques en  $\alpha(1-4)$  ( $\alpha(1-4)$  glucanes). L'amylose, le constituant le moins abondant, est un polymère peu ramifié d'environ 100 à 1000 résidus. L'amylopectine est un polymère qui peut renfermer plusieurs milliers de résidus et qui contient de nombreux branchements par des liens glucosidiques  $\alpha(1-6)$  aux chaînes linéaires (Buléon *et al.*, 1998). Ces ramifications interviennent en moyenne tous les 20 à 25 résidus et contiennent environ 15 à 30 résidus liés en  $\alpha(1-4)$ .

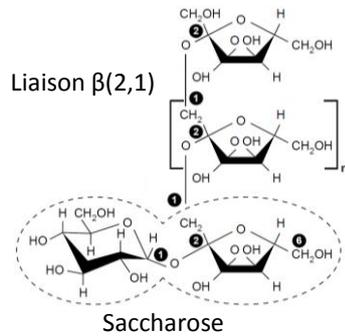
Chez les espèces prairiales accumulatrices d'amidon, telles que les Fabacées (trèfles, luzerne, lotier) (Baur-Höch *et al.*, 1990 ; Boyce *et al.*, 1992) et les renoncules (Brocklebank & Hendry, 1989), les réserves s'accumulent dans les tiges, les stolons, les rhizomes ou les racines.

### III.1.1.b. La mise en réserve du C sous forme de fructanes

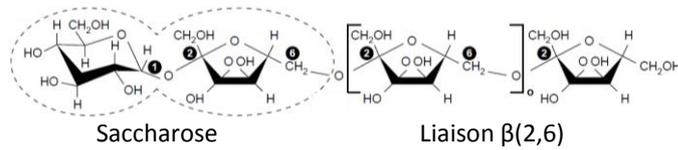
Environ 15 % des Angiospermes, soit environ 45 000 espèces, accumulent leurs réserves glucidiques principalement sous forme de fructanes (Tableau II.8 ; Hendry, 1993). Les fructanes sont ainsi présents chez 5 familles d'Eudicotylédones représentant environ 30000 espèces dont 25000 sont des Astéracées. Chez les monocotylédones, les fructanes sont présents dans environ 15000 espèces qui appartiennent à deux grandes familles : les Liliacées et les Poacées (Hendry, 1993). Ces espèces synthétisent également de l'amidon, en particulier dans les tissus photosynthétiques, pour le stockage à court terme du C issu de l'assimilation photosynthétique récente, mais leur stockage de C se fait majoritairement sous forme de fructanes. Ainsi, dans les parties aériennes de Poacées prairiales des régions tempérées cultivées à 10°C jour/ 5°C nuit, les fructanes représentent la forme majoritaire de stockage alors que l'amidon est minoritaire (Chatterton *et al.*, 1989).

Synthétisés dans la vacuole, les fructanes sont des polymères solubles de résidus D-fructofuranoses liés au résidu fructose ou au résidu glucose d'une molécule de saccharose. Leur degré de polymérisation (DP) est très variable. Ainsi, chez les végétaux supérieurs, le DP varie généralement de DP 3 à ~50 et atteint exceptionnellement ~200 (Itaya *et al.*, 1997). Les fructanes présentent une grande diversité de structure. Il en existe quatre grands types (Ritsema & Smeekens, 2003) : inuline, lévane, néosérie (néosérie inuline et néosérie lévane) et graminanes (Figure II.26). Dans les fructanes de type inuline, les liaisons entre

(A) Fructanes de type inuline

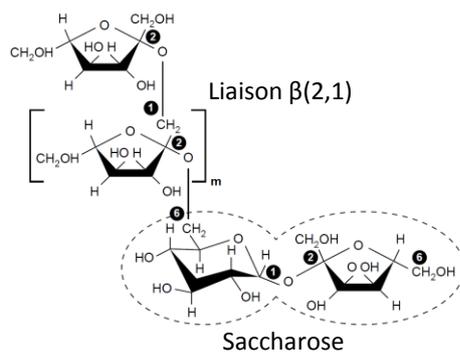


(B) Fructanes de type lévane

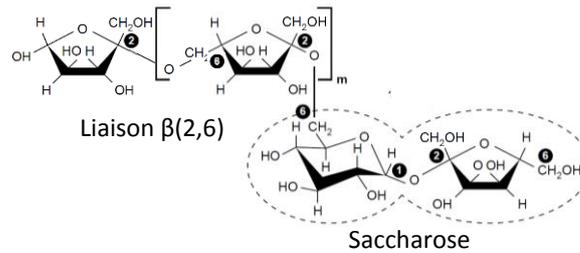


(C) Fructanes de type néosérie

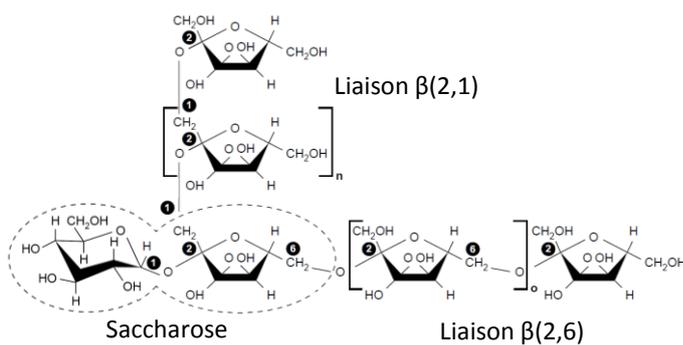
Néoséries inuline



Néoséries lévane



(D) Fructanes de type graminane



**Figure II.26.** Structure des quatre types de fructanes, (A) inuline, (B) lévane, (C) néosérie, (D) graminane. La molécule de saccharose est entourée de pointillés (d'après Ritsema & Smeekens, 2003).

les différents résidus sont de type  $\beta(2-1)$  à partir du résidu fructosyl du saccharose. Dans les fructanes de type lévane, les résidus fructosyl sont liés en  $\beta(2-6)$ , également à partir du résidu fructosyl du saccharose. Dans le type néosérie, les résidus fructosyl sont liés au résidu glucosyl du saccharose en  $\beta(2-6)$ . Dans le type graminane, deux chaînes sont greffées sur le résidu fructosyl du saccharose, l'une étant en  $\beta(2-1)$  et l'autre en  $\beta(2-6)$  (Figure II.26). Selon les espèces, les fructanes accumulés peuvent appartenir à un seul ou à plusieurs de ces quatre types. Les Astéracées accumulent uniquement des fructanes de type inuline, alors que les Liliacées accumulent principalement des fructanes de type néosérie (Ritsema & Smeekens, 2003). Chez les Poacées, certaines espèces telles que la fléole des prés (Suzuki, 1968), le dactyle (Yamamoto & Mino, 1985), la houlque (Bonnett *et al.*, 1997) et le pâturin (Chatterton & Harrison, 1997), accumulent principalement des lévanes. Le blé et l'orge accumulent principalement des graminanes (Yoshida *et al.*, 2007), alors que le ray-grass anglais accumule un mélange d'inuline de faible DP et de fructanes de type néosérie lévane et inuline (Pavis *et al.*, 2001).

Chez les Poacées prairiales, les fructanes s'accumulent principalement à la base des parties aériennes constituées des gaines des feuilles matures et de la base de la feuille en croissance (Pollock & Cairns, 1991 ; Prud'homme *et al.*, 1992). Ils s'accumulent également dans les stolons, les rhizomes et les pseudo-bulbes (« haplocorm ») (Sheard, 1967 ; White, 1973). Les Eudicotylédones prairiales accumulatrices de fructanes sont principalement des Astéracées telles que *Taraxacum officinale* (Van den Ende *et al.*, 2000) et *Cirsium arvense* (Wilson & Michiels, 2003) qui stockent de l'inuline dans les racines.

### III.1.2. Impact de la défoliation sur le métabolisme carboné

Les espèces prairiales sont soumises à des défoliations périodiques liées aux pratiques de fauche ou de pâturage. Ces défoliations conduisent à la suppression totale ou partielle des tissus photosynthétiques et donc des tissus sources. Après défoliation, un ensemble de réponses physiologiques et de caractéristiques morphologiques permettent de maintenir ou de rétablir la croissance des parties aériennes et racinaires (Richards, 1993).

Afin d'assurer la repousse des tissus foliaires, deux sources de C peuvent intervenir. Le C peut provenir de la photosynthèse des tissus sources résiduels (photoassimilats produits après défoliation) ainsi que de la mobilisation des réserves carbonées accumulées avant la défoliation (Johansson, 1993). Ainsi, les tissus puits qui avaient accumulé des réserves carbonées avant la coupe peuvent

devenir source de C si la surface foliaire résiduelle ne permet pas de couvrir la demande en C de la plante.

Chez les Poacées, ce sont principalement les fructanes accumulées à la base des parties aériennes qui sont mobilisés (Davidson & Milthorpe, 1966a ; Prud'homme *et al.*, 1992 ; Morvan-Bertrand *et al.*, 2001) alors que chez les Astéracées ce sont principalement les fructanes accumulés dans le système racinaire (De Roover *et al.*, 1999 ; Portes *et al.*, 2008). Chez les Fabacées, c'est l'amidon stocké dans les stolons et le système racinaire qui est majoritairement mobilisé (Baur-Höch *et al.*, 1990 ; Boyce *et al.*, 1992 ; Gallagher *et al.*, 1997 ; Teixeira *et al.*, 2007).

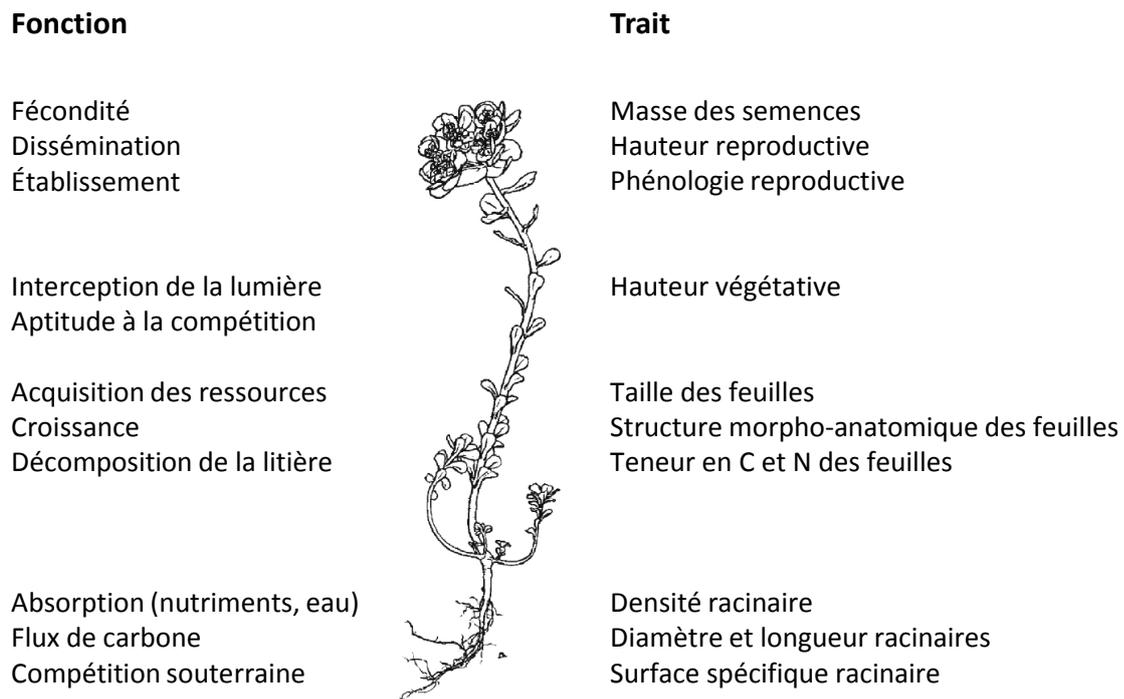
Après cette première période de mobilisation des réserves carbonées, les assimilats récents issus des jeunes feuilles en repousse deviennent quantitativement majoritaires et sont préférentiellement alloués aux méristèmes foliaires (Welker *et al.*, 1985 ; Briske & Richards, 1995 ; De Visser *et al.*, 1997 ; Morvan-Bertrand *et al.*, 1999a ; Schnyder & de Visser, 1999). Les flux de C vers les racines sont ensuite rétablis (Richards, 1993).

Lorsque la défoliation n'élimine pas la totalité des feuilles assimilatrices, une augmentation de l'intensité photosynthétique des surfaces foliaires résiduelles, appelée photosynthèse compensatoire, est observée chez certaines espèces (Detling *et al.*, 1979 ; Atkinson, 1986).

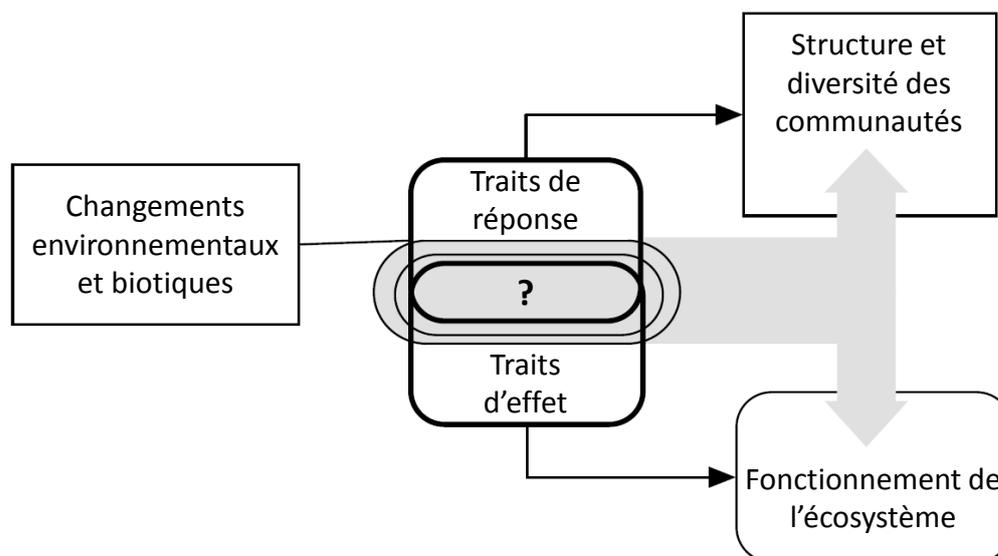
Par ailleurs, la perte des tissus foliaires entraîne une diminution voire un arrêt de la respiration et de la croissance racinaire (Davidson & Milthorpe, 1966a, 1966b ; Jarvis & Macduff, 1989). Ceci entraîne une forte diminution de l'absorption racinaire de nutriments (Davidson & Milthorpe, 1966b ; Louahia *et al.*, 1999) et une mobilisation des réserves azotées (Thornton *et al.*, 1993 ; Avice *et al.*, 1996).

### **III.2. Fonctionnement écologique des communautés prairiales**

Le fonctionnement des écosystèmes est régi par la structure et la composition floristique des communautés végétales, mais plus encore par la composition fonctionnelle. Dans une synthèse bibliographique, Díaz & Cabido (2001) ont en effet mis en évidence le rôle accru sur les processus écosystémiques de la diversité fonctionnelle par rapport à la diversité floristique. Une approche utilisant les traits permet d'affiner la compréhension du fonctionnement des communautés. En particulier, il a été montré que l'identité, l'abondance et la diversité (ou structure fonctionnelle) des traits d'espèces sont les principaux pilotes des processus écosystémiques (Lavorel & Garnier, 2002 ; Díaz *et al.*, 2004 ; de Bello *et al.*, 2010). Afin d'établir des règles générales de



**Figure II.27.** Relations entre fonctions et traits fonctionnels chez les plantes (d'après Garnier & Navas, 2012).



**Figure II.28.** Impacts des changements environnementaux et biotiques sur la structure des communautés et le fonctionnement de l'écosystème (d'après Lavorel & Garnier, 2002).

fonctionnement des communautés, de nombreuses classifications fonctionnelles des plantes ont été proposées sur la base de traits ou combinaisons de traits associés à leur réponse à l'environnement.

### III.2.1. Les traits fonctionnels

Les traits au sens large sont définis comme toutes les caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables au niveau de l'individu, de l'échelle de la cellule à celle de l'organisme (Noble & Slatyer, 1980 ; Violle *et al.*, 2007). Les traits dits « fonctionnels » sont ceux qui ont un effet sur les performances de la plante, à savoir sur sa croissance et sa dispersion ou survie, c'est-à-dire sur la « fitness » (Violle *et al.*, 2007). De nombreuses études ont permis de mettre en évidence le lien entre des traits fonctionnels et des fonctions intrinsèques de la plante (Westoby, 1998 ; Weiher *et al.*, 1999 ; Garnier & Navas, 2012). Par exemple, la hauteur végétative de la plante est un trait utilisé pour décrire la fonction d'interception de la lumière. La teneur en C et N des feuilles en est un autre exemple, elle est utilisée pour décrire la fonction de décomposition de la litière (Figure 27 ; Joffre *et al.*, 1992).

Weiher *et al.* (1999) distinguent deux catégories de traits, les traits dits « hard », difficiles et coûteux à mesurer, et les traits dits « soft », plus aisément mesurables sur le terrain et sur un plus grand nombre d'individus. Par exemple, la photosynthèse peut être étudiée par la mesure d'un trait « hard », la capacité photosynthétique nette, mais est également très bien décrite par un trait « soft », la surface foliaire spécifique (SLA) (Reich *et al.*, 1999).

Les traits fonctionnels des plantes peuvent également être définis en fonction de leur réponse à des facteurs environnementaux (traits de réponse), ou selon l'effet qu'ils produisent sur les propriétés de l'écosystème (traits d'effet) (Figure II.28 ; Lavorel & Garnier, 2002). Certains traits peuvent à la fois répondre à des facteurs environnementaux et affecter les propriétés des écosystèmes. Par exemple, la longueur racinaire répond aux conditions abiotiques générées par un changement de gestion de prairies et permet de prédire le taux d'humidité du sol (Gross *et al.*, 2008).

Afin de standardiser l'acquisition de ces traits, des notices rassemblant des traits communément admis comme étant « fonctionnels », mesurables à l'échelle de la plante et accompagnés de protocoles de mesures standardisés ont ainsi été proposées (Tableau II.9 ; Weiher *et al.*, 1999 ; Cornelissen *et al.*, 2003 ; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Cette standardisation a par exemple permis la mise en place de bases de données de traits telles que la base de données TRY, qui a été créée par un réseau de chercheurs. Celle-ci rassemble un très grand nombre

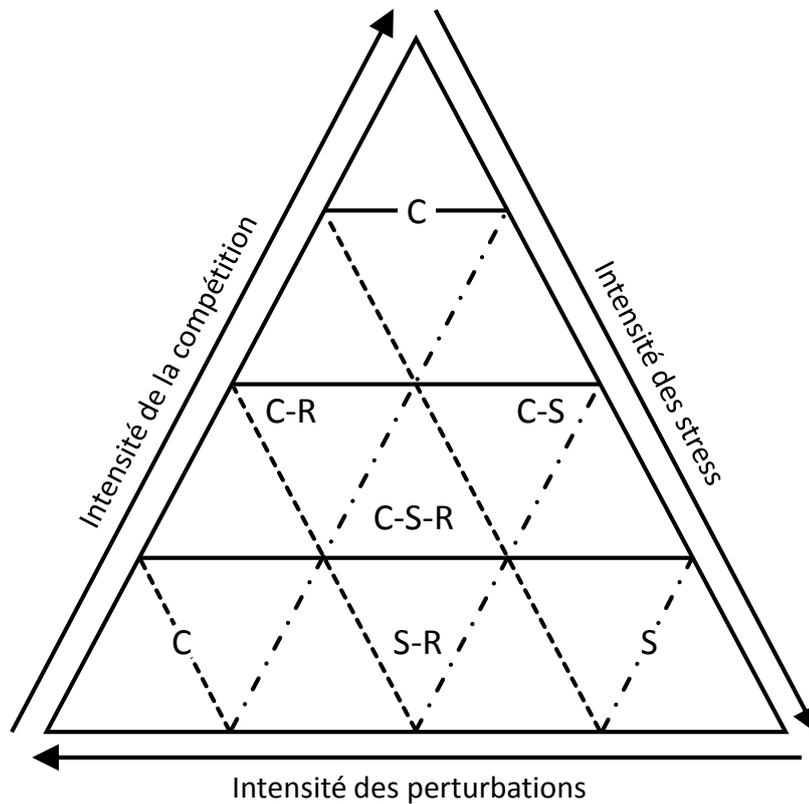
**Tableau II.9.** Mise en relation des traits fonctionnels et des grandes fonctions biologiques chez les plantes (d'après Lambers & Poorter, 1992 ; Cornelissen *et al.*, 2003 ; Maire *et al.*, 2009 ; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). MF, masse fraîche ; MS, masse sèche.

Nom anglais	Nom français	Unité	Fonction étudiée
<b>Traits plante entière</b>			
Plant Height	Hauteur de l'appareil photosynthétique	cm	Aptitude à la compétition pour l'acquisition de lumière
RGR <i>Relative Growth Rate</i>	Taux de croissance relative	mg g <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup>	Vitesse de croissance
NAR <i>Net Assimilation Rate</i>	Taux d'assimilation nette	g plante m <sup>-2</sup> limbe j <sup>-1</sup>	Vitesse de croissance par unité de surface foliaire
S/R <i>Shoot/Root</i>	Rapport entre la masse des parties aériennes et la masse de racines	g g <sup>-1</sup>	Capacité à investir dans l'assimilation photosynthétique ou l'absorption de nutriments
<b>Traits foliaires</b>			
LDMC <i>Leaf Dry Matter Content</i>	Teneur en matière sèche des limbes	g MS g <sup>-1</sup> MF	Qualité des tissus foliaires
TMDI <i>Leaf Tissue Mass Density</i>	Densité des tissus foliaires	g cm <sup>-3</sup>	Qualité des tissus foliaires
LMR <i>Leaf Mass Ratio</i>	Rapport entre la masse sèche des limbes et celle de la plante entière	g limbe g <sup>-1</sup> plante	Aptitude à former des organes photosynthétiques
SLA <i>Specific Leaf Area</i>	Surface foliaire spécifique	cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup>	Photosynthèse
LNC <i>Leaf Nitrogen Content</i>	Teneur en azote des limbes	mg N g <sup>-1</sup> MS	Photosynthèse, qualité du fourrage, indicateur de disponibilité en azote dans le sol
LPC <i>Leaf Phosphorus Content</i>	Teneur en phosphore des limbes	mg P g <sup>-1</sup> MS	Qualité du fourrage, indicateur de disponibilité en phosphore dans le sol
LCC <i>Leaf Carbon Content</i>	Teneur en carbone des limbes	mg C g <sup>-1</sup> MS	Qualité du fourrage
C3, C4, CAM	Métabolisme photosynthétique		Voie d'assimilation du CO <sub>2</sub>
NUE <i>Nitrogen Use Efficiency</i>	Efficacité d'utilisation de l'azote	g MS g <sup>-1</sup> N	Capacité d'utilisation de l'azote
<b>Trait de la tige</b>			
SSD <i>Stem Specific Density</i>	Densité spécifique de la tige	mg mm <sup>-3</sup>	Solidité structurelle, allométrie, défense contre les pathogènes, stockage du carbone
<b>Traits racinaires</b>			
RWR <i>Root Weight Ratio</i>	Rapport entre la masse sèche des racines et celle de la plante entière	g racine g <sup>-1</sup> plante	Capacité de prospection et d'acquisition de l'eau et des nutriments
RL <i>Root Length</i>	Longueur racinaire totale	m	Capacité de prospection et d'acquisition de l'eau et des nutriments
SRL <i>Specific Root Length</i>	Longueur spécifique racinaire	m <sup>-1</sup> g MS	Capacité à former des racines fines
I max N	Influx de l'azote (NO <sub>3</sub> ou NH <sub>4</sub> )	mg g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	Capacité d'absorption de l'azote
<b>Traits des semences</b>			
Seed Weight	Masse des semences par plante	g semences g <sup>-1</sup> plante	Aptitude à la reproduction, stratégie de survie

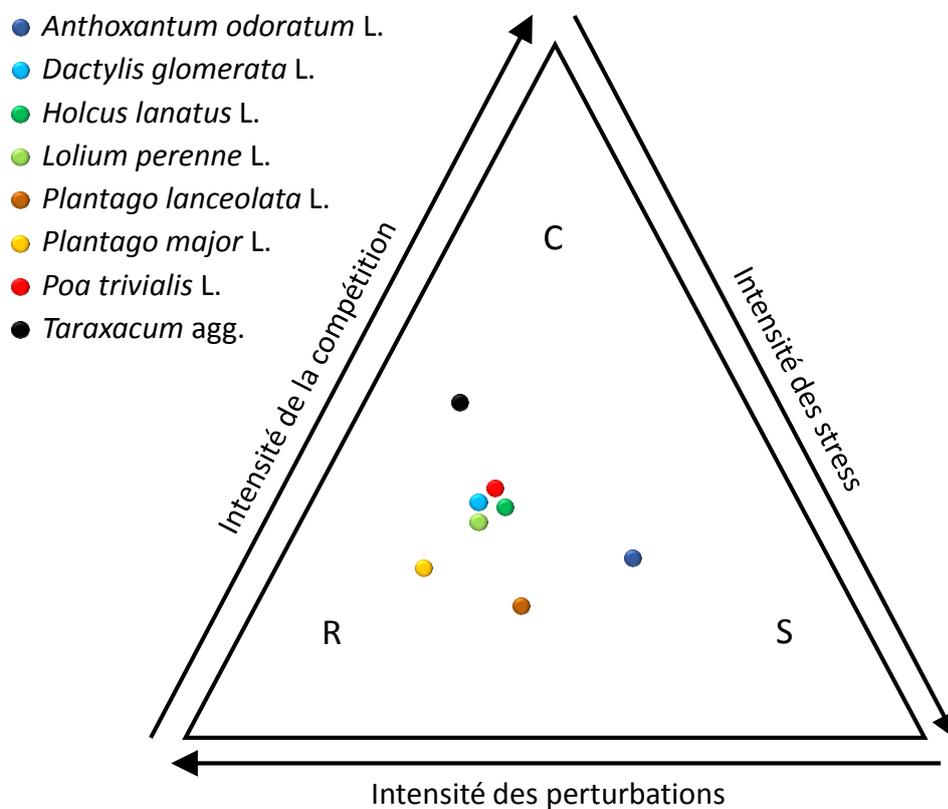
de données de traits qui peuvent être mises à disposition de modélisateurs en écologie fonctionnelle ou en biogéographie (Kattge *et al.*, 2011).

### III.2.2. Les groupes fonctionnels

Il existe de nombreuses manières de classer les végétaux. La « classification artificielle » de Linné (1707-1778) est basée sur des caractères morphologiques faciles à observer. Bernard de Jussieu (1699-1777) puis son neveu (Antoine-Laurent de Jussieu 1748-1836) ont ensuite établi une « classification naturelle » réunissant des groupes d'espèces qui présentent des ressemblances profondes supposées être des indicateurs phylogénétiques. Plus récemment, les outils moléculaires ont permis de réaliser des classifications phylogénétiques moléculaires sur la base de quelques gènes, comme par exemple la petite sous-unité 18 S de l'ARN ribosomique. Ces classifications sont largement utilisées en écologie. Cependant, le besoin d'une classification liée non pas à la ressemblance ni à la phylogénie des espèces, mais à leur fonctionnement, à leur adaptation aux facteurs du milieu et à leurs effets sur l'environnement, a émergé à la fin du XX<sup>ème</sup> siècle. En écologie fonctionnelle, le regroupement des espèces ne se fait alors plus à partir du type de fleur ou de fruit, ni de l'homologie entre séquences d'ADN, mais à partir des traits fonctionnels proches. Il s'agit donc de regrouper les espèces indépendamment de leurs relations phylogénétiques en se basant sur leur similitude de fonction dans l'écosystème et de regrouper les espèces qui peuvent être identifiés par un ou des traits biologiques communs (Gitay & Noble, 1997). Les groupes fonctionnels peuvent être de plusieurs types (Lavorel *et al.*, 1997) : (i) les groupes émergents sont constitués par des espèces réunies par des critères généraux comme la forme de vie ou la morphologie, (ii) les groupes de stratégie regroupent des espèces ayant des stratégies similaires quant à l'utilisation des ressources, (iii) les groupes fonctionnels au sens strict rassemblent des espèces ayant un comportement analogue dans un milieu et dans un contexte écologique donné et (iv) les groupes de réponse qui ont une réponse analogue face aux perturbations. La détermination de groupes fonctionnels quels qu'ils soient se fait à partir d'une sélection a priori de traits, dans le but de répondre à des objectifs précis (Lavorel *et al.*, 1998). Le regroupement des espèces dépend donc du choix des traits, les espèces n'étant pas réunies de la même manière si les traits utilisés se rapportent à la morphologie ou à des critères de régénération comme la dormance des semences ou leur masse. En prairie tempérées, les espèces sont généralement rassemblées en trois groupes de base qui se distinguent par leur morphologie, leur mode de régénération, la réponse à la coupe et l'acquisition de l'azote. Ces trois groupes sont les graminoides (en anglais grasses), les fixatrices d'azote (en anglais fixing



**Figure II.29.** Illustration des différentes stratégies de Grime. C : stratégie compétitrice, S : stratégie de tolérance au stress et R : stratégie rudérale (d'après Grime, 2002).



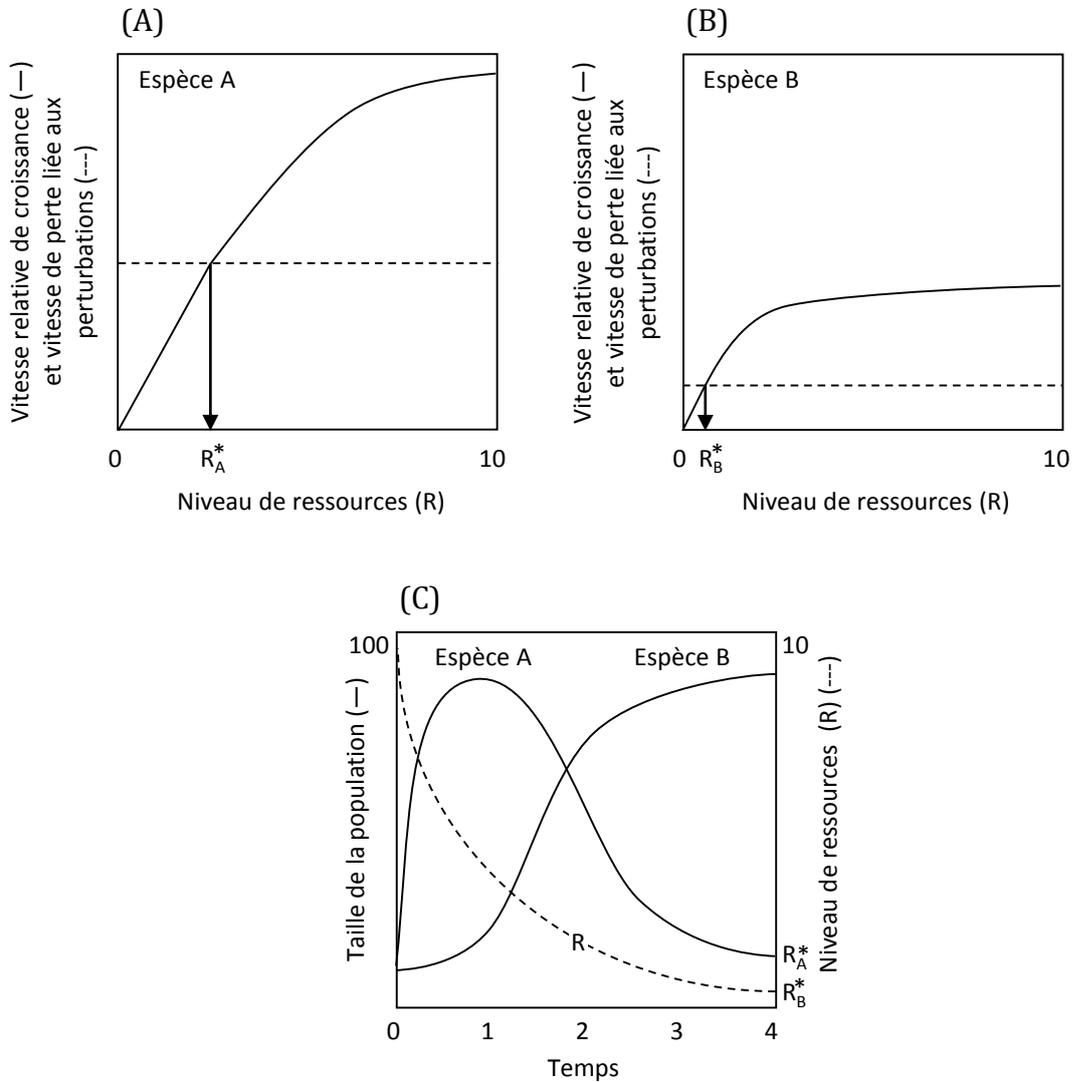
**Figure II.30.** Exemple d'espèces prairiales positionnées dans le triangle de Grime (d'après Grime *et al.*, 1988).

forbs) et les non-graminoïdes non fixatrices d'azote (en anglais forbs). (De Deyn *et al.*, 2009) ont par exemple mis en évidence que ces trois groupes ont des effets différents sur le stockage du C et de l'azote, les Fabacées permettant d'accroître les stocks de C dans le sol.

### III.2.3. Les modèles de stratégies écologiques

En 1967, MacArthur & Wilson ont proposé un modèle simple, le modèle r-K, qui se base à la fois sur l'utilisation des ressources et sur les capacités de reproduction en fonction de la stabilité du milieu. Ils distinguent les espèces à stratégie r qui investissent leur énergie dans la reproduction (fort taux de reproduction, croissance rapide, durée de vie courte) des espèces à stratégie K investissant dans la biomasse (grande taille, croissance lente, longue durée de vie, faible taux de reproduction). À l'inverse des espèces à stratégie K qui sont caractéristiques des milieux peu perturbés, les espèces à stratégie r se rencontrent surtout dans les milieux les plus instables. Ces deux groupes de stratégie sont facilement identifiables mais ils ne considèrent pas les milieux contraints. De plus, ils sont trop simplistes pour aider à la compréhension de la dynamique des communautés.

Le modèle de Grime (2002) élargit le modèle de MacArthur et Wilson. Il postule que la végétation se développant dans un milieu déterminé est le résultat d'un équilibre entre les intensités de stress, de perturbation et de compétition. Grime (2002) définit le stress, ou contrainte, comme un facteur du milieu, souvent abiotique (déficience en éléments minéraux, manque d'eau ou de lumière, etc.), limitant la croissance. Il définit une perturbation comme un mécanisme limitant la biomasse en causant sa destruction totale ou partielle, par exemple la fauche ou le broutage. Enfin, il définit la compétition comme l'effort fait entre voisins pour capturer la même unité de ressources. Le positionnement par rapport à ces facteurs permet de déterminer trois stratégies primaires : la stratégie compétitrice (C), la stratégie tolérante aux stress (S) et la stratégie rudérale (R) c'est-à-dire adaptée aux perturbations (Figure II.29). La stratégie C domine les milieux riches en ressources, peu perturbés et où règne une compétition intense notamment pour la lumière. La stratégie R domine les milieux très perturbés et la stratégie S caractérise les espèces des milieux à forte contrainte, par exemple ceux caractérisés par une faible disponibilité en ressources. Ce modèle propose également l'existence de stratégies intermédiaires combinant des intensités intermédiaires de stress et de perturbations (par exemple C-R, C-S, C-S-R, S-R). Il permet ainsi de resituer les compromis ou trade-offs fondamentaux des plantes en lien avec les pressions environnementales. Les espèces tolérantes au stress ont généralement une faible

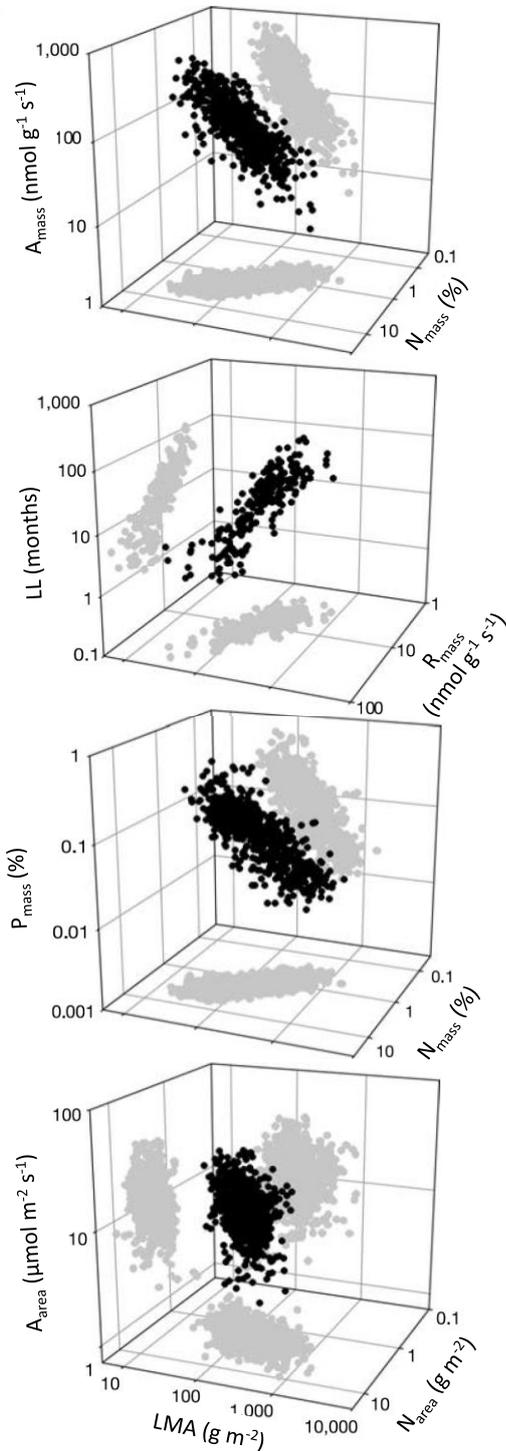


**Figure II.31.** Modèle de compétition pour les ressources de Tilman. Le trait continu représente la vitesse relative de croissance de l'espèce A (A) et de l'espèce B (B) en fonction du niveau de ressources. Le trait en pointillé représente le taux de perte de ces espèces due aux perturbations.  $R_A^*$  et  $R_B^*$  désignent le niveau de ressources pour lequel la vitesse de croissance de l'espèce est égale au taux de perte. (C) Dynamique de la compétition pour les ressources entre les espèces A et B. L'espèce B, qui a le  $R^*$  le plus faible, remplace l'espèce A lorsque le niveau de ressource ne permet plus de soutenir la croissance de A, c'est-à-dire lorsqu'il est inférieur à  $R_A^*$  (d'après Tilman, 1997).

stature, une croissance lente (faible RGR), une longue durée de vie des feuilles et une reproduction assez faible mais elles sont capables de supporter des conditions difficiles. Les espèces dites rudérales ont également une faible stature mais une croissance rapide (fort RGR) et une forte allocation à la reproduction. Quant aux espèces les plus compétitives (C), elles ont une plus forte stature, une croissance rapide et une capacité d'acquisition des ressources élevée. Ces stratégies ont été modélisées et la mesure d'une sélection de traits, dont le RGR, le SLA et la masse des semences pour une espèce, permet de les placer dans le triangle des stratégies dont les trois extrémités correspondent aux trois stratégies primaires C, S et R. Dans ce triangle, les espèces prairiales se situent essentiellement à un niveau intermédiaire de perturbation, de stress et donc de compétition (C-S-R, C-R) (Figure II.30).

Alors que pour Grime (2002) chaque espèce est associée à une stratégie bien définie, pour Tilman une espèce est capable de moduler sa stratégie. En Tilman (1990) propose un « modèle mécanistique » basé sur les compromis évolutifs réalisés à l'échelle de l'individu face à (i) la disponibilité en ressource du sol, (ii) la disponibilité en lumière, (iii) la disponibilité en sites de germination et (iv) l'intensité de l'herbivorie. La compétitivité d'une espèce résulte de l'intégration de l'ensemble de son syndrome de traits. Chaque espèce est caractérisée par sa propre valeur de  $R^*$  définie comme la concentration de la ressource limitante dans le sol à l'équilibre. En dessous de cette valeur, la taille de la population diminue. Ainsi, lorsque plusieurs espèces sont en compétition pour la même ressource, l'espèce dominante sera la moins exigeante et caractérisée par le plus faible  $R^*$  (Figure II.31). Contrairement à la théorie C-S-R qui prédit que les espèces ayant le taux d'acquisition des ressources le plus fort sont les plus compétitives, le modèle de Tilman prévoit ainsi que les espèces ayant le plus faible niveau d'exigence nutritive sont les plus compétitives.

Westoby (1998) a proposé en 1998 une distinction des stratégies dans un schéma LHS (Leaf-Height-Seed), qui représente les principaux trade-offs existant chez les plantes. Son schéma est basé sur une représentation selon trois axes : le SLA (L), la hauteur (H) et la masse des semences (S), qui sont reliés respectivement à l'établissement, la persistance et à la capacité de dispersion. La stratégie d'une espèce est ainsi définie en fonction de sa position dans le volume formé par la valeur des traits sur les axes. Des correspondances peuvent être trouvées avec les stratégies de Grime. Par exemple, l'axe formé par le SLA correspond selon Westoby à l'axe C-S (compétition-stress) du triangle de Grime, opposant les espèces à croissance rapide (situation de compétition) et celles à croissance lente (situation de stress). Westoby *et al.* (2002) définissent les différentes stratégies suivant la manière dont les plantes assurent leur



**Figure II.32.** Relations tridimensionnelles parmi six traits du spectre d'économie foliaire (LES). LMA, leaf mass per area, masse des feuilles par unité de surface ; LL, leaf lifespan, durée de vie des feuilles ;  $A_{\text{mass}}$ , photosynthetic assimilation rates, capacité photosynthétique ;  $R_{\text{mass}}$ , dark respiration rate, taux de respiration à l'obscurité ;  $N_{\text{area}}$  quantité d'azote par unité de surface ;  $N_{\text{mass}}$ , quantité d'azote par unité de masse ;  $P_{\text{mass}}$ , phosphore (Wright *et al.*, 2004).

accumulation de C pendant la période végétative et assurent la reproduction, donc la transmission de leurs gènes, c'est-à-dire la manière dont une espèce tire profit des conditions résultant des facteurs du milieu pour assurer le maintien de sa population. Les stratégies ont pour finalité la dissémination de traits bénéfiques dans les conditions actuelles du système.

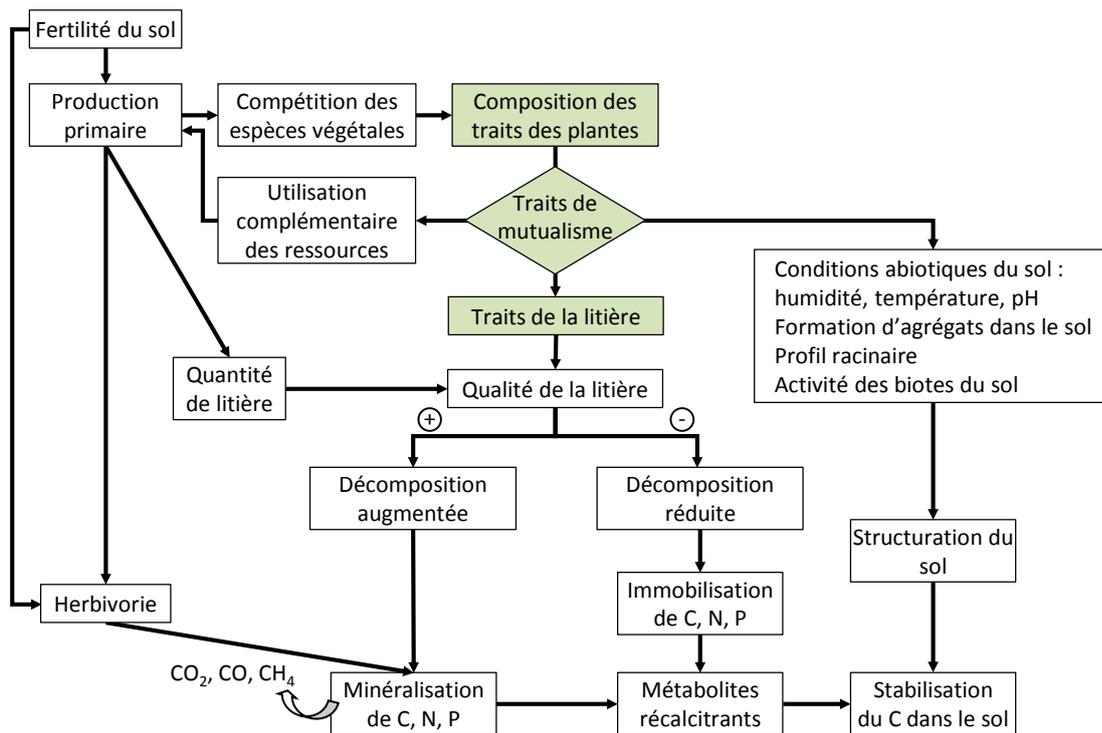
Plus récemment, des méta-analyses à l'échelle globale ont mis en évidence un schéma universel de gestion des ressources par la mise en évidence de covariations de certains traits foliaires (Figure II.32 ; Wright *et al.*, 2004). Ces différentes relations peuvent être résumées par un spectre qualifié de « spectre d'économie foliaire » ou LES (Leaf Economics Spectrum) (Wright *et al.*, 2004). Ainsi les espèces végétales peuvent être situées sur un gradient d'exploitation vs conservation des nutriments. Il en résulte deux stratégies opposées, l'une exploitative, l'autre conservatrice, qui peuvent être identifiées par des traits foliaires tels que le SLA, la teneur en matière sèche des limbes (LDMC) et la teneur en azote des limbes (LNC). Les espèces à stratégie exploitative, dominantes dans les milieux fertiles, sont caractérisées par des traits foliaires permettant une acquisition rapide des ressources et un fort taux de croissance, soit un fort SLA et un fort LNC. À l'inverse, les espèces à stratégie conservatrice, adaptées aux milieux plus pauvres, sont caractérisées par des traits foliaires ne permettant pas un taux de croissance rapide mais permettant une bonne conservation des ressources par des tissus résistants, soit un faible SLA et un faible LNC (Wright *et al.*, 2004). Le LDMC est un autre trait permettant de discriminer les espèces conservatrices à fort LDMC, des espèces exploitatives à faible LDMC (Hodgson *et al.*, 2011). Ce spectre décrit ainsi le compromis entre l'acquisition rapide des nutriments et leur conservation.

#### III.2.4. Le fonctionnement à l'échelle de la communauté

Le fonctionnement peut être évalué à l'échelle de la communauté par le calcul de traits moyens, de traits pondérés et de divers indices de diversité fonctionnelle.

##### III.2.4.a. Les traits moyens et les traits pondérés

Les communautés peuvent être décrites par la valeur moyenne de traits au sein de chacune d'entre elles. Cependant, d'après la théorie de « mass ratio hypothesis » (Grime, 2002), les traits des espèces affectent les écosystèmes proportionnellement à la proportion de biomasse dans la communauté, qui est souvent approchée par leur recouvrement relatif. Ainsi, la valeur moyenne d'un trait dans une communauté pondéré par l'abondance relative des espèces,



**Figure II.33.** Effet potentiel de la composition des traits sur la séquestration du C dans le sol, par leur influence sur le rapport entre les gains et les pertes de C (d'après De Deyn *et al.*, 2008).

appelée trait agrégé ou trait pondéré (CWM traits, Community-Weighted Mean traits), peut être calculée selon la formule suivante (Garnier *et al.*, 2004) :

$$CWM_{trait} = \sum_{i=1}^n p_i \cdot trait_i$$

où  $p_i$  est la contribution relative de l'espèce  $i$  à la communauté,  $n$  est le nombre d'espèces dominantes et  $trait_i$  est la valeur du trait de l'espèce  $i$ .

#### III.2.4.b. Les indices de diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle des communautés est définie comme la valeur, la gamme et l'abondance relative des traits retrouvés dans une communauté donnée (Díaz *et al.*, 2007). De nombreux indices de diversité fonctionnelle ont été développés en prenant en compte plusieurs aspects de la diversité : (i) la richesse fonctionnelle (Fric, volume de l'espace fonctionnel occupée par les espèces de la communauté), (ii) la régularité fonctionnelle (FEve, régularité de la distribution de l'abondance dans ce volume), (iii) la divergence fonctionnelle (FDiv, divergence dans la distribution de l'abondance dans ce volume), et (iv) la dispersion fonctionnelle combinant la richesse et la divergence fonctionnelle (FDis, dispersion des espèces dans l'espace fonctionnel pondéré par leur abondance) (Mason *et al.*, 2005 ; Villéger *et al.*, 2008 ; Laliberté & Legendre, 2010 ; Schleuter *et al.*, 2010). Le choix des indices implique la sélection d'un ensemble de traits pertinents (choix du nombre de traits, du type de traits et de la pondération appliquée) et le choix d'un ou des indices appropriés à la question posée (Schleuter *et al.*, 2010). L'indice de diversité quadratique de Rao (FDQ), indice de divergence fonctionnelle, est le plus couramment utilisé pour décrire la variance d'un trait dans une communauté (Botta-Dukát, 2005 ; Lepš *et al.*, 2006 ; Ricotta & Moretti, 2011).

#### III.2.5. Traits fonctionnels et stockage du C

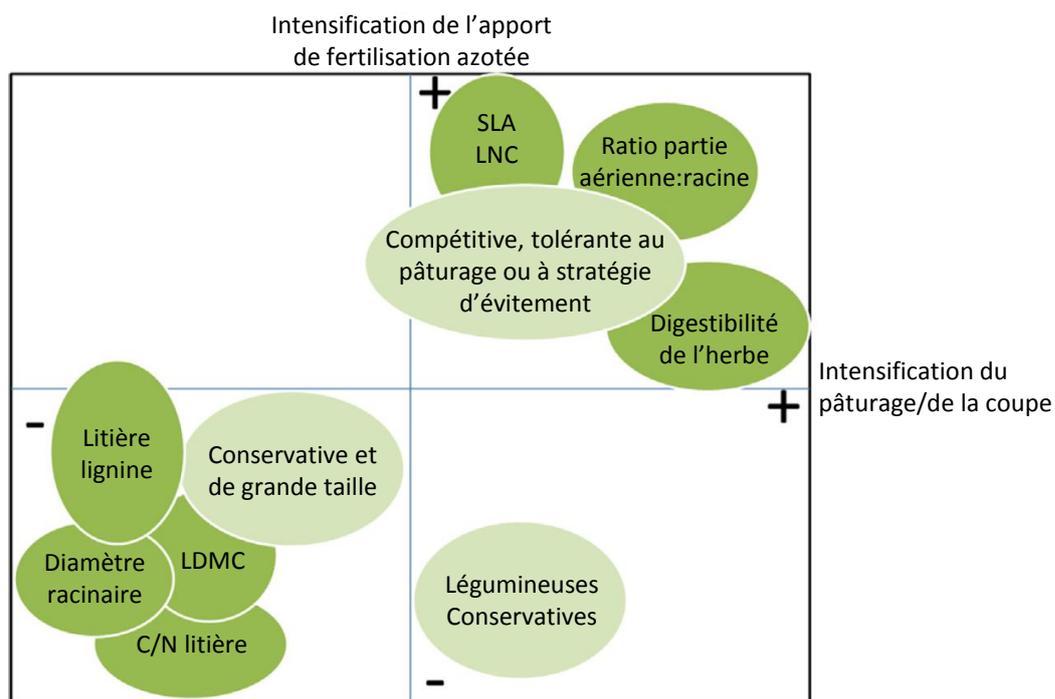
Le stock de C dans le sol résulte de l'équilibre entre les entrées de C dans le sol *via* la photosynthèse et les sorties de C *via* la respiration, la décomposition et le lessivage de composés organiques. Le fonctionnement des végétaux, analysé *via* les traits fonctionnels, régule le stockage net de C dans le sol en contrôlant l'entrée de C par photosynthèse, son transfert et stockage vers les parties souterraines et la perte de C par décomposition et respiration (Figure II.33 ; De Deyn *et al.*, 2008). Les traits relatifs au taux de croissance des plantes et à la production et qualité de la litière y jouent ainsi un rôle important (Garnier & Navas, 2012).

Les relations entre les traits foliaires mesurés à l'échelle de l'espèce et de la communauté (traits<sub>CWM</sub>) et le stockage du C sont difficiles à établir (Garnier & Navas, 2012). Les processus favorisant une entrée de C élevée et une décomposition lente de la MO du sol sont souvent contradictoires (De Deyn *et al.*, 2008), ce qui peut rendre difficile l'identification des traits des plantes pertinents en tant qu'indicateurs de la séquestration du C.

En effet, la séquestration de C dans le sol peut être favorisée par des traits permettant une augmentation de l'entrée de C dans la biomasse végétale. Ces traits, un fort SLA, un fort LNC et un faible LDMC, sont caractéristiques des espèces à stratégie exploitative qui ont une croissance rapide (Wright *et al.*, 2004 ; Hodgson *et al.*, 2011). Les espèces exploitatives sont associées à la fois à une forte entrée de C et une forte décomposition de la litière, le SLA<sub>CWM</sub> et le LNC<sub>CWM</sub> étant positivement corrélés à la productivité primaire nette et au taux de décomposition de la litière (Garnier *et al.*, 2004 ; Quested *et al.*, 2007 ; Fortunel *et al.*, 2009 ; Klumpp *et al.*, 2009).

Parallèlement, une configuration inverse des traits, un faible LNC, un faible SLA et un fort LDMC, favorise le stockage de C en limitant les pertes de C. Ces traits sont caractéristiques des espèces à stratégie conservative (Wright *et al.*, 2004 ; Hodgson *et al.*, 2011) qui produisent des tissus de plus longue durée de vie et ayant un faible taux de décomposition (Aerts & Chapin, 2000). Une relation positive entre le LDMC<sub>CWM</sub> et le stock de C dans le sol a été observée dans une succession post-culturale méditerranéenne (Garnier *et al.*, 2004) et dans des prairies naturelles pauvres en nutriments (Suter & Edwards, 2013). Ceci suggère un effet du taux de dégradation de la litière, lié à la qualité des tissus des plantes, sur le stock de C dans le sol. De plus, ces espèces sont associées à une microflore dominée par les champignons qui dégradent lentement la litière, contrairement aux espèces exploitatives dont la microflore dominée par les bactéries dégrade rapidement la litière (Orwin *et al.*, 2010). Le LDMC<sub>CWM</sub> est quant à lui corrélé négativement à la productivité primaire nette et au taux de décomposition de la litière, les espèces conservatives sont donc associées à une faible entrée de C et une faible décomposition (Garnier *et al.*, 2004 ; Quested *et al.*, 2007 ; Fortunel *et al.*, 2009 ; Klumpp & Soussana, 2009).

Les traits des plantes ont un effet sur l'entrée et la sortie de C du sol *via* leur interaction avec les organismes du sol et la modification des conditions abiotiques du sol (Figure II.33). Ils ont un effet physique dans la structuration du sol et biochimique dans la sélection de la microflore. Klumpp & Soussana (2009) ont évalué l'impact de traits racinaires sur le stockage net de C dans le sol et sur le stock de C organique de prairies semi naturelles. Ils ont constaté une corrélation négative entre le stockage et le stock de C dans le sol et la longueur



**Figure II.34.** Estimation de la gamme et de la direction des effets de l'intensification prairies par pâturage et coupe (axe horizontal) et par l'application de fertilisation azotée (axe vertical) sur les traits fonctionnels des plantes et sur les types fonctionnels de plantes dans les prairies (selon Louault *et al.*, 2005 ; Personeni & Loiseau, 2004 ; Klumpp & Soussana, 2009 ; Maire *et al.*, 2012). Abréviations, *cf.* Tableau II.9 (d'après Soussana & Lemaire, 2014).

spécifique des racines ( $SRL_{CWM}$ ), ainsi qu'une corrélation positive entre le stockage de C et le diamètre des racines. Un faible SRL est associé à des racines épaisses et denses contenant peu d'azote et avec de fortes concentrations de lignine (Lavorel *et al.*, 2007). Ces racines sont susceptibles de produire de la litière qui se décompose lentement (Hobbie *et al.*, 2010) et elles conduisent donc à la stabilisation du C organique du sol.

La gestion des prairies est susceptible d'impacter le stockage de C *via* son impact sur les traits dans une communauté. Soussana & Lemaire (2014) proposent un schéma de synthèse de l'effet de l'intensification des pratiques de gestion des prairies, décomposée en (i) fertilisation azotée et (ii) soit chargement au pâturage soit fréquence de coupe, sur les traits fonctionnels et types fonctionnels des espèces (Figure II.34). L'intensification du pâturage et de la coupe augmente le SLA ainsi que le LNC de la communauté végétale, tout en réduisant le ratio carbone:azote et la lignine contenue dans les parties aériennes (Figure II.34). L'augmentation de l'apport d'engrais azotés réduit le ratio carbone:azote de la litière, conduisant à une immobilisation d'azote plus faible lors de la décomposition, tout en favorisant les Poacées compétitives productives à fort SLA, faible LDMC et fort LNC. Il en résulte qu'une intensification modérée des pratiques de gestion permet de stimuler la production de biomasse et favorise les entrées de C, en revanche une intensification élevée induit une litière facile à dégrader et a pour bilan une sortie C supérieure aux gains de C liés à la plus grande productivité (Soussana & Lemaire, 2014).

---

## **CHAPITRE III**

### **Relations entre traits fonctionnels des communautés végétales et stocks de C organique du sol**

---



## CHAPITRE III

### Relations entre traits fonctionnels des communautés végétales et stocks de C organique du sol

---

#### *Préambule*

Ce chapitre a pour objectif de quantifier *in situ* les stocks de C dans le système plante-sol de prairies soumises à différentes pratiques de gestion, ainsi que de relier le fonctionnement des communautés végétales aux stocks de C dans le sol, le fonctionnement étant influencé par la gestion des prairies.

L'étude repose sur sept parcelles sélectionnées parmi les prairies du Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras (Basse-Normandie) pour leurs différents âges et pratiques de gestion (intensité d'exploitation par fauche ou pâturage et de fertilisation). La caractérisation des communautés végétales a été réalisée par une approche fonctionnelle utilisant les traits fonctionnels pondérés à l'échelle de la communauté et l'indice de diversité fonctionnelle de Rao. Les quatre compartiments de la prairie considérés dans cette thèse, à savoir la partie aérienne au-dessus et en dessous du niveau de coupe, les racines et le sol, ont été prélevés durant la période d'exploitation des prairies en 2012 (du printemps à l'automne) avant chaque fauche ou période de pâturage. La biomasse et la quantité totale de C ont été déterminées dans les compartiments végétaux, et le C organique et le C soluble extrait à l'eau chaude ont également été déterminés dans la couche 0-10 cm du sol.

Cette étude a été présentée au 17<sup>th</sup> *European Grassland Federation Symposium* à Akureyri en Islande en 2013 et a fait l'objet d'un article publié dans le journal du congrès *Grassland Science In Europe* (Annexe).

L'article qui constitue ce chapitre est intitulé « Relationships between plant community functional traits and soil organic carbon stock in grasslands » et a été soumis à la revue *European Journal of Agronomy*.

## **Relationships between plant community functional traits and soil organic carbon stocks in grasslands**

Caroline Kohler<sup>a,b,c</sup>, Annette Morvan-Bertrand<sup>a,b,c</sup>, Jean-Bernard Cliquet<sup>a,b,c</sup>, Yves Gallard<sup>d</sup> and Servane Lemauiel-Lavenant<sup>a,b,c\*</sup>

<sup>a</sup>Normandie Univ, France

<sup>b</sup>UCBN, UMR 950 Ecophysiologie Végétale & Agronomie, nutrition NCS, F-14032 Caen, France

<sup>c</sup>INRA, UMR 950 EVA, F-14032 Caen, France

<sup>d</sup>Domaine Expérimental INRA Le Pin UE326, F-61310 Le Pin-au-Haras, France

\*Corresponding author: Servane Lemauiel-Lavenant,  
servane.lavenant@unicaen.fr, tel. +33 (0)2 31 56 53 03, fax +33 (0)2 31 56 53 60

Submitted for publication in *European Journal of Agronomy*

## ***Abstract***

Grasslands are potential carbon (C) sinks that can compensate for the increasing atmospheric carbon dioxide concentration and thus mitigate climate change. Primary production by plants is the main input of C in ecosystems and plants are also implicated in C output directly through their respiration and indirectly in soil organic matter mineralization processes through litter quality. Plants then constitute a lever to drive C sequestration.

This paper aims to analyze the relationships between plant community functioning and C stocks in temperate grasslands submitted to various management practices. A set of seven stations with similar pedoclimatic context that differed by their age and management practices were selected in Normandy (France). Plant functional compositions were characterized in terms of community-weighted mean (CWM) plant traits and Rao's diversity index (FD<sub>Q</sub>). Shoots and roots were sampled to assess biomasses and C contents from spring to autumn 2012 just before each grazing or mowing period. Soil organic C (SOC) stocks and hot-water extractable C (HWC) contents were also determined in topsoil (0-10 cm).

Annual aboveground net primary productivity (annual ANPP) decreased with the age of grasslands and was negatively correlated to SOC stock. Among the relationships between plant community functional traits and SOC stock, the strongest was observed with leaf dry matter content (LDMC<sub>CWM</sub>) with a high positive correlation. The soil HWC content was high in the most productive grasslands and thus negatively correlated with SOC stock and LDMC<sub>CWM</sub>. The age of grasslands was a better explanatory variable of the variation in plant community parameters and C pools among stations than the mowing, grazing or fertilization intensities.

This study shows that plant community functioning, as the result of grassland age and management, affects soil C stocks. The more the community is characterized by traits indicating resource conservation, the higher the C stock in the soil. The analysis of the relationships between plant community functional traits and C stocks in our grasslands indicated that LDMC<sub>CWM</sub> was the best predictor of SOC stock.

## ***Key-words***

Community-weighted mean traits; functional diversity; grazing; LDMC; mowing; SOC.

## I. Introduction

Grasslands are now recognized as ecosystems of high potential for mitigating the increasing atmospheric carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) concentrations through carbon (C) sequestration (Petri *et al.*, 2010). About 12 % of the global terrestrial C pool is located in temperate grasslands (calculated from Lal, 2004). C storage depends on the balance between C input and output. C input in terrestrial ecosystems is mainly due to CO<sub>2</sub> fixation by plants. C output is due to the release of CO<sub>2</sub> into the atmosphere through plant and micro-organism respiration, to volatilization of organic compounds and to leaching of dissolved organic C (De Deyn *et al.*, 2008). Additionally, a portion of the C output in managed grasslands is due to the export of biomass by grazing or mowing.

Grasslands are potential C sinks or C sources depending on their management (Soussana *et al.*, 2004). Short duration grasslands resulting from periodic tillage and sowing have a lower potential for soil C storage than permanent grasslands due to the activation of soil respiration by tillage (Soussana *et al.*, 2004; Linsler *et al.*, 2013). Management practices such as grazing or mowing and fertilization have also been reported to modify soil organic C (SOC) stocks. Grazing, which stimulates primary production, often increases SOC accumulation compared to mowing (Soussana *et al.*, 2004). The intensity of grassland management impacts strongly on C fluxes. On one hand, intensive management with high nitrogen fertilization and frequent cutting, has been demonstrated to stimulate C sequestration (Conant *et al.*, 2001; Ammann *et al.*, 2007; Soussana *et al.*, 2007b; Leifeld *et al.*, 2011). On the other hand, an extensification through the cessation of fertilization and biodiversity restoration can reduce gross soil respiration and thus increase the rate of SOC accumulation (De Deyn *et al.*, 2011). By modeling C cycling in temperate grasslands, Soussana *et al.* (2004) demonstrated that nitrogenous fertilizer may increase soil SOC stocks for a moderate application or reduce them for an intensive use.

These effects of grassland management on C sequestration can result from the modification of plant community functional composition (Chapin III *et al.*, 2000). The functioning of plant communities and plant ecological strategies can be understood through a set of plant functional traits such as leaf traits (Westoby, 1998; Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004). According to the “mass ratio hypothesis” (Grime, 1998), which postulates that species traits affect ecosystems in relation to the relative abundance of the species in the assemblage, abundance-weighted mean traits can be calculated at the community level (Garnier *et al.*, 2004). Relationships between leaf traits measured at the community level (traits<sub>CWM</sub>) and biochemical processes are not always clearly identified when

reviewing literature (Garnier & Navas, 2012) but relationships have been established between specific leaf area ( $SLA_{CWM}$ ), leaf dry matter content ( $LDMC_{CWM}$ ) or leaf nitrogen content ( $LNC_{CWM}$ ) and both net primary productivity (Garnier *et al.*, 2004; Klumpp & Soussana, 2009) and litter decomposition rate (Garnier *et al.*, 2004; Quested *et al.*, 2007; Fortunel *et al.*, 2009). The processes promoting high C inputs and slow decomposition of soil organic matter (SOM) are often conflicting (De Deyn *et al.*, 2008) and this may make it difficult to identify relevant plant traits as indicators of C sequestration. Exploitative species typical of intensive management and characterized by high SLA, high LNC and low LDMC show fast growth rates (Wright *et al.*, 2004; Hodgson *et al.*, 2011) and may consequently promote C storage by high C input. In contrast, conservative species typical of extensive management with low fertilization and characterized by low SLA, low LNC and high LDMC (Wright *et al.*, 2004; Hodgson *et al.*, 2011) produce long-lived tissues with a low decomposition rate (Aerts & Chapin, 2000) and may thus also promote C storage by low C output. Soil C storage in grasslands can also be affected by plant diversity, which is a community structure component (Steinbeiss *et al.*, 2008; De Deyn *et al.*, 2011). Whereas many farming practices aimed at increasing productivity, such as fertilization, lead to a decreased diversity in grasslands (Gaujour *et al.*, 2012), conclusive studies have demonstrated positive relationships between biodiversity and primary productivity (Loreau, 2000). This positive relationship has been explained by the selection of extreme trait values and also by functional niche complementarity (Loreau, 2000). High functional diversity may allow a more complete utilization of resources, which can lead to higher plant productivity (Roscher *et al.*, 2012) and promote soil C accumulation (Fornara & Tilman, 2008; Cong *et al.*, 2014).

The main focus of our study was to examine how plant community functioning and functional diversity may affect soil C stocks in grasslands of various ages subjected to different managements. We used a set of seven mown and/or grazed temperate grasslands in Normandy with similar soil properties but ages varying from young temporary grasslands (1 year) to old permanent grasslands (> 30 years) and various management practices.

After a description of C distribution in the different plant compartments and in the different soil C pools (SOC and hot-water extractable C, HWC, which is a labile C fraction), the impact of plant community functioning on C stocks was understood through the study of (1) the relationships between plant community weighted mean traits and C stocks and (2) the relationships between grassland characteristics (age and management practices) and both plant traits and C stocks.

**Table III.1.** Topsoil properties (0-20 cm) of the seven grassland stations.

Station	1	2	3	4	5	6	7
Clay content (%)	32.3 (2.4)	19.8 (0.1)	24.6 (1.9)	23.1 (0.7)	17.2 (0.4)	21.1 (2.2)	20.2 (0.0)
Silt content (%)	48.1 (1.8)	57.3 (1.1)	51.2 (0.9)	50.5 (2.2)	55.6 (0.3)	55.0 (1.6)	59.2 (0.7)
Sand content (%)	2.9 (0.1)	2.1 (0.1)	2.3 (0.3)	3.7 (0.7)	2.6 (0.2)	3.0 (0.0)	3.0 (0.3)
Calcium carbonate equivalent (%)	1.5 (0.5)	0.7 (0.1)	1.3 (0.4)	0.7 (0.1)	1.5 (0.5)	1.1 (0.3)	1.3 (0.2)
pH <sub>H2O</sub>	6.5 (0.1)	6.4 (0.1)	6.1 (0.1)	7.9 (0.1)	6.6 (0.2)	7.2 (0.2)	6.7 (0.1)
CEC (Cmol kg <sup>-1</sup> )	26.3 (2.0)	17.8 (0.7)	18.9 (1.0)	13.3 (0.5)	13.5 (0.5)	14.9 (0.7)	13.8 (0.2)

Values are means (n = 3), standard errors are given in brackets.  
CEC, cation exchange capacity.

**Table III.2.** Age of the seven grassland stations since last seeding, establishment date and management practices applied in 2012: management regime (grazed/mowed), grazing intensity (annual stocking rate), mowing intensity (number of cuts per year), fertilization and over-seeding.

Station	1	2	3	4	5	6	7
Age since last seeding (years)	> 30	> 30	> 30	12	11	4	1
First establishment date	-	-	-	1991	1994	2008	1995
Grazed (G)/mowed (M)	G	M	G/M	G/M	G	G/M	G/M
Annual stocking rate (livestock unit ha <sup>-1</sup> year <sup>-1</sup> )	1.43	0	0.38	0.09	1.45	1.06	0.19
Number of cuts per year	0	2	1	2	0	1	3
Mineral fertilization (kg N ha <sup>-1</sup> )	80	114	0	114	81	150	156
Organic fertilization (kg N ha <sup>-1</sup> )	0	45	0	39	0	35	0
Over-seeding	2011	-	-	-	2011	-	-

## II. Materials and methods

### II.1. Study site and experimental design

The study was conducted on seven grassland stations at the INRA Experimental Domain of Le Pin-au-Haras in the north-western part of France (Normandy, France, 48°73' N, 0°17' E, 191 m a.s.l.), where the climate is temperate. Over a 30-year period (1982-2012) the mean annual precipitation was 727 mm and the average daily temperature was 10.0 °C. Our experiment took place in 2012 with an annual precipitation of 864 mm and an average daily temperature of 10.3 °C. The seven stations were located within an area of 3 km<sup>2</sup> where the climate and soil properties (0-20 cm horizon) were basically homogeneous (Table III.1). The soil is classified as a Eutric Cambisol (IUSS Working Group WRB, 2006) developed on green clay with the topsoil (0-20 cm) being a sandy clay loam with a pH<sub>H2O</sub> ranging from 6.1 to 7.9 and a calcium carbonate equivalent ranging from 0.7 to 1.5 % (Table III.1). Each grassland station had a slope close to 0, except station 1 which had a slope of 5 %. In this experimental domain, land use and management history has been documented for thirty years. This offers the opportunity to work on grasslands managed with well-known and consistent management practices since their first establishment. Stations 1 to 3 have been grasslands for more than 30 years, while stations 4 to 7 were croplands cultivated with corn before their conversion to grasslands in 1991, 1995, 2008 and 1995, respectively (Table III.2). The seven grassland stations (from 2.5 to 12 ha) were classified on the basis of their age (Table III.2). They were grazed, mowed (1 to 3 cuts per year) or both. Fertilization ranged from 0 to 185 kg N ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> and was provided through mineral and/or organic supplies. In 2012, the annual stocking rate ranged from 0 to 1.45 livestock unit ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> with a maximum instantaneous stocking rate of 20.69 livestock unit ha<sup>-1</sup>, livestock units being based on the grazing equivalent of one adult dairy cow. In 2011, stations 1 and 5 were over-seeded with *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. For each station, a 1000 m<sup>2</sup> square was defined inside the area in a homogeneous zone of vegetation with a buffer zone of at least 20 m width. In each station, ten sampling points were placed regularly along the diagonals of the 1000 m<sup>2</sup> square. Sampling points were shifted by one meter between each sampling date.

### II.2. Plant communities, leaf traits and functional diversity

In each station, the abundance of plant species was estimated during July 2012 at each ten sampling points as the species relative cover in 0.25 m<sup>2</sup>

quadrats. Only dominant species accumulating at least 94 % of the mean cover in each grassland were recorded for trait measurements. Relative covers of the dominant species are given in Table III.3. Leaf sampling for trait measurements was realized following the recommendations of Cornelissen *et al.* (2003). Leaf area was measured using an area meter (Li-3100 leaf area meter, Li-COR, Lincoln, NE, USA). Leaves were then oven dried at 60 °C until constant mass and weighed. Total C and total N were determined with an IsoPrime mass spectrometer (Elementar, Lyon, France) connected to an elemental analyzer (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy). Five leaf traits were assessed: the specific leaf area (SLA, leaf area: leaf dry mass), the leaf dry matter content (LDMC, leaf dry mass: leaf fresh mass), the leaf carbon content on a mass basis (LCC, C content in leaf: leaf dry mass), the leaf nitrogen content on a mass basis (LNC, N content in leaf: leaf dry mass) and the leaf carbon to nitrogen ratio (LC:N).

Community functional parameters were calculated using the weighted mean of leaf traits (weighted by their relative cover in each quadrat) according to Garnier *et al.* (2004). Rao's quadratic diversity index (FD<sub>Q</sub>) was calculated from the five leaf traits using the Excel-macro developed by Lepš *et al.* (2006) according to the equation:

$$FD_Q = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i p_j d_{ij}$$

where  $n$  is the number of dominant species in the sample,  $p_i$  is the relative abundance of species  $i$ ,  $p_j$  is the relative abundance of species  $j$ , and  $d_{ij}$  describes the functional dissimilarity between species  $i$  and  $j$ . This functional diversity index can be interpreted as the average dissimilarity of two randomly chosen individuals in the studied sample (Lepš *et al.*, 2006; Ricotta & Moretti, 2011).

### II.3. Soil and vegetation sampling

Prior to each mowing or grazing period in each grassland station in 2012, ten replicates per station of soil and vegetation samples were collected. For each replicate, aboveground vegetation biomass was collected from a 100 cm<sup>2</sup> ring in two compartments: above 5 cm (clipped 5 cm above the soil surface; stubble) and below 5 cm (clipped at the ground). Soil and roots were collected immediately after clipping by using 24 cm<sup>2</sup> x 10 cm depth stainless steel cores. The precise mass of each soil core was recorded to calculate soil bulk density (BD; mass volume<sup>-1</sup>). Visible roots, plant and animal residuals, and stones were picked out by hand from the fresh soil samples and roots were washed. Soil was then sieved to < 2 mm and a subsample was frozen at -20 °C for further HWC analyses. Aboveground vegetation, root and soil samples were oven-dried at 70 °C for at least 48 h, weighed and ground to a fine powder. The aboveground net primary

productivity (ANPP; t DM ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) was the sum of the dry mass of the aboveground vegetation harvested above 5 cm from the soil surface prior to each mowing or grazing period in 2012 in the 100 cm<sup>2</sup> rings.

#### II.4. Soil and vegetation analysis

Soil inorganic matter was obtained after ignition of the fine soil sample at 375 °C for 16 h in a muffle furnace (Ball, 1964). C concentrations (in C mass per dry mass) in fine soil, soil inorganic matter, roots and aboveground vegetation were measured with an IsoPrime mass spectrometer (Elementar, Lyon, France) connected to an elemental analyzer (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy). The SOC concentration (SOC<sub>conc</sub> in mass per soil dry mass) of the soil samples was determined from the soil inorganic C concentration (SIC<sub>conc</sub>) and soil total C concentration (STC<sub>conc</sub>) as follows:

$$\text{SOC}_{\text{conc}} = \text{STC}_{\text{conc}} - \text{SIC}_{\text{conc}}$$

The BD of the fine soil < 2 mm, necessary to estimate SOC<sub>stock</sub> (t ha<sup>-1</sup> in 0-10 cm depth) was calculated as follows:

$$\text{BD} = \frac{\text{fine soil dry mass} - \text{stone mass}}{\text{core volume} - \left( \frac{\text{stone mass}}{\rho \text{ stones}} \right)}$$

where  $\rho$  stones is the stone density (2.4 g cm<sup>-3</sup>).

In the seven grassland stations, soil BD ranged from 0.7 to 1.0 g cm<sup>-3</sup> and stone contents from 0 to 50 kg m<sup>-3</sup>. The apparent SOC<sub>stock</sub> (t ha<sup>-1</sup> in 0-10 cm depth) was calculated using the SOC<sub>conc</sub> and BD as follows:

$$\text{Apparent SOC}_{\text{stock}} = \text{SOC}_{\text{conc}} \cdot \text{BD} \cdot \text{core volume}$$

Our estimation of belowground C stocks (soil and roots) was calculated from samples obtained from a fixed depth in the organic soil layer. Seasonal variations in soil water content and animal trampling often affect BD and C stock estimations (Post *et al.*, 2001). To compare the stations, we used the equivalent soil mass correction (Ellert & Bettany, 1995) to the fixed depth method, taking the higher BD (BD<sub>max</sub>) as a reference by using a correction factor (Cf = BD<sub>max</sub>/BD<sub>sample</sub>):

$$\text{SOC}_{\text{stock}} = \text{Apparent SOC}_{\text{stock}} \cdot \text{Cf}$$

Soil HWC was determined by adapting the procedures of Ghani *et al.* (2003). Briefly, for each fine soil sample, three subsamples equivalent to 1 g dry mass each were placed in 15 mL polypropylene centrifuge tubes with 10 mL distilled water. The tubes were shaken, capped and left for 16 h in an 80 °C hot-water bath. The tubes were then shaken and subsequently centrifuged at 1160 g for 20 min. The three supernatants were pooled before vacuum filtration through

**Table III.3.** Community structure, functional parameters and functional diversity in the seven stations.

Station	1	2	3	4	5	6	7	F-value
<b>Relative cover among dominant species (%)</b>								
	<i>Lp</i> 90 %	<i>Lm</i> 59 %	<i>Hl</i> 40 %	<i>Lp</i> 76 %	<i>Lp</i> 95 %	<i>Lp</i> 86 %	<i>Lp</i> 95 %	
	<i>Tc</i> 5 %	<i>Hl</i> 41 %	<i>Ra</i> 28 %	<i>Pp</i> 15 %	<i>Tc</i> 5 %	<i>Ap</i> 8 %	<i>Ra</i> 2 %	
	<i>Pp</i> 5 %		<i>Ap</i> 16 %	<i>Tc</i> 9 %		<i>Tr</i> 5 %	<i>Tc</i> 3 %	
			<i>Tr</i> 11 %					
			<i>Lp</i> 4 %					
<b>Community weighted mean (CWM) leaf traits</b>								
SLA <sub>CWM</sub> (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	17.8 a	27.8 c	26.8 c	22.5 abc	19.1 ab	23.4 bc	24.3 bc	8.1***
LDMC <sub>CWM</sub> (mg g <sup>-1</sup> )	261.5 d	233.7 cd	228.6 bcd	229.5 cd	215.9 abc	189.5 ab	179 a	9.3***
LNC <sub>CWM</sub> (mg g <sup>-1</sup> )	20.1 bc	24.3 ab	27.2 a	19.5 c	23.3 ab	25.6 ab	23.9 ab	5.9***
LCC <sub>CWM</sub> (mg g <sup>-1</sup> )	429 b	446.7 c	439 bc	438.5 bc	435.4 bc	438.3 b	415.8 a	14.3***
LC:N <sub>CWM</sub>	21.7 a	18.8 ab	16.7 b	23.3 a	19 ab	18 b	17.6 b	4.9***
<b>Community functional diversity</b>								
FD <sub>Q</sub> (leaf traits)	0.18	0.48	0.72	0.39	0.10	0.24	0.10	
<b>Root trait</b>								
Root density (g cm <sup>-3</sup> soil)	5314 ab	9007 c	8237 bc	4939 ab	6247 abc	4916 ab	2883 a	6.7***
Values are means (n = 10). The station effect on community weighted mean traits and root density are indicated by F values of ANOVA (***P < 0.001). Means followed by a common letter in the same row are not statistically different from each other (Tukey's test, P < 0.05).								
SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; LCC, leaf carbon content; LC:N, leaf carbon to nitrogen ratio.								
<i>Lp</i> = <i>Lolium perenne</i> L.; <i>Lm</i> = <i>Lolium multiflorum</i> Lam.; <i>Hl</i> = <i>Holcus lanatus</i> L.; <i>Ra</i> = <i>Ranunculus acris</i> L.; <i>Pp</i> = <i>Phleum pratense</i> L.; <i>Tc</i> = <i>Taraxacum campyloides</i> G.E.Haglund; <i>Tr</i> = <i>Trifolium repens</i> L.; <i>Ap</i> = <i>Alopecurus pratensis</i> L.								

Whatman No. 42 filter paper. An aliquot (50  $\mu\text{L}$ ) of the filtrate was dried on Chromosorb (W30-60 Mesh; Sercon, Crewe, UK), packed in tin cups and the C concentration was measured using an IsoPrime mass spectrometer (Elementar, Lyon, France) connected to an elemental analyzer (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy).

Root density was calculated as the amount of root dry mass per  $\text{cm}^3$  of soil corrected with Cf as for the  $\text{SOC}_{\text{stock}}$ .

## II.5. Statistics

Statistical analyses were computed using 'R' (version 3.0.2, R Core Team, 2013). Data were analyzed by variance analysis (one-way ANOVA, linear model) (Sokal & Rohlf, 2003). Prior to ANOVA, a Shapiro-Wilk test (99 %) and a Bartlett test (99 %) were performed on each set of data so as to assess data normality and homogeneity of variances, respectively. The  $\text{SOC}_{\text{stock}}$  data did not fit the parametric test conditions and were inverse ( $1/X$ ) transformed prior to ANOVA. Tukey's tests were used to compare all treatments when the station effect was significant ( $P \leq 0.05$ ). Correlations between variables were evaluated by Pearson's correlation coefficients.

Functional parameters including traits, functional diversity, productivity, and C data were matched with the stations characteristic, relative to the management and the age as explanatory variables using canonical correspondence analysis (CCA) (Ter Braak, 1986). Over the graphical multidimensional representation, the CCAs provide multivariate correlation percentages, which are the ratio of the total inertia of the CCA to that of a first principal component analysis performed on the table of functional parameters. It allows evaluation of the importance of explanatory variables sets in the functional characterization of the stations. The relationships between each explanatory variable and the functional characterization of stations were tested using partial CCAs with the Monte Carlo permutation test (999,  $P < 0.001$ ). These multivariate analyses were performed using ADE-4 software (Thioulouse *et al.*, 1997).

## III. Results

### III.1. Vegetation and community functional parameters

Plant communities were dominated by two to five species, with station 3 being the most diversified (Table III.3). *Lolium perenne* L. was the dominant species in five of the stations representing up to 95 % of the dominant species

**Table III.4.** Correlation matrix for Pearson's coefficients involving community weighted mean traits in the seven stations (n = 70).

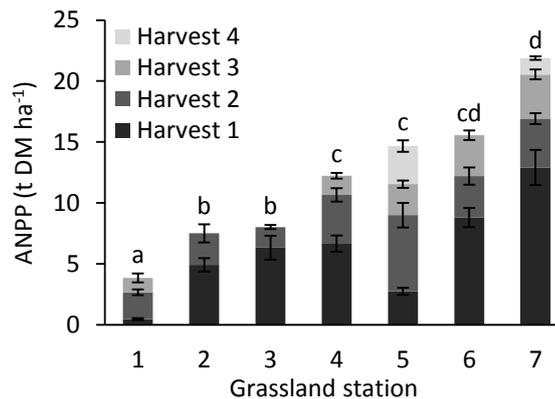
	SLA <sub>CWM</sub>	LNC <sub>CWM</sub>	LDMC <sub>CWM</sub>	LCC <sub>CWM</sub>
LNC <sub>CWM</sub>	0.34**			
LDMC <sub>CWM</sub>	-0.47***	-0.29*		
LCC <sub>CWM</sub>	ns	-0.27*	0.31**	
LC:N <sub>CWM</sub>	-0.31*	-0.93***	0.35**	ns

For the abbreviations see Table III.3.

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ ; ns, non-significant.

**Figure III.1.** Aboveground net primary productivity (ANPP, t DM ha<sup>-1</sup>) for each station, at each harvest in 2012. Values are means  $\pm$  standard errors (n = 10).

Accumulated ANPPs with a common letter are not statistically different from each other (Tukey's test,  $P < 0.05$ ).



relative cover in stations 5 and 7. A high relative cover of *Holcus lanatus* L. was observed in stations 2 and 3 (41 and 40 %, respectively). Legumes took part to the dominant species only in stations 3 and 6 as *Trifolium repens* L. with a proportion of 11 and 5 %, respectively.

The five CWM leaf traits assessed varied significantly among stations (Table III.3).  $SLA_{CWM}$  varied between 17.8 and 27.8 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>, with the lowest values corresponding to the stations that were submitted to grazing and over seeded (stations 1 and 5; Table III.2) and the highest to the exclusively mowed station (station 2).  $LDMC_{CWM}$  decreased gradually from 261.5 mg g<sup>-1</sup> in the oldest (station 1) to 179.0 mg g<sup>-1</sup> in the youngest station (station 7). The highest  $LNC_{CWM}$  value (27.2 mg g<sup>-1</sup>) and lowest  $LC:N_{CWM}$  value (16.7 mg g<sup>-1</sup>) was associated with station 3, which had the greatest proportion of *Trifolium repens* L. (11 %). Relationships between leaf traits are presented in Table III.4. The  $SLA_{CWM}$  and  $LNC_{CWM}$  values were positively correlated with each other, and both were negatively correlated with  $LDMC_{CWM}$ . We used  $LC:N_{CWM}$  as an indicator of leaf tissue quality and observed that it was positively correlated with  $LDMC_{CWM}$  and negatively with  $SLA_{CWM}$ . This ratio seemed mainly driven by  $LNC_{CWM}$  ( $r = -0.93$ ,  $P < 0.001$ ) and did not correlate to  $LCC_{CWM}$ .

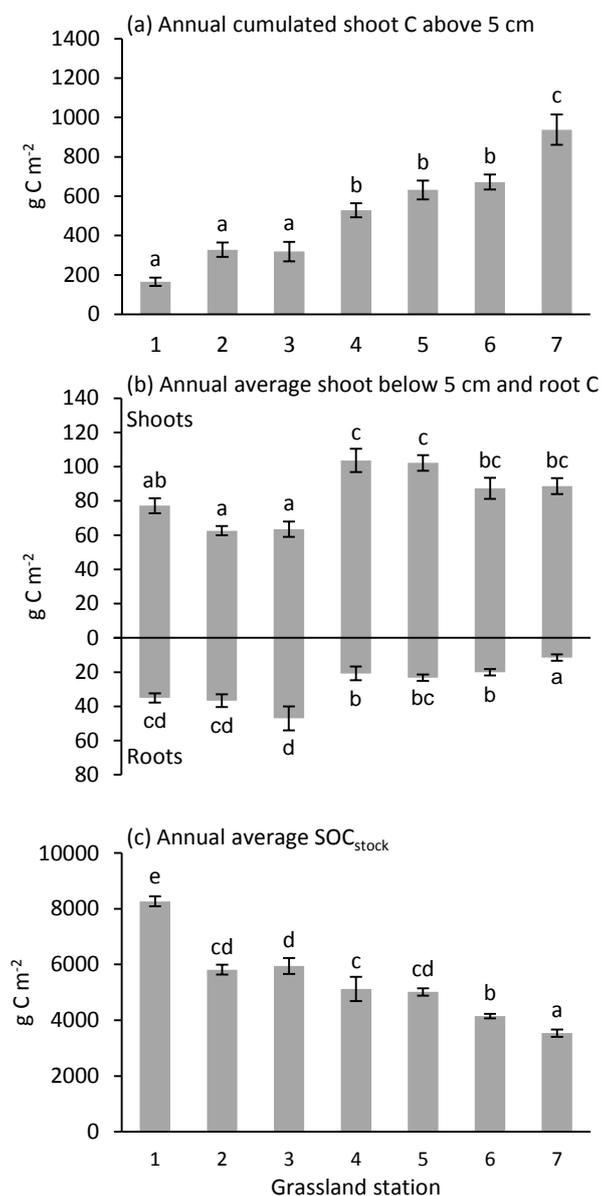
The community functional diversity was evaluated by the  $FD_Q$  index taking into account the five previous leaf traits (Table III.3).  $FD_Q$  showed the same trend as the number of dominant species and was the highest in station 3 (0.72), and the lowest in the youngest stations (0.10), stations 5 and 7, which were dominated by *Lolium perenne* L. Root density varied between stations (Table III.3), from 2883 to 9007 g of root per cm<sup>3</sup> of soil, with the lowest values corresponding to the youngest station (station 7).

Annual ANPP (Figure III.1) was calculated as the sum of above 5 cm vegetation harvests throughout the year. It varied largely among stations ( $F = 44.5$ ,  $P < 0.001$ ) and increased gradually from the oldest (station 1: 3.8 t DM ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) to the youngest grassland (station 7: 21.9 t DM ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>).

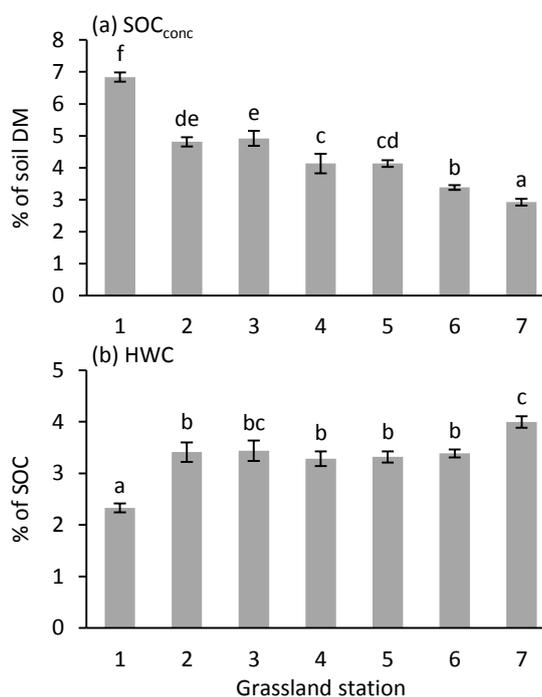
### III.2. Vegetation and soil carbon pools

C pools were measured in shoots, above- and below 5 cm, in roots and in soil for each harvest in 2012 in the seven grassland stations (Figure III.2). The above 5 cm C pool, corresponding to the fraction that can be exported several times a year through cutting or grazing, is the sum of all 2012 harvests (Figure III.2a), while the three other C pools, which are not exported, are shown as averages (Figure III.2b,c). The amount of C in the vegetation above 5 cm varied from 165.2 to 937.6 g C m<sup>-2</sup> ( $F = 35.3$ ,  $P < 0.001$ ). It followed a similar pattern as

**Figure III.2.** Plant and soil C pools ( $\text{g C m}^{-2}$ ) in the seven grassland stations. (a) Annual accumulated shoot C above 5 cm, (b) annual average shoot and root C below 5 cm and (c) annual average  $\text{SOC}_{\text{stock}}$ . Annual accumulated shoot C in the above 5 cm vegetation C is calculated as the sum of all 2012 harvests. Annual average shoot and root C below 5 cm and  $\text{SOC}_{\text{stock}}$  are means of all 2012 harvests. Values are means  $\pm$  standard errors ( $n = 10$ ). Means with a common letter within each panel are not statistically different from each other (Tukey's test,  $P < 0.05$ ).



**Figure III.3.** Soil organic C ( $\text{SOC}_{\text{conc}}$ ) and hot-water extractable soil C (HWC) in the seven grassland stations. (a)  $\text{SOC}_{\text{conc}}$  expressed as a percentage of soil dry mass and (b) HWC expressed as a percentage of  $\text{SOC}$ . Values are means  $\pm$  standard errors ( $n = 10$ ). Means with a common letter within each panel are not statistically different from each other (Tukey's test,  $P < 0.05$ ).



the annual ANPP and thus decreased with the grassland age. For all stations, the majority (78.6 to 97.0 %) of C was located belowground in the 0-10 cm depth soil pool (Figure III.2c). The  $SOC_{stock}$  values ranged from 3539 (station 7) to 8266 g C m<sup>-2</sup> (station 1), with the highest amount corresponding to the least productive station ( $F = 54.9, P < 0.001$ ). Compared to soil, roots represented a very small C pool (from 11.4 to 47.0 g C m<sup>-2</sup>), which was the highest in the three least productive stations (1, 2 and 3) (Figure III.2b) ( $F = 17.1, P < 0.001$ ), and all of which were characterized by high root density (Table 3). The amount of C stored in stubble, the aboveground vegetation below 5 cm, was higher than the amount of C in roots, and differences were higher in the most productive stations ( $F = 12.4, P < 0.001$ ).

The  $SOC_{conc}$  in soil and the HWC percentages in the SOC were assessed to compare stations (Figure IV.3). The  $SOC_{conc}$  (Figure III.3a) increased with the age of grasslands ( $F = 58.7, P < 0.001$ ) and presented a similar trend to  $SOC_{stock}$  (Figure III.2c). The  $SOC_{conc}$  ranged from 2.9 % of soil dry mass in station 7 to 6.8 % in station 1. The quality of SOC, apprehended from the percentage of HWC in SOC, varied with stations ( $F = 14.3, P < 0.001$ ). The youngest grassland (station 7) was characterized by a high percentage of HWC in the SOC (3.99 %) while this percentage was the lowest (2.33 %) for the oldest grassland, corresponding to station 1 (Figure III.3b). In the other five stations, the percentages of HWC were intermediate (around 3.37 %).

### III.3. Relationships between plant community functioning and soil C stocks

Pearson's correlations revealed strong relationships between vegetation community parameters and soil C pools (Table III.5). The  $SOC_{stock}$  was correlated positively with  $LDMC_{CWM}$  and  $LC:N_{CWM}$  and negatively correlated with  $SLA_{CWM}$  and  $LNC_{CWM}$ . Among functional parameters,  $LDMC_{CWM}$  was the best functional indicator when focusing on the SOC with the highest correlation coefficient ( $r = 0.56, P < 0.001$ ). Pearson's correlations also revealed that the HWC percentage in SOC, negatively correlated to  $SOC_{stock}$ , can be an indicator of fast growing communities, as this percentage was positively correlated with  $SLA_{CWM}$  and  $LNC_{CWM}$  and negatively with  $LDMC_{CWM}$  and  $LC:N_{CWM}$ . No correlation between functional diversity ( $FD_Q$ ) and soil C pools was observed. ANPP was negatively correlated with  $FD_Q$ ,  $LDMC_{CWM}$  and  $SOC_{stock}$  but positively correlated with the HWC percentage. Surprisingly, no relation between plant productivity and traits characterizing plant communities was observed.

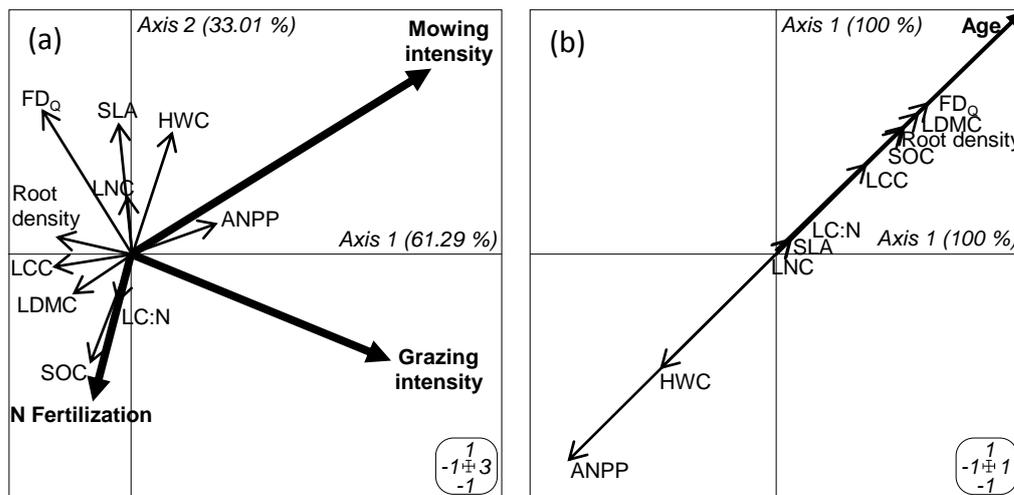
Two CCAs were carried out on plant community traits and soil C pools using the characteristics relative to grassland management (Figure III.4a) and age

**Table III.5.** Correlation matrix for Pearson's coefficients, for the plant community parameters and soil C pools of the seven stations (n = 70).

	SLA <sub>CWM</sub>	LNC <sub>CWM</sub>	LDMC <sub>CWM</sub>	LCC <sub>CWM</sub>	LC:N <sub>CWM</sub>	FD <sub>Q</sub>	Root density	Annual ANPP	SOC <sub>stock</sub>
SOC <sub>stock</sub>	-0.39***	-0.48***	0.56***	ns	0.40***	ns	ns	-0.56***	-
HWC	0.37**	0.31*	-0.44**	ns	-0.28*	ns	ns	0.56***	-0.76***
Annual ANPP	ns	ns	-0.61***	-0.40***	ns	-0.45***	-0.32**	-	-

Annual aboveground primary productivity (Annual ANPP); soil organic carbon (SOC) was measured in g C m<sup>-2</sup> and hot-water extractable carbon (HWC) in % of SOC. For the other abbreviations see Table III.3.

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ ; ns, non-significant.



For abbreviations see Table III.3 and Table III.5

**Figure III.4.** Scatter-grams of the CCAs that match functional parameters (plant traits, functional diversity, productivity, SOC and HWC) with explanatory variables (bold): (a) management parameters (grazing intensity, mowing intensity, and fertilization) and (b) age. Grazing intensity is the stocking rate, mowing intensity corresponds to the number of cuts each year, and fertilization is the sum of organic and inorganic fertilization expressed in N equivalents (see Table 2 for units). Inertial percentages of axes are given in brackets.

(Figure III.4b) as explanatory variables. The first objective of these analyses was to identify the variables that contribute the most to the variance among stations. The second objective was to explain the functioning of the different grasslands (evaluated by plant traits, functional diversity, productivity, HWC and SOC<sub>stock</sub>) by the variation in the explanatory variables. The Monte Carlo permutation tests (999,  $P < 0.001$ ) revealed that all the chosen variables tested separately (mowing intensity, grazing intensity, fertilization and age) were significantly implicated in the explanation of the functional characterization of stations. All together, the management parameters explained 37.7 % of the variance contained in the functional parameters table (mowing intensity, 11.9 %; grazing intensity, 10.7 % and fertilization, 6.6 % when analyzed separately), while their age explained 23.5 % of this variance. Among management parameters, grazing and mowing intensities were the best explanatory variables (Figure III.4a). They both constituted the intensity or amount of biomass removed and were linked to productivity (ANPP). Fertilization was the least explanatory variable and was not closely linked to the intensity of mowing or grazing. Mowing intensification induced the reduction in SOC<sub>stock</sub>. Grazing intensification induced the reduction in functional diversity. The second CCA (Figure III.4b) only examined one explanatory variable, the age of grasslands since last seeding, and thus examines the relationship between functional parameters along a unique gradient. Grassland age drove LDMC<sub>CWM</sub>, FD<sub>Q</sub>, root density and SOC<sub>stock</sub> positively. Inversely, the ANPP and HWC decreased with the age of the grassland. LNC<sub>CWM</sub>, LC:N<sub>CWM</sub> and SLA<sub>CWM</sub>, close to the origin, appeared independent from the age of grasslands.

#### **IV. Discussion**

The main focus of our study was to examine how plant community functioning may affect soil C stocks in grasslands of various ages and subjected to different management practices. We evaluated C stocks in the different plant and soil compartments and measured CWM plant traits to assess the functioning and the functional diversity of the grassland communities.

This study was based on the analysis of a set of seven temperate Normandy grasslands of various ages in an experimental farm (from 1-year-old temporary grasslands to 30-years-old permanent grasslands) and various management practices (various grazing, mowing and fertilization intensities) applied in the same way since establishment. The SOC content ranged between 2.9 and 6.8 % of the soil dry mass, which is largely above the threshold (2 %) under which a serious decline in soil quality occurs (Loveland & Webb, 2003). These relatively high SOC contents could be explained by the soil texture with its

high proportion of clay because clay is known to stimulate organic matter stabilization by the formation of aggregates that decrease C-turnover rates (Balesdent *et al.*, 2000; Don *et al.*, 2009).

#### **IV.1. C pools in the plant-soil system**

Stubble, which is the shoot biomass remaining after cutting, can accumulate large amounts of C reserves that are mobilized to ensure regrowth and are thus involved in C re-allocation above the cutting level (Morvan-Bertrand *et al.*, 1999a, 1999b). These organs are also implied in belowground C allocation through litter deposition and through belowground C allocation to roots. Similarly, roots contribute to C transfer in soils through their death and rhizodeposition resulting from exudation, mucilage production and sloughing from living roots (Nguyen, 2003; Steinbeiss *et al.*, 2008). Stubble and roots then represent key compartments of the grassland C cycle, even if they constitute a small proportion of grassland C pools, and they respectively constitute 1.4 % and 0.4 % of the total C in the plant-topsoil system. Ammann *et al.* (2009) estimated that 2.3 % of C is contained in aboveground vegetation and 2.6 % in roots, while soil contains 95.1 % of the C stocks, when the mean aboveground biomass is considered before harvest in the 0-20 cm soil horizon in temperate grasslands. In line with these results, we found a very high proportion of the total C stock in the soil (89.3 %) when considering the mean of biomasses before harvest and the 0-10 cm soil horizon. The vegetation compartment above 5 cm, which contained on average 8.9 % of the total amount of C, did not constitute a storage pool because this compartment is removed several times a year through cutting or grazing.

#### **IV.2. Grassland age, management practices and C stocks**

The highest C stocks were observed in the least productive stations. These stations were also the oldest. Indeed, the age of grasslands was responsible for 23.5 % of the variance in functional parameters and soil C pools between stations. Tillage is largely recognized as a management practice with a strong negative impact on SOC stocks through its stimulation of soil respiration and through soil structure damage (Balesdent *et al.*, 2000; Liu *et al.*, 2006; Powlson *et al.*, 2011a; Post *et al.*, 2012). Microbial abundance tends to decrease with the age of the grassland (Higashida & Takao, 1986), which may contribute to a decrease in the organic matter decomposition rate. Consequently, short duration grasslands, submitted to periodic tillage and re-sowing, tend to have lower soil C storage rates than permanent grasslands (Soussana *et al.*, 2004). In line with these hypotheses, SOC stocks increased in our study from young to old stations.

However, contrasting SOC stocks were measured in the three older stations with a similar age.

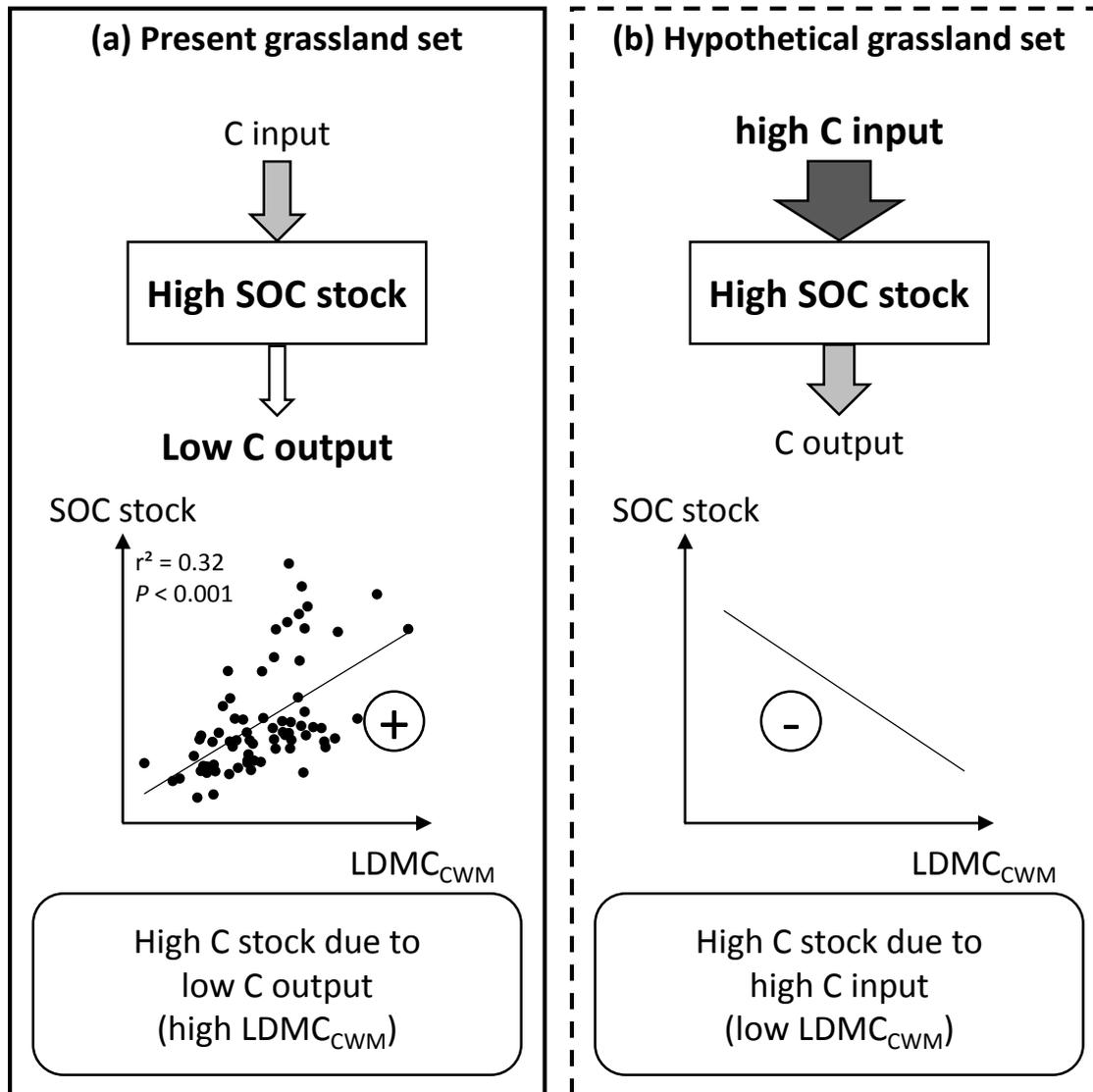
The effects of management practices on soil C pools and on plant community functional traits are difficult to decipher because management practices act on ecosystem functioning *via* simultaneous effects on floristic composition and soil functioning. The youngest grasslands with low C stocks were all characterized by communities highly dominated by perennial ryegrass (*Lolium perenne*) while the oldest ones with high C stocks differed in their flora (Table 3). Among the three oldest stations, station 3 with a low grazing intensity and no fertilization differed from the two others by a high relative cover (30 %) of meadow buttercup (*Ranunculus acris*), which is known as a weed of old extensive grasslands (Bourdôt & Lamoureaux, 2002). As revealed by CCA, mowing intensification induced the reduction in SOC stocks, while grazing intensification led to the decrease in functional diversity. This analysis also revealed that fertilization, including mineral and organic fertilizer, was the least explanatory variable. Intensification of grassland management is generally associated with fertilization intensification and grazing and mowing intensification. In this CCA, fertilization was not closely linked to the intensity of mowing or grazing. This result can be explained by the fact that all stations except one are grazed and that the N input evaluation did not take into account the spread of urine and feces during grazing.

### **IV.3. Links among soil C stocks and plant community functioning**

A high C storage related to high C input has been observed by Tilman *et al.* (2006) and Fornara & Tilman (2008) in a set of temperate grasslands. Leifeld *et al.* (2011) and Conant (2012) have shown that increasing production by N fertilization in young grasslands led to an increase in C storage. In compiling data on the influence of grassland management on soil C from 17 countries, Conant *et al.* (2001) identified that fertilization and other management improvements that were applied to increase forage production, increased soil C concentrations in 74 % of studies. C sequestration is not always related to productivity. By simulating two fertility scenarios in permanent grasslands, Soussana *et al.* (2004) demonstrated that even if a moderate N fertilization increases both biomass production and C sequestration in nutrient-poor permanent grasslands, a high fertilization decreases C sequestration. Similarly, in a long-term biodiversity restoration experiment, De Deyn *et al.* (2011) observed a decrease in plant biomass production in parallel to an increase in C sequestration in grasslands. C sequestration was not measured in our study but the negative correlation between the SOC<sub>stock</sub> and ANPP suggests a similar functioning. Inverse

relationships between C storage and biomass production indicate that in these cases C sequestration is not driven by C input but rather depends on the C output rate. The organic matter decomposition rate, which is the C output, depends on both the quality of plant tissues and soil microbial activity. C sequestration can be promoted through a decrease in organic matter mineralization due to a slow degradation of plant residues (Fornara *et al.*, 2011). Conversely, C sequestration can be reduced by high fertilization, which increases the organic matter mineralization rate (Soussana *et al.*, 2004). The positive relationship observed between  $LDMC_{CWM}$  and  $SOC_{stock}$  and the weighting of traits along the axis of the CCA supports the hypothesis of a strong effect of plant tissue quality on SOC stocks. Similar positive relationships between soil C content and  $LDMC_{CWM}$  have been observed in a Mediterranean old field succession (Garnier *et al.*, 2004) and in nutrient poor natural grasslands (Suter & Edwards, 2013). Conservative species as defined by low SLA and LNC and high LDMC and LC:N promote C storage particularly below ground (Wardle *et al.*, 2012) and their presence may limit C output. The established relationships between traits at the species level (Westoby, 1998; Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004) are observed here at the community level with  $SLA_{CWM}$  and  $LNC_{CWM}$  being negatively correlated with  $LDMC_{CWM}$  and  $LC:N_{CWM}$ . Our productive grasslands are characterized by high  $LNC_{CWM}$  and low  $LDMC_{CWM}$  and this community trait pattern has already been related to low litter lignin content and rapid litter decomposability (Garnier *et al.*, 2004; Queded *et al.*, 2007; Fortunel *et al.*, 2009). We found no evidence of a relationship linking  $SLA_{CWM}$  or  $LNC_{CWM}$  to ANPP but we observed a strong negative relationship between  $LDMC_{CWM}$  and plant production. Thus,  $LDMC_{CWM}$  appears here as the more relevant trait when analyzing the relationship between grassland functioning and both ANPP and SOC.  $LDMC_{CWM}$  is linked to both C input and C output because it is negatively related to ANPP (C input) and mineralization (C output). These relationships between LDMC and both C input and output are conflicting when focusing on SOC stocks. De Deyn *et al.* (2008) have established that fast-growing species contribute to soil C pools through the input of large amounts of C whereas slow-growing species contribute to soil C pools through the input of highly concentrated C forms.

The highest C stocks were measured in the oldest grasslands, which are also the least productive and characterized by a more conservative syndrome resulting in a positive relationship between  $LDMC_{CWM}$  and SOC stocks. However, the age of grasslands explained only 23.5 % of variance in the functional parameters, thus confirming that community functioning acts largely on the C cycle in the ecosystem (De Deyn *et al.*, 2008). Assuming that the C stocks



**Figure III.5.** Model for the link between plant community functioning and soil C stocks in temperate grasslands. The inset graphs show the relationship between SOC stocks (y-axis) and LDMC<sub>CWM</sub> (x-axis). **(a) Grassland set from this study:** the positive relationship may indicate that a high C stock is due to low C output (low organic matter decomposition rate). **(b) Hypothetical grassland set:** a negative relationship may indicate that a high C stock is due to high C input (high primary biomass production).

measured here result from C storage that has occurred in grasslands developed on similar initial soils but submitted to different management practices resulting in different plant community functioning, we propose a conceptual model of this relationship. The positive relationship between  $LDMC_{CWM}$  and SOC stocks could indicate that the effect of plant community on SOC accumulation is mainly explained by its effect on C output, promoting C sequestration (Figure III.5a). In this case, a trade-off must be found to ensure a high forage production without promoting organic matter mineralization and thus promote a synergy between the two ecosystem services: primary productivity and C storage. In other grassland sets a negative relationship between SOC stocks and  $LDMC_{CWM}$  may indicate that the plant community's impact on SOC accumulation is mainly due to its effect on C input, with exploitative species-rich communities promoting C sequestration (Figure III.5b). The negative relationship may exist in cases where high C storage related to high C input has been observed (Tilman *et al.*, 2006; Fornara & Tilman, 2008). Soussana & Lemaire (2014) have proposed that the relationship between net primary productivity and soil C sequestration depends on the gradient of the grassland intensification. Future work with a larger panel of grasslands, including for example a gradient of intensification, is needed to test whether the slope sign of the relationship between  $LDMC_{CWM}$  and SOC stocks is a valid indicator of C cycling in the plant-soil system that could be extended to other grassland sets.

Even if our work suggests that the functional composition of vegetation and the underlying trait spectra constitute important drivers of C stocks, we did not find evidence of a relationship between functional diversity ( $FD_Q$ ) and C stocks. This finding is not in agreement with previous studies demonstrating that plant species richness and functional richness expressed as the number of functional groups may promote C sequestration (Steinbeiss *et al.*, 2008; De Deyn *et al.*, 2009; Wardle *et al.*, 2012). However, Wardle *et al.* (2012) have shown that this relationship is not due to an effect of diversity *per se* on soil C sequestration but is due to the fact that diversity and soil C sequestration are driven by similar factors. Cong *et al.* (2014) suggested that this effect is due to the stimulation of plant productivity with increasing species richness. De Deyn *et al.* (2009) attribute this effect to the "sampling effect hypothesis" which postulates that a greater diversity induces a higher opportunity to include species that improve productivity and C storage such as legumes.

Our study focused on C stocks in grasslands but we did not measure C fluxes. Nevertheless, the measurement of HWC in the topsoil provided us

information about C dynamics. This HWC pool, which is a component of the labile SOC, originates from soil microbial biomass, root exudates and lysates (Leinweber *et al.*, 1995). HWC thus constitutes the readily-decomposable soil organic matter that is more sensitive to changes than SOC (Ghani *et al.*, 2003) and can be monitored to estimate the supply of decomposable SOC in soils (Schulz, 2002). In temperate grasslands, Breulmann *et al.* (2012) observed that HWC represents 4 % of SOC in the 0-30 cm topsoil, with the largest percentage detected in the 0-10 cm layer. In the seven stations studied here, HWC in the 0-10 cm layer ranged between 2.3 and 4.0 % of SOC.

The low HWC proportion observed in the less productive stations supports the hypothesis of high C stocks resulting from slow degradation of plant residues. Inversely, both high litter decomposition and high root exudation could explain the high HWC proportion in the highly productive stations. This finding is consistent with Breulmann *et al.* (2012) who observed higher decomposition of root litter in high productivity grasslands. These authors have shown that the quality of C entering soils is a key factor that may lead to fungal dominance of the soil microbial community with slow C turnover in low productive grasslands. Moreover, exudation of soluble organic C by plant roots is increased by defoliation (Bardgett *et al.*, 1998), which can lead to an increase in soil microbial biomass (Guitian & Bardgett, 2000) and an increase in the litter decomposition rate (Kuzyakov *et al.*, 2007). The intensive defoliation in our most productive stations could lead to significant exudation that may contribute to the high HWC proportion. High HWC content in soil with low SOC stocks could then indicate a high organic matter turnover.

## V. Conclusion

This study shows that plant community functioning, as the result of grassland age and management, affects soil C stocks. The more the community is characterized by traits indicating resource conservation, the higher the C stock in the soil. The analysis of the relationships between plant community functional traits and C stocks in our grasslands indicated that  $LDMC_{CWM}$  was the best predictor of SOC stock.

## Acknowledgements

This research was supported by the Conseil Régional de Basse-Normandie, the University of Caen Basse-Normandie and INRA. We thank B. Blanchet from the INRA Experimental Domain of Le Pin-au-Haras for his collaboration and the UMR EVA technical staff for their skillful assistance. We are grateful to Laurence

Cantrill for English language correction and to the PLATIN' (Plateau d'Isotopie de Normandie) core facility for all the element analysis used in this study.

---

## CHAPITRE IV

### Dynamique du C dans la plante et le sol au cours d'une année d'exploitation de prairies

---



## CHAPITRE IV

### Dynamique du C dans la plante et le sol au cours d'une année d'exploitation de prairies

---

#### *Préambule*

Dans le chapitre précédent nous nous sommes attachés à quantifier les stocks de C dans les compartiments de la prairie et à les relier au fonctionnement des communautés végétales. La quantification des stocks de C a été obtenue en moyennant les données issues des prélèvements effectués au cours de la période d'exploitation. Le présent chapitre a pour but d'évaluer la dynamique saisonnière de ces stocks dans les mêmes compartiments du système plante-sol.

Pour les sept prairies, les prélèvements d'ores et déjà effectués durant la période d'exploitation des prairies du printemps à l'automne 2012, ont été complétés par un prélèvement à la fin de l'hiver 2013 puis un prélèvement avant la première exploitation en 2013. En complément des données de C total dans les compartiments de la plante et du C organique et C soluble dans le sol, les réserves carbonées dans les compartiments de la plante ont été analysées.

L'article présenté dans ce chapitre est intitulé « Carbon dynamics in plants and soil along a one-year exploitation of grasslands » et est en préparation pour soumission à la revue *Plant & Soil*.

## **Carbon dynamics in plants and soil along a one-year exploitation of grasslands**

Caroline Kohler<sup>a,b,c</sup>, Servane Lemauviel-Lavenant<sup>a,b,c</sup>, Jean-Bernard Cliquet<sup>a,b,c</sup>,  
Marie-Laure Decau<sup>a,b,c</sup>, Yves Gallard<sup>d</sup> and Annette Morvan-Bertrand<sup>a,b,c\*</sup>

<sup>a</sup>Normandie Univ, France

<sup>b</sup>UCBN, UMR 950 Ecophysiologie Végétale & Agronomie, nutrition NCS, F-14032  
Caen, France

<sup>c</sup>INRA, UMR 950 EVA, F-14032 Caen, France

<sup>d</sup>Domaine Expérimental INRA Le Pin UE326, F-61310 Le Pin-au-Haras, France

\*Corresponding author: Annette Morvan-Bertrand,  
annette.bertrand@unicaen.fr, tel. +33 (0)2 31 56 53 03, fax +33 (0)2 31 56 53 60

In preparation for submission to *Plant & Soil*

## **Abstract**

*Background and Aims.* The C balance in grasslands is driven by variations in C input, C allocation belowground in roots and soil and C output with complex interactions. This study aimed at examining plant and soil C dynamics and their relationships along a one-year exploitation of grasslands.

*Method.* We used a set of seven grasslands differing for their productivity in an experimental farm in Normandy (France) and sampled four compartments: above- and below-5-cm shoots, roots and 0-10 cm topsoil. Total C amounts and labile C contents in plants (water-soluble carbohydrates, WSC) and in topsoil (hot-water extractable C, HWC) were measured along a year in each grassland station.

*Results.* Three distinct periods corresponding to exploitation, rest and early spring regrowth were evidenced on the basis of total and soluble C dynamics in plants and soil. Fructans and sucrose appeared as the more relevant carbohydrates when studying C dynamics in plants. SOC stocks were correlated positively with root total C and negatively with topsoil HWC contents. A strong positive relationship was observed between HWC contents in topsoil and sucrose contents in the below-5-cm shoot compartment during early spring.

*Conclusions.* Dividing the year according to grassland exploitation and seasons appeared relevant for the study of C dynamics in the plant and soil compartments, particularly for soluble C dynamics. The correlation between SOC and root C indicates that roots are a major source of C for soil all along the year. The strong positive link between HWC and sucrose concentration in shoot bases during the early spring regrowth suggests that exudation of sucrose is a significant source of organic C in the soil during this season. Even if C sequestration may be higher in young productive systems, the comparison of C stocks in grasslands of different ages suggests that the conservation of old grasslands is a key way to maintain C stocks.

## **Key-words**

Fructan, labile C, seasonal variation, SOC, soil HWC, water-soluble carbohydrates.

## I. Introduction

Soils of temperate grasslands contain high concentrations of organic matter, in a smaller extent than peat soils but with higher areas. Temperate grasslands are one of the dominant land uses in Europe, covering 80 million hectares or 22 % of the EU-25 land area (European Environment Agency, 2005). Grasslands are potential carbon (C) sinks or C sources depending on their management. The effect of management on soil C storage is complex as the intensity of grassland production acts both on primary production, resulting from the C flow from the atmosphere to plants, and on the quality of soil organic matter (SOM) and thus on the mean residence time of C in soil (Soussana *et al.*, 2004). Intensification of management for high aboveground production may increase soil C sequestration by enhancing primary productivity and thus C input in the plant-soil system (Conant *et al.*, 2001; Ammann *et al.*, 2007; Soussana *et al.*, 2007b; Leifeld *et al.*, 2011). C input can also be increased when primary productivity is enhanced by an overyielding process linked to biodiversity restoration in an extensification context with cessation of fertilization (De Deyn *et al.*, 2011).

C output also depends on management practices. Grassland ecosystems adapted to frequent disturbances by grazing and cutting store less C compared to ecosystems adapted to a low disturbance regime (Klumpp *et al.*, 2007b). Accordingly, extensification by the reduction of herbage use increases leaf C and dry matter content of dominant species (Louault *et al.*, 2005), thus producing litter with lower decomposability (Klumpp *et al.*, 2009). In a meta-analysis, Soussana & Lemaire (2014) have assessed the effect of grassland intensification by mowing and grazing and by N fertilizer application on ecosystem services. Maximum C sequestration is obtained for a moderate intensification. A strong intensification leads to a large decline in soil C sequestration while an extensification leads to a small decline in C sequestration.

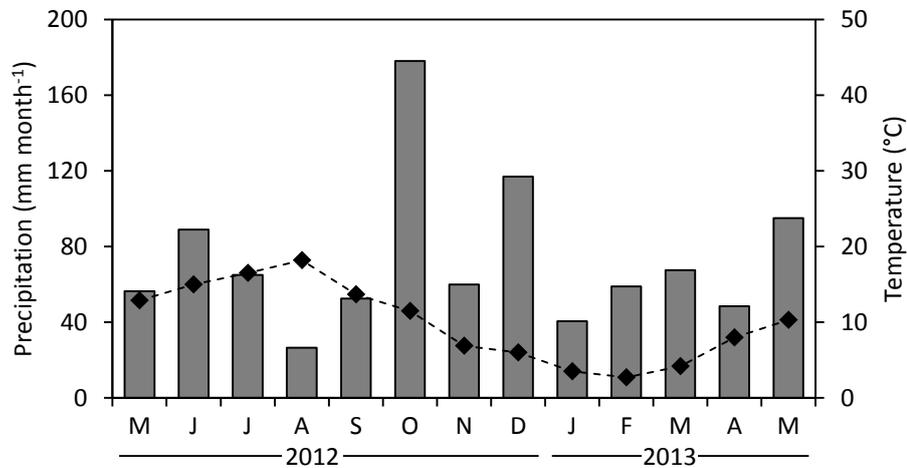
C enters the ecosystem through atmospheric carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) assimilation by plants photosynthesis resulting in the production of carbohydrates. Carbohydrates are used to synthesize other C compounds for plant growth and development, or to sustain energy demand for respiration which leads to C release in the atmosphere as CO<sub>2</sub>. When the photosynthetic yield exceeds the plant requirement for growth and development, carbohydrates are converted into storage compounds. In fructan accumulating species, starch contents are generally low compared to water-soluble carbohydrates (WSC), which consist mainly in fructans, sucrose, glucose and fructose (Chatterton *et al.*, 1989; Janeček *et al.*, 2011; Jensen *et al.*, 2014). Fructans are soluble fructose

polymers synthesized from sucrose (White, 1973; Pollock & Cairns, 1991). They accumulate in shoot bases composed of leaf sheaths and the enclosed leaf growth zone (Pollock & Cairns, 1991) and in stem-derived belowground organs (Sheard, 1967; White, 1973; Janeček *et al.*, 2011) of C3-grasses, which dominate in temperate grasslands. Grassland *Asteraceae* can also accumulate large amounts of fructans in roots and rhizomes (Van den Ende *et al.*, 2000; Wilson & Michiels, 2003; Janeček *et al.*, 2011). In other grassland forbs as legumes, C is mainly stored as starch in stems, rhizomes and roots (Brocklebank & Hendry, 1989; Baur-Höch *et al.*, 1990; Janeček *et al.*, 2011).

Storage carbohydrate contents can vary widely along the year. In cool-season perennial grasses, carbohydrate reserve contents generally increase during the growing season, that is until late spring when the vegetation is mown (Mcgrath, 1988), otherwise until late autumn (Pollock & Jones, 1979), and they decrease during winter (Pollock & Jones, 1979). Carbohydrate reserves are mobilized when the demand of C for growth and energy exceeds the yield of photosynthetic C (Chapin *et al.*, 1990). The decrease of C assimilation can be due to a reduction in the photosynthetic activity or to the removal of photosynthetic tissues. In grassland species, defoliation due to mowing or grazing induces a rapid mobilization of C reserves located in the preserved tissues, *i.e.* in the basal part of shoots and in belowground organs (Davidson & Milthorpe, 1966b; White, 1973; Prud'homme *et al.*, 1992). C released by carbohydrate reserve mobilization is exported to leaf growth zones to sustain regrowth (Amiard *et al.*, 2003).

C assimilated by plant enters the soil *via* two paths, shoot and root litter deposition or rhizodeposition of organic C by living roots. In exploited grasslands, a large part of the shoot compartment is removed before senescence, limiting shoot litter (Medina-Roldán *et al.*, 2012). Thus, root litter deposition and rhizodeposition provide the major part of C input to the soil. Plant-derived C compounds in the soil are transformed by microorganisms which use them for energy and growth which results in the release of CO<sub>2</sub> in the atmosphere (Medeiros *et al.*, 2006).

Root litter transformation is an important determinant of C accumulation in soil and is affected by root litter quality (Silver & Miya, 2001). This transformation can be followed through the study of labile C. Labile soil C fractions with a short turnover time can respond more sensitively to changes in management practices and environmental conditions than total SOM (Laik *et al.*, 2009; Lee *et al.*, 2009; Strosser, 2010; Sequeira *et al.*, 2011). Labile C is often measured through the hot-water extractable soil C (HWC) fraction, that consists mainly of soil microbial biomass, root exudates and root lysates (Leinweber *et al.*,



**Figure IV.1.** Ombrothermic diagram showing the monthly cumulated precipitation (bars) and the mean air temperature (line) at the experimental site over the experimental period (from May 2012 to May 2013). The scales are adapted to the Oceanic climate ( $P = 4T$ ).

**Table IV.1.** Age since last seeding, management regime (grazed/mowed), fertilization, annual ANPP (aboveground net primary productivity) in 2012 and 0-10 cm topsoil SOM (soil organic matter) content of the seven grassland stations. For ANPP and SOM values are means  $\pm$  standard errors ( $n = 10$ ).

Station	1	2	3	4	5	6	7
Age since last seeding (years)	> 30	> 30	> 30	12	11	4	1
Grazed (G)/mowed (M)	G	M	G/M	G/M	G	G/M	G/M
Mineral fertilization (kg N ha <sup>-1</sup> )	80	114	0	114	81	150	156
Organic fertilization (kg N ha <sup>-1</sup> )	0	45	0	39	0	35	0
2012 ANPP (t DM ha <sup>-1</sup> )	3.8 (0.5)	7.5 (0.8)	8.0 (0.9)	12.2 (0.7)	14.7 (1.0)	15.6 (0.8)	21.9 (1.8)
0-10 cm topsoil SOM (%)	13.5 (0.3)	9.6 (0.2)	10.3 (0.4)	7.3 (0.2)	8.0 (0.1)	6.8 (0.1)	6.0 (0.2)

1995) and it is considered as a good indicator of short-term variations in soil C pools.

The objectives of the present study were to analyze the dynamics of C stocks in plant compartments (shoot above 5 cm, shoot below 5 cm and root) as well as in soil, and to assess the relationships between plant and soil soluble C (*i.e.* plant WSC and soil HWC). To achieve these goals, we used a set of seven mown and/or grazed temperate grasslands in an experimental farm in Normandy, France. These grasslands present similar soil properties but various ages from young temporary grasslands (one year) to old permanent grasslands (> 30 years) and various management practices applied unchanged since their establishment. We examined the dynamics of total and soluble C in plant compartments and in soil along a one-year exploitation of the grasslands.

## II. Materials and methods

### II.1. Study site and experimental design

The study was conducted on seven grassland stations at the INRA Experimental Domain of Le Pin-au-Haras in the north-western part of France (Normandy, France, 48°73' N, 0°17' E, 191 m a.s.l.). In this experimental domain, land use and management history have been documented for thirty years. This offers the opportunity to work on grasslands managed with well-known and consistent management practices since their first establishment. The climate is temperate and over a 30-year period (1983-2013) the mean annual precipitation was 725 mm and the average daily air temperature was 10.1 °C. Our experiment took place from May 2012 to May 2013 with an annual precipitation of 828 mm and an average daily air temperature of 10.1 °C over this period. The monthly cumulated precipitation and mean air temperature are given in Figure IV.1 in an ombrothermic diagram adapted to the Oceanic climate. The seven stations were located within an area of 3 km<sup>2</sup> where soils were basically the same and classified as Eutric Cambisol (IUSS Working Group WRB, 2006) developed on green clay. Basic soil properties of the seven grassland stations were described by Kohler *et al.* (submitted). Briefly, the topsoil (0-20 cm) was a sandy clay loam with a pH ranging from 6.1 to 7.9 and a calcium carbonate equivalent ranging from 0.7 to 1.5 %. Stations 1 to 3 have been grasslands for more than 30 years, while stations 4 to 7 were croplands cultivated with corn before their conversion to grasslands in 1991, 1995, 2008 and 1995, respectively. The seven grassland stations (from 2.5 to 12 ha) were classified on the basis of their age (Table IV.1). They were grazed, mowed (1 to 3 cuts per year) or both. Plant communities were dominated by *Lolium perenne* L. (stations 1, 4, 5, 6 and 7), by *Lolium*

*multiflorum* Lam. (station 2) or by *Holcus lanatus* L. (station 3) and station 3 was the most diversified. Fertilization ranged from 0 to 185 kg N ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> and was provided through mineral and/or organic supply. For all stations, the annual aboveground net primary productivity (annual ANPP) was measured in 2012 and allowed to discriminate the oldest and least productive stations from the youngest ones. The soil organic matter (SOM) content was measured in topsoil (0-10 cm) and appeared to be the lowest for the young stations. For each station, a 1000 m<sup>2</sup> square was defined inside the area in a homogeneous zone of vegetation with a buffer zone of at least 20 m width. In each station, ten sampling points were placed regularly along the diagonals of the 1000 m<sup>2</sup> square. Sampling points were shifted by one meter between each sampling date.

## II.2. Soil and vegetation sampling

In each grassland station, vegetation and soil were collected along one year of exploitation, from the first exploitation of spring 2012 to the first exploitation of spring 2013. Ten replicates of vegetation and soil samples were collected prior to each mowing or grazing period between May and September 2012 as well as at the end of winter in February 2013 (before vegetation regrowth) and prior to the first mowing or grazing period in spring 2013.

For each replicate, aboveground vegetation biomass was collected from a 100 cm<sup>2</sup> ring in two compartments: the above-5-cm shoot (clipped 5 cm above the soil surface) and the below-5-cm shoot (clipped at the ground). Soil including roots was collected immediately after shoot clipping by using 24 cm<sup>2</sup> x 10 cm depth stainless steel cores. The precise mass of each soil core was recorded to calculate soil bulk density (BD; mass volume<sup>-1</sup>). Visible roots, plant and animal residuals, and stones were picked out by hand from the fresh soil samples, and roots were washed. Soil was then sieved to < 2 mm.

A subsample of fresh plant tissues of each compartment was frozen in liquid nitrogen and stored at -80 °C until freeze-drying for further water-soluble carbohydrate (WSC) analyses. A subsample of fresh soil was frozen at -20 °C for further hot-water extractable C (HWC) analyses. The remaining plant and soil samples were oven-dried at 70 °C for at least 48 h and weighed. All samples were ball-milled to a fine powder for further C analysis.

The annual ANPP (t DM ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) was calculated as the sum of the dry mass of the aboveground vegetation harvested 5 cm above the soil surface, prior to each mowing or grazing period in 2012 in the 100 cm<sup>2</sup> rings.

### II.3. Soil and vegetation analysis

Soil inorganic matter was obtained after ignition of the fine soil sample at 375 °C for 16 h in a muffle furnace (Ball, 1964). The SOM content was calculated from the difference between the total dry soil and the soil inorganic matter mass. The total C content in fine soil, soil inorganic matter and vegetation samples was measured by an IsoPrime mass spectrometer (Elementar, Lyon, France) connected to an elemental analyser (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy) and it was used to calculate soil inorganic C concentration ( $SIC_{conc}$  in mass per dry soil mass) and soil total C concentration ( $STC_{conc}$ ). Soil organic C concentration ( $SOC_{conc}$ ) was determined from  $SIC_{conc}$  and  $STC_{conc}$  as:

$$SOC_{conc} = STC_{conc} - SIC_{conc}$$

For each soil core sample the bulk density (BD) of the fine soil < 2 mm, needed to estimate  $SOC_{stock}$  ( $t\ ha^{-1}$  in 0-10 cm depth), was calculated as follow:

$$BD = \frac{\text{fine soil dry mass} - \text{stone mass}}{\text{core volume} - \left(\frac{\text{stone mass}}{\rho \text{ stones}}\right)}$$

where  $\rho$  stones is the stone density ( $2.4\ g\ cm^{-3}$ ).

In the seven grassland stations, soil BD ranged from 0.7 to  $1.0\ g\ cm^{-3}$  and stone contents from 0 to  $50\ kg\ m^{-3}$ .

Apparent  $SOC_{stock}$  ( $t\ ha^{-1}$  in 0-10 cm depth) was calculated using  $SOC_{conc}$  and BD as:

$$\text{Apparent } SOC_{stock} = SOC_{conc} \cdot BD \cdot \text{core volume}$$

Our estimation of the belowground C stocks (soil and roots) was calculated from samples obtained from a fixed depth (0-10 cm) in the organic soil layers. Seasonal variations of soil water content and animal trampling can affect BD and therefore C stock estimations (Post *et al.*, 2001). Thus, to compare the different stations and sampling times an equivalent soil mass correction was used (Ellert & Bettany, 1995), taking the higher BD ( $BD_{max}$ ) as a reference by using a correction factor ( $Cf = BD_{max}/BD_{sample}$ ).

$$SOC_{stock} = \text{Apparent } SOC_{stock} \cdot Cf$$

### II.4. Soil hot-water extractable carbon (HWC) extraction and analysis

Soil HWC was determined by adapting the procedures of Ghani *et al.* (2003). Briefly, for each fine soil sample, 3 g of dry mass was placed in a polypropylene centrifuge tube with 30 mL distilled water. The tube was shaken, capped and left for 16 h in a 80 °C hot-water bath. The tube was then shaken again and subsequently centrifuged at 1160 g for 20 min. The supernatant was used for

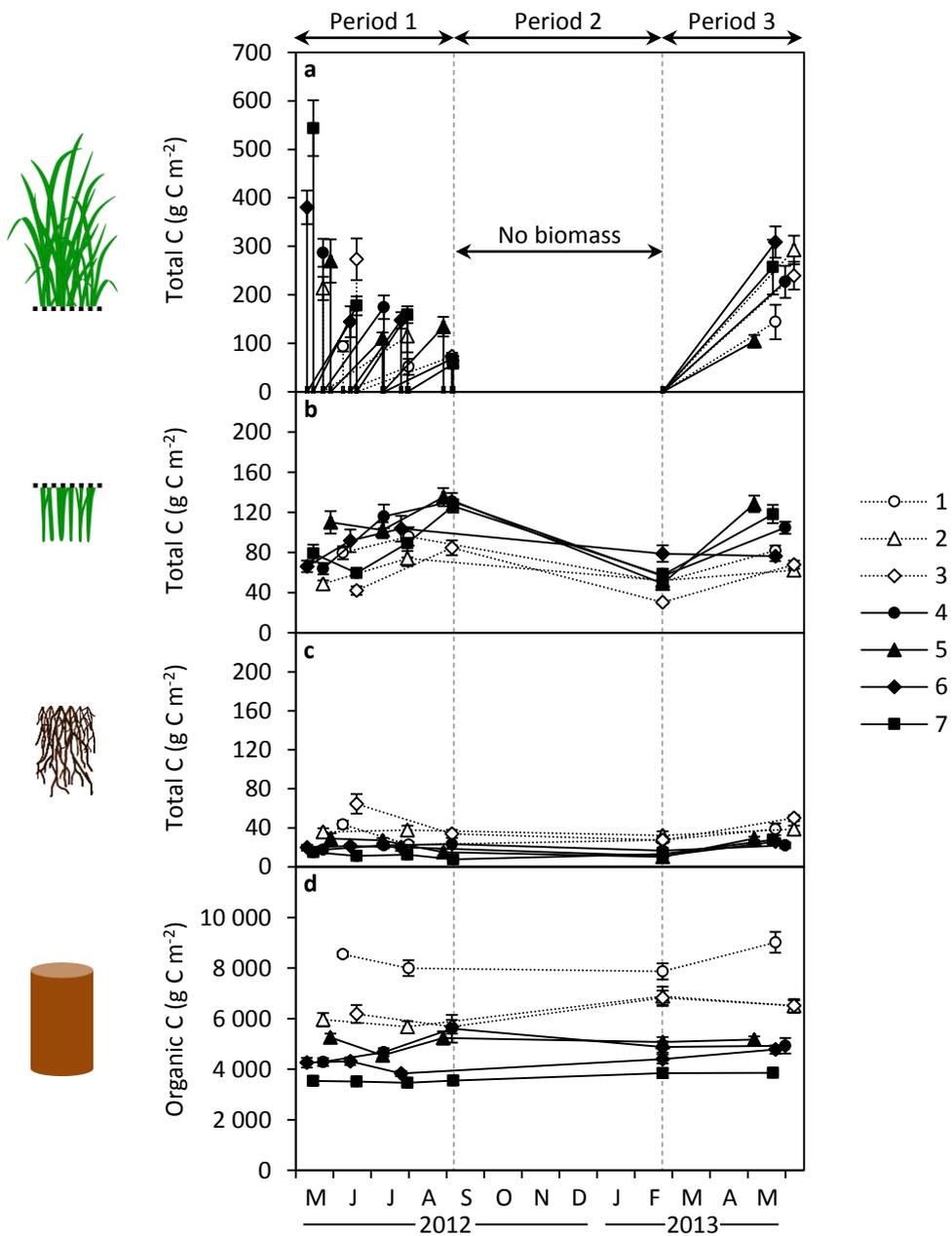
vacuum filtration through Whatman No. 42 filter paper. An aliquot (50  $\mu\text{L}$ ) of the filtrate was dried on Chromosorb (W30-60 Mesh; Sercon, Crewe, UK), packed in tin cups and the C content was measured using an IsoPrime mass spectrometer (Elementar, Lyon, France) connected to an elemental analyser (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy).

### **II.5. Water-soluble carbohydrate (WSC) extraction and analysis**

50 mg of freeze-dried plant tissues ground to a fine powder were placed in 14 mL polypropylene round-bottom tubes (Falcon, Becton Dickinson Labware, Franklin Lakes, NJ, USA) with 2 mL of 80 % ethanol. The tube contents were vortexed for ten seconds and incubated for 15 min at 80 °C. After ethanol extraction, the samples were centrifuged at 10 000  $g$  for 10 min. The supernatant was preserved and 2 mL of water was added to the pellet. The tube contents were mixed and incubated for 15 min at 60 °C. After the first aqueous extraction, the samples were centrifuged at 10 000  $g$  for 10 min. The supernatant was preserved and the aqueous extraction was repeated once with the pellet. The final pellet was preserved for starch analysis. The three successive supernatants were pooled, evaporated to dryness under vacuum, and the residue was dissolved in 0.9 mL water. To remove charged compounds, aliquots of the extract (100  $\mu\text{L}$ ) were passed through minicolumns (Mobicols from MoBiTec, Göttingen, Germany) packed, from bottom to top, with 150  $\mu\text{L}$  of Dowex 1X8 200–400 mesh (Sigma-Aldrich, St Louis, USA), 80  $\mu\text{L}$  of polyvinylpolypyrrolidone (Sigma-Aldrich), and 250  $\mu\text{L}$  of Dowex 50W X8-400 H<sup>+</sup>-form (Sigma-Aldrich). Soluble carbohydrates (glucose, fructose, sucrose, and fructans) were separated and quantified by high performance liquid chromatography (HPLC) on a cation exchange column (Sugar-PAK, 300 $\times$ 6.5 mm, Millipore Waters, Milford, MA) eluted at 0.5 mL min<sup>-1</sup> and 85 °C with 0.1 mM CaEDTA in water with a refractometer as sugar detector. Fructan, sucrose, glucose and fructose were quantified by comparison with inuline, sucrose, glucose and fructose standards, respectively.

### **II.6. Starch analysis**

Starch was analyzed using the Total Starch enzymatic kit (Megazyme International, County Wicklow, Ireland) in the pellet residue of three replicates from each of the three plant compartments and for the seven stations at the first sampling date in 2012. Briefly, after gelatinization at 100°C starch was digested first with thermal stable  $\alpha$ -amylase and then with amyloglucosidase. Residual glucose was determined by spectrophotometry using glucose oxidase, peroxidase, and 4-aminoantipyrine. The mass of free glucose was converted to anhydroglucose using a multiplication factor of 162/180. The results indicated



**Figure IV.2.** Temporal changes in the amount of total C within the (a) above-5-cm shoot, (b) below-5-cm shoot and (c) root compartments and in the amount of organic C within (d) the 0-10 cm topsoil compartment for each grassland station. Values are means  $\pm$  standard errors ( $n = 10$ ).

that starch constituted less than 1 % of dry matter and less than 5 % of non-structural carbohydrates in the plant compartments at the first sampling date (spring 2012). Thus, considering that carbohydrate storage as starch was negligible compared to storage as fructans, starch was not further considered in this study.

## II.7. Statistics

Statistical analyses were computed using 'R' (version 3.0.2, R Core Team, 2013). Data were analysed by two-way ANOVAs (Sokal & Rohlf, 2003). Prior to ANOVAs, a Shapiro-Wilk test (99 %) and a Bartlett test (99 %) were performed on each set of data so as to assess data normality and homogeneity of variances, respectively. Data which did not fit the parametric test conditions were transformed prior to ANOVA. Tukey's tests were used to compare all treatments when the effect of season, grassland stations or their interaction was significant ( $P \leq 0.05$ ). Simple linear regressions and Pearson correlations analyses were applied to investigate relationships among data.

## III. Results

### III.1. Seasonal variation of total C in the plant and soil compartments

Through the analysis of C dynamics in both plant organs and topsoil along one year, three distinct periods were evidenced: a mowing and/or grazing exploitation period, a rest period and an early spring regrowth period (Figure IV.2). During the first period (spring-summer 2012), sampling was realized just before each mowing or grazing and the shoot biomass harvested above 5 cm corresponds to the forage biomass. During the second period (autumn 2012-winter 2013), from the last mowing or grazing (early autumn) to the end of winter, there was no regrowth above 5 cm (Figure IV.2a). The third period corresponds to the early spring regrowth (early spring 2013), from the beginning of spring regrowth to the first cut or grazing period. In the plant-soil system of all stations, the great majority of C was contained in the 0-10 cm topsoil. The amount of C contained in each of the four compartments varied significantly with seasons, grassland stations and the interaction of both (Table IV.2). The amount of C contained in the above-5-cm shoot compartment submitted to a succession of cut and regrowth was more dependent on seasons than on grassland stations (Table IV.2, Figure IV.2a). The youngest stations (4, 5, 6 and 7) were the more productive (Table IV.1) and were thus characterized by the highest C amount at each harvest (Figure IV.2a, period 1). The amount of C in the below-5-cm shoot compartment was also more dependent on seasons than on

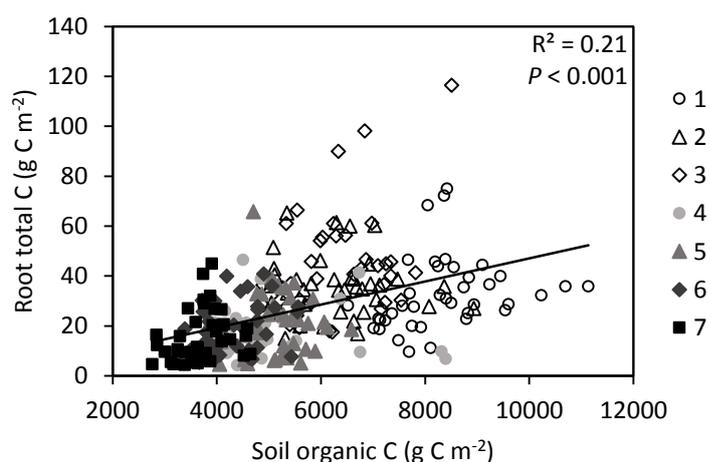
**Table IV.2.** Effect of seasons (early spring 2012, spring, autumn and winter, early spring 2013), of grassland stations (seven stations) and of the interaction of both factors on (A) C amounts in plant compartments and soil and (B) WSC contents in plant compartments and HWC contents in soil.

	F-values (ANOVA)			Df
	Season	Grassland station	Season*Grassland station	
<b>A.</b> Above-5-cm shoot total C	184.3***	14.2***	8.6***	18
Below-5-cm shoot total C	98.0***	29.7***	4.7***	18
Root total C	27.0***	35.4***	2.9***	18
Soil organic C	6.2***	161.6***	2.4**	18
<b>B.</b> Above-5-cm shoot WSC	13.6***	25.9***	6.9***	12 <sup>1</sup>
Below-5-cm shoot WSC	59.5***	13.1***	9.2***	18
Root WSC	6.5***	12.6***	3.6***	18
Soil HWC	66.3***	13.1***	11.0***	18

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ .

WSC, water soluble carbohydrates content expressed as a percentage of total C within the three plant compartments; HWC, hot-water extractable C content expressed as a percentage of total C within the 0-10 cm topsoil compartment.

<sup>1</sup>For this parameter no data are available for the end of winter since there was no biomass above 5 cm.



**Figure IV.3.** Regression relationship between the amount of organic C in the 0-10 cm topsoil compartment and the amount of total C in the root compartment measured at the end of each period. The regression line was derived from all data points ( $n = 280$ ).

grassland stations. Again, a higher C amount in this compartment was observed in the youngest stations. In contrast, the amount of C contained in roots varied more with grassland stations than with seasons (Table IV.2). A higher root C amount was observed in the oldest stations (Figure IV.2c). Thus, the ratio of C allocated to the shoots below-5-cm in comparison to the roots was highest in the young stations (5.7 to 8.6) than on the old stations (1.6 to 2.5).

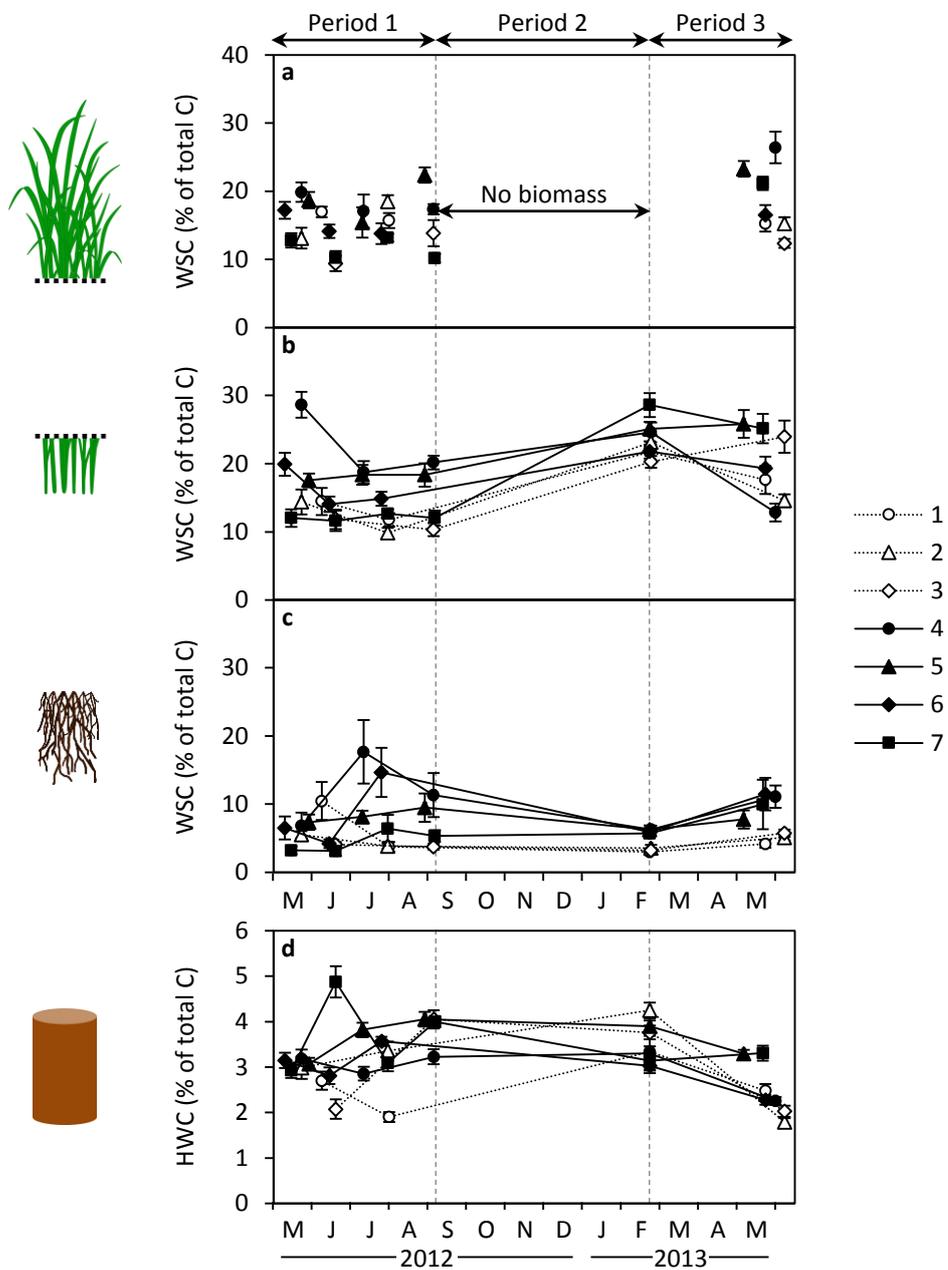
During the mowing and/or grazing exploitation period (period 1), the amount of C produced between two harvests in the above-5-cm compartment decreased (Figure IV.2a), while the amount of C increased in the below-5-cm compartment in each station, by  $59.6 \pm 13.6$  % when all stations are considered (Figure IV.2b). During the same period, the amount of root C remained stable (stations 2, 4 and 6) or decreased (stations 1, 3, 5 and 7) (Figure IV.2c). During the rest period (period 2), the amount of C in the below-5-cm shoot compartment decreased in all stations (by  $48.5 \pm 6.5$  % when all stations are considered) while the amount of C in the root compartment remained stable. During early spring regrowth (period 3), the amount of C increased significantly in each plant compartment (except in the below-5-cm shoot compartment of station 6).

Like for SOM concentrations (Table IV.1), a strong effect of the station on the amount of C contained in the organic topsoil fraction was observed (Table IV.2), SOM concentration being higher in the oldest stations. As a consequence, the amount of soil organic C (SOC) was also higher in these stations (Figure IV.2d). This amount of SOC varied also with seasons (Table IV.2). There was no general trend of variation for topsoil organic C in the seven stations along the year. However, this fraction increased during the rest period (period 2; autumn and winter) in stations 2 and 3 and during early spring regrowth (period 3) in station 1. In the youngest stations, no significant variation of SOC amount was noticed in any of the period studied.

Considering all data, the linear regression analysis showed that SOC amounts were positively related to root total C amounts ( $R^2 = 0.21$ ,  $P < 0.001$ ) (Figure IV.3). In contrast, negative correlations were observed between the amount of SOC and the amount of C in the shoot compartments (above 5 cm:  $r = -0.24$ ,  $P < 0.001$ ; below 5 cm:  $r = -0.19$ ,  $P < 0.001$ ).

### **III.2. Seasonal variation of plant water-soluble carbohydrates (WSC) and topsoil hot-water extractable C (HWC) concentrations**

Plant WSC contents expressed on Figure IV.4 as percentages of total C correspond to the sum of fructans, sucrose, glucose and fructose contents. Between 3.0 and 28.6 % of plant total C was in the form of WSC, with higher



**Figure IV.4.** Temporal changes in water soluble carbohydrates (WSC) contents expressed as a percentage of total C within the (a) above-5-cm shoot (b) below-5-cm shoot and (c) root compartments and in hot-water extractable C (HWC) content expressed as a percentage of total C within (d) the 0-10 cm topsoil compartment. Values are means  $\pm$  standard errors ( $n = 10$ ).

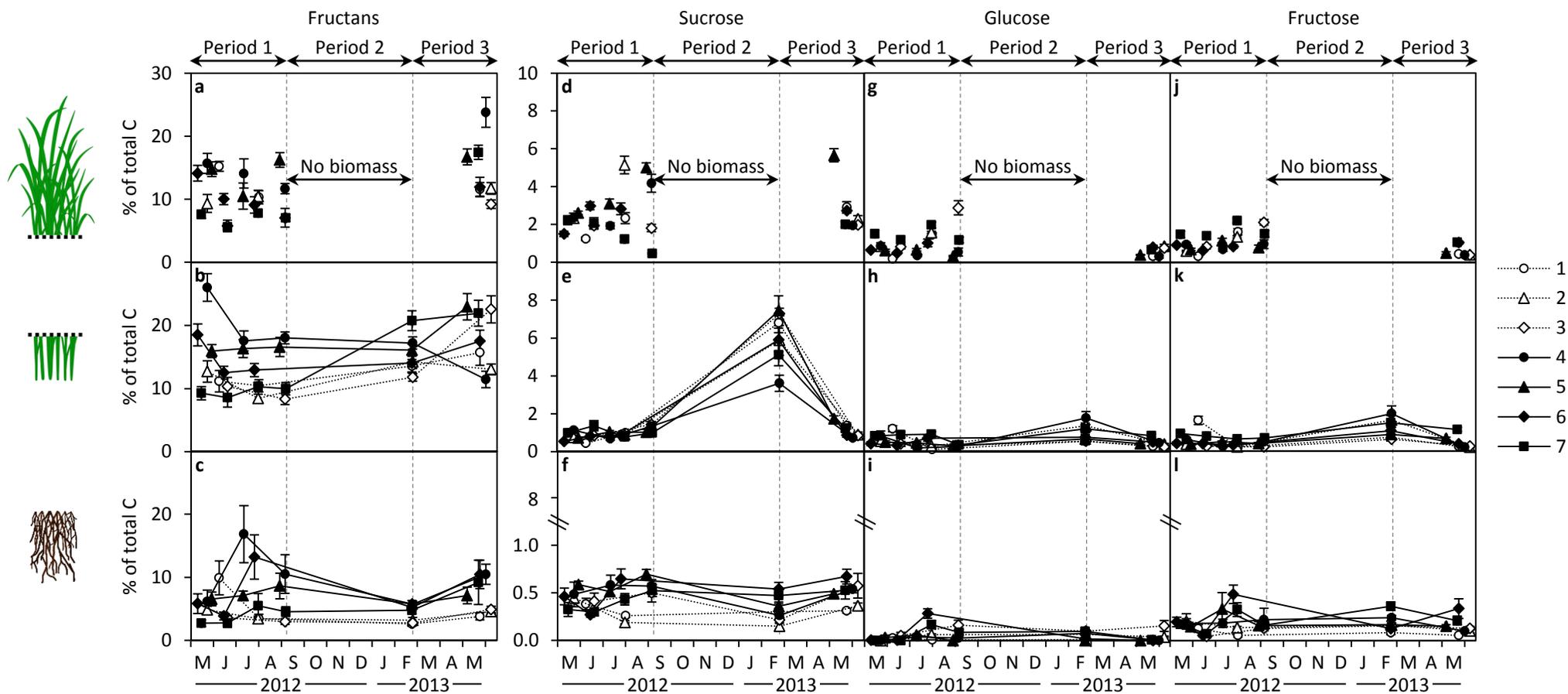
values in shoot compartments (between 9.4 and 28.6 % of total C, corresponding to 93 to 274 mg WSC per g dry mass) than in roots (between 3.0 and 17.6 % of total C, corresponding to 29 to 164 mg WSC per g dry mass). In each plant compartment, WSC contents were affected by seasons, grassland stations and the interaction of both (Table IV.2). Among grassland stations the age appeared as a discriminant factor as in one hand old stations and in the other hand young ones generally presented common trends.

In the above-5-cm shoot compartment, WSC contents were more dependent on grassland stations than on seasons, indicating the strong impact of grassland age and management on forage quality (Table IV.2). Since this compartment corresponds to the new tissues produced during regrowth after mowing or grazing (period 1) or during early spring regrowth (period 3), WSC contents were not line-bounded in Figure IV.4a. The first forage harvest showed inter-annual variations (comparison between May 2012 and May 2013). In May 2013, forages contained less WSC in old stations ( $14.3 \pm 1.0$  % of total C for station 1 to 3) than in young stations ( $21.9 \pm 2.1$  % of total C for stations 4 to 7). In contrast, no distinction between young and old stations was observed in May 2012 (Figure IV.4a).

In the below-5-cm shoot compartment, WSC contents were more affected by seasons than by grassland stations (Table IV.2), indicating that the carbohydrate metabolism was strongly impacted by the defoliation rhythm and seasonal variations. In this compartment, WSC contents showed a common general pattern along the year; it decreased during the mowing and/or grazing exploitation period (period 1) for most of the stations, increased in all stations during the rest period (period 2) and decreased in most of the stations during early spring (period 3) (Figure IV.4b).

In roots, as in the above-5-cm shoot compartment, WSC contents were more dependent on grassland stations than on seasons (Table IV.2). During the rest and early spring periods (periods 2 and 3), WSC contents in roots were lower in the oldest stations than in the youngest ones. In the old stations, WSC contents in the root compartment were stable during these two periods, while in the young stations these contents were much more variable all along the year and followed an opposite trend compared to the below-5-cm shoot compartment. Thus, root WSC contents tended to increase during period 1, decreased or remained stable during period 2 and increased during period 3 (Figure IV.4c).

In topsoil, HWC represented from 1.8 to 4.9 % of total C and its content was more dependent on seasons than on grassland stations (Table IV.2). This indicates that the quality of soil organic C varied more during the year than the quantity of this fraction (Figure IV.2, Table IV.2). Among all parameters studied,



**Figure IV.5.** Temporal changes in (a, b, c) fructan, (d, e, f) sucrose, (g, h, i) fructose and (j, k, l) glucose contents expressed as a percentage of total C within the above-5-cm shoot, below-5-cm shoot and root compartments for each grassland station. Values are means  $\pm$  standard errors ( $n = 10$ ).

this fraction was the more impacted by the interaction between seasons and grassland stations (Table IV.2). During the first period, HWC contents showed fluctuations which led to a global increase of  $23.1 \pm 15.8$  % in average, while during period 3 this content decreased in most of the stations (Figure IV.4d). During period 2 there was no general trend of HWC variation, as it increased in stations 1 and 2, decreased in stations 6 and 7 and was stable in the other stations. Considering all data, SOC amounts presented a strong negative relationship with HWC contents ( $r = -0.33$ ,  $P < 0.001$ ).

### **III.3. Seasonal variation of fructan, sucrose, glucose and fructose contents in the plant compartments**

Depending on plant compartments and sampling dates, fructans represented from 49.0 to 94.4 % of total WSC. Fructan contents were in the same range in the above- and below-5-cm shoot compartments (from 5.6 to 26.0 % of total C) and were generally lower in roots (from 2.6 to 16.8 % of total C) (Figure IV.5a, b and c).

Fructans being the main component of WSC, their contents presented similar patterns than total WSC (Figure IV.4a, b and c). In the above-5-cm shoot compartment, fructan contents were affected both by seasons and grassland stations (Table IV.3) and showed wide variations, from 5.6 to 23.8 % of total C, with no general trend. In the below-5-cm shoot compartment, fructan contents were more affected by seasons while in roots they were more affected by grassland stations (Table IV.3). During the exploitation period (period 1), fructan contents decreased in the below-5-cm shoot compartment and increased in roots. Conversely, during the rest period (period 2) they were stable or increased in the below-5-cm shoot compartment while they decreased in roots. During early spring (period 3), fructan contents increased in some stations, decreased in other ones or remained stable in the below-5-cm shoot compartment while it increased in roots in all stations.

Monosaccharides (glucose and fructose) and disaccharide (sucrose) contents were generally much lower than fructan contents. In the above-5-cm shoot compartment, sucrose contents were, like fructans, very variable and ranged from 0.5 to 5.7 % of total C depending on stations and sampling dates. The strong variations of both fructan and sucrose contents in this compartment were not simultaneous and led to a variation of the sucrose to fructan ratio all along the year and among stations, ranging from 0.07 to 0.55. Thus, not only the content but also the WSC composition in tissues used for forage were very variable. In the below-5-cm shoot compartment, monosaccharides and sucrose contents were, like fructans, more altered by seasons than by grassland stations (Table IV.3). In

**Table IV.3.** Effect of seasons (early spring 2012, spring, autumn and winter, early spring 2013), of grassland station (seven stations) and of the interaction of both factors on fructan, sucrose, glucose and fructose contents in the three plant compartments.

		F-values (ANOVA)			Df
		Season	Grassland station	Season*Grassland station	
Above-5-cm shoot	Fructans	26.0***	27.7***	6.1***	12 <sup>1</sup>
	Sucrose	29.4***	51.6***	23.1***	18
	Glucose	32.3***	30.6***	16.3***	18
	Fructose	67.6***	14.4***	14.3***	18
Below-5-cm shoot	Fructans	20.0***	14.0***	9.5***	18
	Sucrose	465.5***	4.6***	7.3***	18
	Glucose	44.5***	9.8***	6.2***	18
	Fructose	69.0***	14.5***	10.4***	18
Root	Fructan	6.3***	12.8***	3.4***	18
	Sucrose	13.8***	15.1***	4.6***	18
	Glucose	27.7***	20.8***	6.1***	18
	Fructose	11.3***	5.1***	4.1***	18

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ .

Fructans, sucrose, glucose and fructose contents are expressed as a percentage of total C within the three plant compartments.

<sup>1</sup>For this parameter no data are available for the end of winter because there was no biomass above 5 cm.

roots, monosaccharides contents were more altered by seasons, while sucrose contents, like fructan contents, were more affected by grassland stations (Table IV.3). During the exploitation period (period 1), sucrose contents increased in both the below-5-cm shoot compartment and roots while glucose and fructose contents decreased in the below-5-cm shoot compartment and increased in roots. At the end of winter (end of period 2), which was at the end of a 5-days freezing period (data not shown), sucrose contents were very high in the below-5-cm shoot compartment. During early spring (period 3), mono- and disaccharide contents decreased in the below-5-cm shoot compartment and remained roughly low and stable in roots.

#### **III.4. Relationships between C pools in the plant compartments and in topsoil**

To assess the link between plant and soil C dynamics, we focused on the relationships between the labile fractions, *i.e.* HWC in topsoil and WSC in plants. During the rest period (period 2), no significant correlations were observed between topsoil HWC and any of the plant WSC contents. In contrast, numerous significant positive relationships were observed during the growth periods (periods 1 and 3) between the different WSC contents in the shoot compartments and topsoil HWC contents (Table IV.4). The most significant relationships were observed between sucrose contents in the above- and below-5-cm shoot compartments and topsoil HWC contents ( $r = 0.44$ ,  $P < 0.001$  and  $r = 0.69$ ,  $P < 0.001$ , respectively) during early spring (period 3; Table IV.4). As shown in Figure IV.6, we found a positive linear relationship between soil HWC contents and sucrose contents in the below-5-cm shoot compartment, which both decreased during early spring. When analyzing this relationship among each station, linear relationships were also significant in most of the stations (Figure IV.6).

### **IV. Discussion**

The main focus of our study was to examine the relationships between plant and soil C dynamics along a one-year exploitation of grasslands. This study was based on the analysis of a set of seven temperate grasslands of an experimental farm in Normandy. Those grasslands encompass various ages and various management practices and thus various floristic and functional compositions (see Kohler *et al.*, submitted).

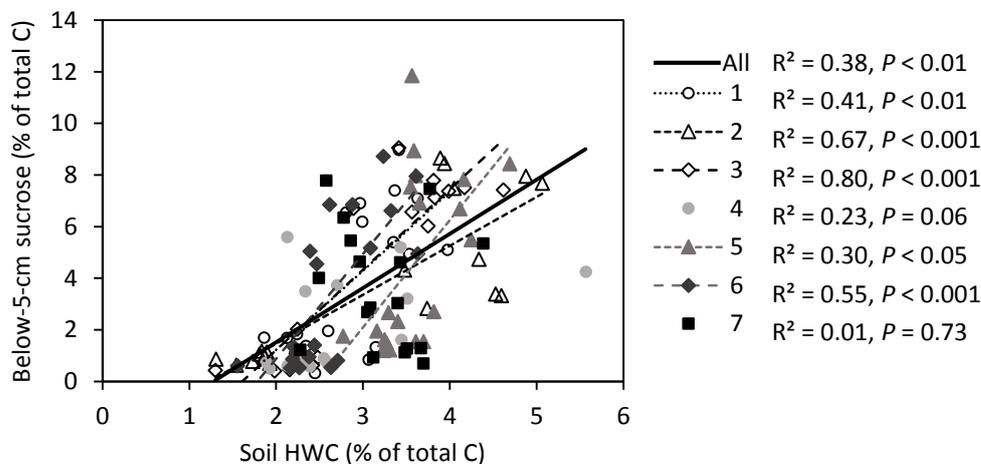
At a global scale, SOM contains more than three times as much C as vegetation (Fischlin *et al.*, 2007). We chose to consider the 0-10 cm topsoil depth

**Table IV.4.** Correlation matrix for Pearson's coefficients between soil HWC contents and total WSC, fructan, sucrose, glucose and fructose contents measured at the end of each period (above 5 cm, n = 70; below 5 cm and root, n = 140).

		Soil HWC		
		Period 1	Period 2	Period 3
Above-5-cm shoot	WSC	ns	ns	0.35**
	Fructans	ns	ns	ns
	Sucrose	ns	ns	0.44***
	Glucose	ns	ns	ns
	Fructose	0.18*	ns	0.29*
Below-5-cm shoot	WSC	ns	ns	0.37***
	Fructans	ns	ns	ns
	Sucrose	0.29***	ns	0.61***
	Glucose	ns	ns	0.30***
	Fructose	ns	ns	0.39***
Root	WSC	ns	ns	ns
	Fructans	ns	ns	ns
	Sucrose	0.26**	ns	-0.33***
	Glucose	0.21*	ns	ns
	Fructose	ns	ns	ns

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ ; ns, non-significant.

WSC, water-soluble carbohydrate content expressed as a percentage of total C within the three plant compartments; HWC, hot-water extractable C content expressed as a percentage of total C within the 0-10 cm topsoil compartment.



**Figure IV.6.** Regression relationship between sucrose content expressed as a percentage of total C within the below-5-cm shoot compartment, and hot-water extractable C (HWC) content expressed as a percentage of total C within the 0-10 cm topsoil compartment measured during period 3.

instead of the entire soil profile as it contains the major part of root biomass (Peichl *et al.*, 2012), thus this depth appears to be adapted to the analysis of plant-soil interactions. Regarding topsoil, in our managed temperate grasslands, SOM contained almost 90 % of the C of the plant-soil system. This result is in line with Ammann *et al.* (2009) who, considering a deeper layer (0-20 cm), estimated that 95 % of the C stocks in temperate grasslands are contained in topsoil.

#### **IV.1. C allocation between shoot and root is dependent on grassland age**

A common pattern of plant C dynamics was observed in the seven grasslands studied here. In plant tissues harvested above 5 cm, C dynamics is linked to the growing season and follows the exploitation rhythm, with a higher production for the first harvest. In shoots below 5 cm and roots, C amounts also present patterns of changes that are linked to seasons, with higher amplitude of changes for shoots than for roots. Although the stations had close patterns of C dynamics, they could be distinguished by their C amounts and their C allocation among compartments. Among the different station characteristics, age appeared to be the most discriminant factor, as shown by Kohler *et al.* (submitted) for plant community functioning in the same grassland stations. Indeed, C dynamics presented variations among stations and a clear distinction was possible based on their age. Old grasslands are all characterized by a lower annual ANPP, a lower defoliation rhythm and thus are less intensively managed than young ones. These old grasslands contained less C in their below-5-cm shoot compartment, and more C in their roots, than the younger ones. This indicates a shift in C allocation priority linked to the grassland age. This result appears consistent with the optimal partitioning theory, which assumes that plants should allocate biomass to the organ that acquires the most limiting resource (Grime, 1979; Tilman, 1988). The oldest grasslands are the least productive and the decrease in the shoot:root ratio could be related to a lower availability of the below-ground resources for plants.

#### **IV.2. SOC stocks are impacted by grassland age and root C mass**

Many authors relate an increase of C sequestration with the intensification of grassland exploitation (Conant *et al.*, 2001; Ammann *et al.*, 2007; Soussana *et al.*, 2007b; Leifeld *et al.*, 2011) or at least with an increase of primary productivity (De Deyn *et al.*, 2011). We did not analyze SOC stock dynamics in a sufficient length of time to intercept C sequestration in each of our grasslands. However, our comparison of SOC stocks, as the result of a balance between C sequestration and C release in different stations of the same experimental farm which had differed because of past different management practices, gives an indication of C

sequestration. In this study the SOC stock appeared to be higher in permanent grasslands, which are the least productive and the least intensively managed ones. The experimental farm benefits from fertile soils and a climate favorable to forage production, thus the intensification leading to an increased production did not result in higher soil C stocks. This result could be interpreted through the model proposed by Soussana & Lemaire (2014), in which C sequestration increases for a moderate intensification and decreases after an optimal value. Our seven stations could correspond to their second part of the intensification gradient which predicts a C sequestration decrease together with the increase of intensification. Moreover, among the different grasslands, age appeared as the discriminant factor as the three old grasslands distinguished from the young ones in their C dynamics. Tillage is largely recognized as a management practice which has a strong negative impact on SOC stocks through its stimulation of soil respiration and through soil structure damage (Balesdent *et al.*, 2000; Liu *et al.*, 2006; Powlson *et al.*, 2011b; Post *et al.*, 2012). Grasslands which have never been tilled have thus conserved more SOC.

Besides, as mentioned above, old stations differed from young ones by a greater allocation of C to roots, and we found root C to be correlated with the SOC stock. Organic C found in the soil is primarily plant derived through leaf and root litter decomposition as well as through the release of organic compounds by living roots referred to as rhizodeposition (Kuzyakov & Domanski, 2000; Nguyen, 2003). Then, the relationships between the amount of SOC and the amount of root C can be explained by a higher root litter production in the old grasslands, due to the high C allocation to roots. The correlation between SOC and root C may also result from a modification of the soil structure by roots, which together with hyphae, enmesh and release organic compounds that act as glue to hold particles together, a process that has a positive impact on soil C sequestration (Bronick & Lal, 2005). The least intensively managed stations, corresponding to the oldest ones, may also be characterized by roots producing less decomposable litter (Klumpp *et al.*, 2007b). The microbial abundance tends to decrease with the grassland age (Higashida & Takao, 1986). This may also contribute to a decrease in the organic matter decomposition rate and thus to C output.

### **IV.3. WSC dynamics in shoot bases and roots are affected by grassland exploitation and season**

In plants, the total C amounts follow plant growth as C concentration in plant tissues is very stable due to the large amount of structural C. WSC concentrations result from the difference between C offer by photosynthetic assimilation and C demand for growth and development. In shoots, WSC

concentrations have been found to vary between years and according to the species and to the tissue considered (Waite & Boyd, 1953; Pollock & Jones, 1979; Mcgrath, 1988; Pelletier *et al.*, 2010). In the present study, starch contents were very low compared with WSC, because of a high proportion of grasses (Kohler *et al.*, submitted). Forage quality, as described by WSC content and composition in the above-5-cm shoot compartment, varied greatly between sampling times and stations. The WSC concentration was neither linked with productivity nor with grassland age except in May 2013 where forage had higher WSC concentrations in the youngest stations. The fact that there is no negative correlation between forage WSC concentration and biomass (data not shown) indicates that WSC accumulation did not result here from growth limitation. In the plant compartments located below the defoliation level (roots and shoot bases), carbohydrate reserve concentrations were higher in the more intensively exploited grasslands. This suggests that WSC accumulation result from adaptation to repeated defoliations. Similarly, Janeček *et al.* (2011) and Janeček & Klimešová (2014) observed higher carbohydrate reserve contents in organs protected from damages at the end of the growing season in grassland communities adapted to repeated defoliations than in abandoned grasslands.

In stubbles (*i.e.* shoots below 5 cm), the fructan proportions decreased during the exploitation period while the total C amounts increased, suggesting that fructans are mobilized after each defoliation when photosynthetic tissues are removed. The C released by fructan degradation is exported to leaf growth zones as sucrose to sustain regrowth (Amiard *et al.*, 2003). This general decrease in stubble fructan concentration throughout the exploitation period indicates that the time between two defoliations is not long enough to allow reserve reconstitution. In parallel, root WSC concentrations did not decrease or increase during the exploitation period indicating that reserves are less mobilized in roots than in stubble after defoliation, as already observed in perennial ryegrass (Prud'homme *et al.*, 1992; Amiard *et al.*, 2003). In the youngest stations, the increase in fructan and sucrose concentrations in roots during the exploitation period indicates that despite repeated defoliations, the amount of C exported to roots is higher than the C demand for growth and maintenance. This can be linked to the low shoot:root ratio in these young grasslands.

During the rest period, the increase in WSC proportions in the below-5-cm shoot compartment may be due to both the decrease of leaf growth and the decline of C exportation to roots in which WSC concentrations decreased. Under low winter temperatures, the assimilated C may be allocated more to reserve constitution than to structural C due to the induction of fructan synthesis by cold (Sandve *et al.*, 2011). Together with fructan accumulation, the very high level of

sucrose found in shoot bases sampled at the end of winter after five freezing days may contribute to enhance frost tolerance through membrane stabilization (Hincha *et al.*, 2007).

#### **IV.4. Sucrose concentration in shoot bases drives soil labile C concentration during early spring**

To study the impact of plant C dynamics on soil organic C, we focused on the relationships between the most labile C fractions, *i.e.* plant WSC and soil HWC. The topsoil labile C fractions ranged from 1.8 to 4.9 % of the total C and varied more strongly than the total SOC. The labile HWC soil fraction is an indicator of SOC quality because it constitutes the readily-decomposable SOM (Schulz, 2002; Ghani *et al.*, 2003), and it is considered as a surrogate measure to estimate soil microbial biomass C and total carbohydrates (Ghani *et al.*, 2003). Medeiros *et al.* (2006) have shown that carbohydrate exudation is an important source of C for ryegrass rhizospheric microorganisms in early spring. In line with this work, numerous significant correlations were found here between topsoil HWC and plant WSC concentrations during early spring. This confirms that sugar exudation is a significant source of organic C in the soil during this season. Exudation of carbohydrates is known to occur along a concentration gradient between plant tissues and nutrient solution (Jones *et al.*, 2004). Indeed, the strongest positive link among plant sugar concentrations and soil HWC that was found during the early spring regrowth period was evidenced between HWC and sucrose concentration in shoot bases, which was remarkably high at the beginning of this period. Conversely, during this period, the HWC concentration was negatively correlated to the sucrose concentration in roots. This indicates that sucrose accumulated during winter in below-5-cm shoots is exported after winter not only to above-5-cm shoots to sustain regrowth but also to roots and to soil as observed in ryegrass soil by Medeiros *et al.* (2006). As in the same period HWC decreased in soil, we can hypothesize that exudates have induced, through a priming effect (Kuzyakov & Domanski, 2000; Hamilton III *et al.*, 2008), an increase in native labile C mineralization. This hypothesis is supported by a study on ryegrass soil (Medeiros *et al.*, 2006) showing that during early spring plant exudation stimulates bacterial and fungal growth which may consume labile C.

HWC contents then increased during the exploitation period, particularly for the most productive stations, indicating that the HWC pool is rebuilding in soils. The high ANPP in the more productive grassland may be associated to high root exudation leading to a high HWC content in spring. In line with this hypothesis, Sagar *et al.* (1997) observed a higher amount of C transferred from atmosphere to soil in the high productive grasslands than those of low

productivity. Additionally, defoliation is more intense in the more productive stations, and is also known to induce an increase of exudation (Bardgett *et al.*, 1998; Hamilton III *et al.*, 2008), which may explain the increase of HWC during the exploitation period.

## **V. Conclusion**

Three distinct periods corresponding to exploitation, rest and early regrowth were identified on the basis of the total C dynamics in plants. This division of time appeared also relevant when considering soil soluble C and plant soluble carbohydrates. The comparison of C stocks in grasslands of different ages suggest that the rate of C accumulation in grassland soils may decline over time, and even if the improvement of non-permanent grasslands may lead to a better sequestration, the conservation of old grasslands is a key way to maintain C stocks. Vegetation below the cutting level and roots constitutes each less than 2 % of the grassland C but represent key compartments of the grassland C cycle. Indeed, they constitute the main source of C input of the soil which modulates soil microflora and thus a part of the C output from the system. Plant soluble carbohydrates and more particularly sucrose appears very relevant when we study the link between plant community functioning and SOC and HWC dynamics in soils. Methods that allow both the analysis of the quality and quantity of root exudates as well as the measurement of C fluxes in contrasted grassland plant communities are needed to elucidate the mechanisms that link carbohydrates levels in shoot bases and in soil.

## ***Acknowledgements***

This research was supported by the Conseil Régional de Basse-Normandie, the University of Caen Basse-Normandie and the Institut National de la Recherche Agronomique (INRA). We thank B. Blanchet from the INRA Experimental Domain of Le Pin-au-Haras for his collaboration and the UMR EVA technical staff for their skillful assistance. We are grateful to PLATIN' (Plateau d'Isotopie de Normandie) core facility for all the element analysis used in this study.

---

## **CHAPITRE V**

### **Impact du sursemis et re-semis sur la productivité et le stock de C en prairie**

---



## CHAPITRE V

### Impact du sursemis et re-semis sur la productivité et le stock de C en prairie

---

#### *Préambule*

Les deux chapitres précédents ont mis en évidence l'impact de l'âge des prairies, de la végétation et de la dynamique saisonnière des stocks de C dans la plante sur le stock de C dans le sol. Dans ce chapitre nous cherchons à déterminer l'effet à court terme de deux techniques de rénovation de prairies, le sursemis et le re-semis sur la productivité des prairies et le stock de C dans le sol. À la suite de discussions avec les acteurs de la prairie, l'intérêt de l'étude des prairies rénovées, notamment par la technique du sursemis, a été identifié. En effet, la problématique du sursemis est d'actualité dans le contexte d'interdiction (ou tout du moins de contraintes) de labour des prairies permanentes.

Sur le Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras, nous avons sélectionné pour cette expérimentation une prairie permanente nécessitant un renouvellement et rassemblant des conditions favorables à une rénovation par sursemis et re-semis. En octobre 2012, cette parcelle a été divisée en trois blocs : (i) un bloc non rénové, (ii) un bloc sursemé et (iii) un bloc re-semé. Selon le même protocole expérimental que le chapitre précédent, des prélèvements des compartiments du système plante-sol ont été effectués avant le début de l'expérimentation en octobre 2012, puis au cours d'une année jusqu'au printemps 2014, l'objectif étant de déterminer la productivité des prairies, ainsi que le stock de C organique et la qualité de la MO dans le sol.

Cette expérimentation a abouti à la rédaction d'un article intitulé « Impact du sursemis et re-semis sur la productivité et le stock de C en prairie ». Il est en préparation pour soumission à la revue *Fourrages*.

## **Impact du sursemis et re-semis sur la productivité et le stock de C en prairie**

Caroline Kohler<sup>a,b,c</sup>, Annette Morvan-Bertrand<sup>a,b,c</sup>, Servane Lemauiel-Lavenant<sup>a,b,c</sup>, Yves Gallard<sup>d</sup>, Jean-Bernard Cliquet<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup>Normandie Univ, France

<sup>b</sup>UCBN, UMR 950 Ecophysiologie Végétale & Agronomie, nutritions NCS, F-14032 Caen, France

<sup>c</sup>INRA, UMR 950 EVA, F-14032 Caen, France

<sup>d</sup>Domaine Expérimental INRA Le Pin UE326, F-61310 Le Pin-au-Haras, France

Correspondance : UMR INRA-UCBN 950 Écophysiologie Végétale, Agronomie & nutritions NCS, Institut de Biologie Fondamentale et Appliquée, Université de Caen, Esplanade de la Paix, - CS 14032 - F 14032 Caen Cedex ; jean-bernard.cliquet@unicaen.fr

En préparation pour soumission à *Fourrages*

Les prairies sont capables stocker du carbone (C) dans leurs sols et ainsi d'atténuer les émissions anthropiques de CO<sub>2</sub>. Leur renouvellement par labour, à des fins d'amélioration de la production, libère du C. Des méthodes de renouvellement alternatives existent, mais quel est leur impact sur le stock de C dans le sol ?

## **Résumé**

La production fourragère et le stockage du C constituent deux des services écosystémiques rendus par les prairies entre lesquels il peut être nécessaire de trouver un compromis. Pour pallier à la réduction de la production liée au vieillissement de la prairie, les agriculteurs sont souvent amenés à les renouveler. Afin d'éviter le labour, les agriculteurs se tournent aujourd'hui vers des méthodes de rénovation par sursemis, consistant en un semis sur une flore préexistante, ou par re-semis, nécessitant au préalable le recours à un désherbage total et un travail superficiel du sol. L'objectif de cette étude est de déterminer l'effet à court terme de ces techniques de rénovation sur la productivité et le stock de C dans le sol.

Parmi sept prairies localisées sur le Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras (Basse-Normandie) et caractérisées en termes de production annuelle et de stock de C organique du sol, une parcelle a été sélectionnée et divisée en trois blocs : (i) non rénové, (ii) rénové par sursemis et (iii) rénové par re-semis. Pour chaque bloc, la production annuelle, le stock de C total ainsi que la quantité la matière organique (MO), la teneur en C soluble et le ratio C/N du sol ont été mesurés 8 et 20 mois après rénovation.

Parmi les sept prairies étudiées, le stock de C organique est d'autant plus faible que la prairie est jeune et productive. La rénovation par sursemis ou re-semis a augmenté la production annuelle de 50 %. Le trèfle blanc ne s'est pas implanté dans le bloc sursemé contrairement au bloc re-semé où il représente 18 % du recouvrement relatif des espèces 20 mois après rénovation. Dans les deux blocs rénovés, le stock de C organique est maintenu et la quantité de MO augmente. Le ratio C/N ainsi que la proportion de C soluble ne sont pas modifiés. Les résultats indiquent donc que les techniques de rénovation sans labour par sursemis et re-semis peuvent permettre d'améliorer la production sans réduire le stock de C dans le sol.

## **Mots-clés**

Prairie ; sol ; végétation ; stockage du carbone ; semis ; sursemis ; travail du sol ; variations saisonnières.

## I. Introduction

En France, 21 % des émissions de gaz à effet de serre sont attribués à l'agriculture (ADEME, 2011). Les prairies y contribuent notamment *via* la fertilisation azotée qui induit des émissions de N<sub>2</sub>O, l'élevage qui entraîne des émissions de CH<sub>4</sub>, ou encore l'usage de combustibles fossiles au sein de l'exploitation agricole qui émet du CO<sub>2</sub>. Toutefois, elles rendent de nombreux services écosystémiques (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Les prairies produisent non seulement du fourrage pour le bétail, mais constituent aussi un support de biodiversité et peuvent contribuer à la séquestration du carbone (C) (Soussana & Lemaire, 2014). Les prairies occupent une place importante dans le paysage agricole ; elles constituent près de 45 % de la surface agricole utile (SAU) en France (Puydarrieux & Devaux, 2013) et près de 50 % en Basse-Normandie (Chambre d'Agriculture de Normandie, 2013). Elles représentent donc un enjeu important tant dans les services de fourniture liés à l'exploitation agricole que dans les services de régulation.

Le labour des terres cultivées et la conversion de prairies permanentes en terres cultivées a un impact négatif sur le stock de C dans le sol (Balesdent *et al.*, 2000 ; Liu *et al.*, 2006 ; Powlson *et al.*, 2011b ; Post *et al.*, 2012). Le labour provoque de fortes émissions de C par les sols sous forme de CO<sub>2</sub>. En effet, en fragmentant les micro-agrégats, il accélère la décomposition de la MO par l'augmentation de l'activité microbienne (Balesdent *et al.*, 2000 ; DeGryze *et al.*, 2004). Une partie du C accumulé dans le sol est ainsi libérée lorsque la prairie est labourée. Le labour provoque également une modification de la répartition du C dans le sol (Luo *et al.*, 2010). Ainsi, la conversion d'un système de culture conventionnel avec labour en un système sans labour entraîne une augmentation de la teneur en C de la couche superficielle (0-10 cm) et une réduction de cette teneur entre 10 et 40 cm (Luo *et al.*, 2010). Les prairies temporaires, résultant d'un renouvellement périodique associé à un labour, ont donc un stock de C dans le sol inférieur à celui de prairies permanentes (Soussana *et al.*, 2004 ; Linsler *et al.*, 2013). Les processus de déstockage de C étant souvent plus rapides que les processus d'accumulation de C (Soussana *et al.*, 2004), il convient de protéger les stocks avant d'avoir à les restaurer.

Afin de pallier la réduction de la production liée au vieillissement de la prairie, les agriculteurs sont souvent amenés à les renouveler, ce qui, classiquement, se fait par labour puis semis. Les innovations relatives à la fois au matériel agricole et à la sélection variétale offrent des techniques alternatives au renouvellement des prairies par labour. Les agriculteurs, notamment ceux engagés dans des mesures agro-environnementales limitant le retournement des

prairies, s'orientent aujourd'hui de plus en plus vers des solutions alternatives de rénovation (Lemasson *et al.*, 2008). Pour éviter le labour, la rénovation peut se faire par un semis direct sur une flore préexistante (appelé sursemis) ou par un semis après un désherbage total et un travail superficiel du sol (appelé « re-semis »). Le sursemis, qui consiste à semer sur un sol déjà couvert, ne nécessite qu'une scarification du sol en surface après un éventuel désherbage sélectif éliminant des dicotylédones « indésirables ». Cette technique, du fait du faible usage d'herbicides et de l'utilisation de matériel de semis classique, permet une réduction des coûts, mais sa réussite reste aléatoire (Huguenin-Elie *et al.*, 2007 ; Lemasson *et al.*, 2008). La rénovation totale d'une prairie par re-semis est plus facile à maîtriser. Elle implique un travail du sol superficiel ainsi que l'application d'un herbicide systémique détruisant la communauté végétale existante, ceci dans le but d'effectuer un semis sur sol nu.

L'amélioration de la production des prairies vieillissantes par sursemis et re-semis, qui limitent le travail du sol, pourrait être moins préjudiciable pour les stocks de C que le labour. L'impact de ces techniques sur le stock de C dans les sols prairiaux est cependant peu connu. Ainsi, l'objectif de cette étude est de préciser l'effet à court terme de ces techniques sur la productivité et les stocks de C dans les sols prairiaux. Après l'évaluation du lien entre le stock de C dans le sol et la production parmi sept parcelles de prairies d'âge différent du Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras, les effets à court terme du sursemis et du re-semis en comparaison avec une absence de rénovation, ont été déterminés dans l'une de ces parcelles. Les effets de la rénovation sur le fonctionnement du sol ont été évalués par la détermination de la teneur en C de la MO, du ratio C/N du sol et de la teneur en C soluble du sol.

## II. Matériels et méthodes

### II.1. Site et dispositif expérimental

L'expérimentation a été conduite sur le Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras en Basse-Normandie (48°73' N, 0°17' E). Au cours de la période d'expérimentation (de 2012 à 2014), les précipitations moyennes étaient de 967 mm et la température moyenne de 10,7 °C. Ces conditions sont proches de la moyenne des trente dernières années (727 mm ; 10,0 °C). Sept parcelles ont été choisies pour leurs différents âges (1 an à plus de 30 ans), pratiques de gestion et compositions floristiques. Elles sont pâturées en pâturage tournant par des bovins (chargement annuel de 0 à 1,45 UGB), fauchées (1 à 3 coupes par an) ou mixtes, et fertilisées par un apport minéral et/ou organique de 0 à 185 kg N ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>. Les communautés végétales sont dominées par *Lolium perenne* L., *Lolium*

*multiflorum* Lam. ou *Holcus lanatus* L. L'une des parcelles correspondant à une productivité intermédiaire parmi les sept parcelles étudiées a été sélectionnée pour un essai de renouvellement. Implantée en 1991 puis renouvelée en 2000 (mélange *Lolium perenne* L. variété Aragon 27 kg ha<sup>-1</sup>, *Trifolium repens* L. variété Donna 4 kg ha<sup>-1</sup>), elle est exploitée à la fois par fauche et pâturage. Le sol de la prairie est constitué de 50 % de limon, 23 % d'argile et 4 % de sable. Sa teneur en carbonate de calcium est de 0,7 % et son pH<sub>H2O</sub> est de 7,9. En octobre 2012 (au temps *n*), cette parcelle de composition homogène a été divisée en trois blocs de 1,6 ha parallèlement à la pente :

(i) un bloc « non rénové » : sans travail du sol ni semis, avec un désherbage antidicotylédones à large spectre (désherbant Ariane, Dow AgroSciences, Indianapolis, USA ; Clopyralid 23,3 g L<sup>-1</sup> + Fluroxypyr 60 g L<sup>-1</sup> + 2,4-MCPA 266,7 g L<sup>-1</sup>).

(ii) un bloc « sursemis » : sursemé avec un semoir à disque de type Aitchison avec un mélange *Lolium perenne* L. variété Fellin (22 kg ha<sup>-1</sup>) et *Trifolium repens* L. variété Alice (2,5 kg ha<sup>-1</sup>), après désherbage antidicotylédones à large spectre (désherbant Ariane).

(iii) un bloc « re-semis » : semé avec un semoir classique combiné à une herse rotative avec un mélange *Lolium perenne* L. variété Fellin (23 kg ha<sup>-1</sup>) et *Trifolium repens* L. variété Alice (2 kg ha<sup>-1</sup>) après désherbage foliaire (glyphosate) et travail superficiel du sol avec une déchaumeuse (cover-crop) qui permet un travail du sol jusqu'à 15 cm de profondeur.

Au cours de l'expérimentation (2013), ces trois blocs ont bénéficié d'une gestion commune et donc identique. Ils ont été fauchés (en juin et en juillet) puis pâturés (30 vache et 30 veaux, 9 jours ; 14 vaches Taries, 6 jours ; 35 vaches et 35 veaux, 6 jours), et une fertilisation de 110 kg N ha<sup>-1</sup> a été apportée en deux passages sous forme minérale.

Pour chacune des sept parcelles et pour les trois blocs, une zone d'échantillonnage de 1000 m<sup>2</sup> a été établie. Dix points de prélèvement ont été définis le long des diagonales du carré de 1000 m<sup>2</sup> (cinq points décalés de 10 m sur chaque diagonale). Les points de prélèvement ont été décalés d'un mètre à chaque échantillonnage.

## II.2. Échantillonnage de la végétation et du sol

Pour les sept parcelles, dix répliquats de végétation et de sol ont été prélevés avant chaque période de fauche ou de pâturage en 2012. Pour les trois blocs de la parcelle choisie pour l'essai de renouvellement, dix répliquats de végétation ont été prélevés avant chaque période de fauche ou de pâturage

en 2013 et dix réplicats de sol ont été prélevés avant la première fauche en mai 2013 (au temps  $n + 8$  mois) et mai 2014 (au temps  $n + 20$  mois).

La biomasse végétale aérienne a été prélevée dans un anneau de De Vries de  $100 \text{ cm}^2$  au-dessus du niveau de coupe (5 cm). Le sol a été prélevé en utilisant un cylindre de 10 cm de profondeur et 6 cm de diamètre. La masse précise de chaque carotte de sol a été notée afin de calculer la densité apparente du sol ( $d_a$ ;  $\text{masse volume}^{-1}$ ). Les racines visibles, les résidus de plantes et d'animaux ainsi que les pierres ont été retirés à la main des échantillons de sol. Le sol a ensuite été tamisé à 2 mm. Une aliquote de sol a été congelée à  $-20 \text{ }^\circ\text{C}$  pour analyser le C soluble ultérieurement. Les échantillons de végétation aérienne et le reste du sol ont été séchés à l'étuve à  $70 \text{ }^\circ\text{C}$  pendant au moins 48 h puis pesés. Les échantillons de sol ont été broyés au broyeur à billes en une poudre fine pour les analyses de C.

La production annuelle ( $\text{t MS ha}^{-1} \text{ année}^{-1}$ ) correspond à la somme des biomasses sèches récoltées au-dessus du niveau de coupe (5 cm) avant chaque période de fauche ou de pâturage en 2012 pour les sept parcelles et en 2013 pour les trois blocs.

Pour chaque bloc et à chaque point d'échantillonnage, l'abondance des espèces végétales a été estimée par le recouvrement relatif des espèces au printemps 2014 (au temps  $n + 20$  mois), dans des quadrats de  $0,25 \text{ m}^2$ . L'indice de diversité de Shannon ( $H'$ ) a été déterminé à partir de l'identité et du nombre des taxons présents dans la communauté suivant :  $H' = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2(p_i)$ , avec  $S$  le nombre d'espèces et  $p_i$  le recouvrement relatif de l'espèce  $i$ .

### II.3. Analyse des échantillons de sol

La masse de matière minérale du sol est obtenue par pesée après ignition du sol sec à  $375 \text{ }^\circ\text{C}$  pendant 16 h au four à moufle (Ball, 1964). La masse de MO du sol est calculée par la différence entre la masse totale et la masse de la matière minérale du sol. Les teneurs en C et en N total dans les échantillons de sol sec ( $\text{CT}_{\text{teneur}}$ ) et de matière minérale du sol ( $\text{CM}_{\text{teneur}}$ ) sont mesurées par un spectromètre de masse Isoprime (Elementar, Lyon, France) relié à un analyseur élémentaire (EA3000, Euro Vector, Milan, Italie). La teneur en C organique du sol ( $\text{CO}_{\text{teneur}}$ , en masse de C organique par masse de sol sec) est déterminée par la différence entre la teneur en C total et en C minéral du sol comme selon :  $\text{CO}_{\text{teneur}} = \text{CT}_{\text{teneur}} - \text{CM}_{\text{teneur}}$ .

Afin d'estimer le stock de C organique du sol ( $\text{CO}_{\text{stock}}$ ,  $\text{t ha}^{-1}$  pour 0-10 cm de profondeur), la densité apparente ( $d_a$ ), est calculée comme suit pour chaque carotte de sol :  $d_a = (\text{masse du sol} - \text{masse des pierres}) / (\text{volume du cylindre} - \text{masse des pierres} / \rho \text{ pierres})$ , où  $\rho \text{ pierres}$  correspond à la densité des

pierres ( $2,4 \text{ g cm}^{-3}$ , déterminée à partir de cinq échantillons choisis aléatoirement). Pour les trois blocs, la densité apparente du sol varie de 0,8 à  $1 \text{ g cm}^{-3}$  et la masse des pierres de 10 à  $115 \text{ kg m}^{-3}$ .

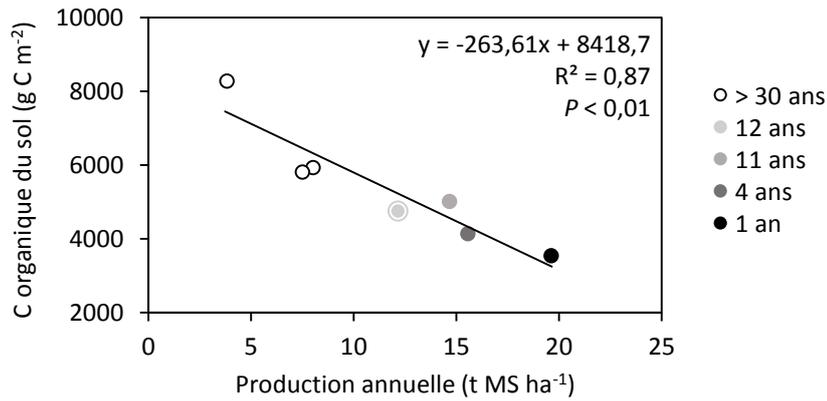
Le stock de C organique apparent du sol ( $\text{CO}_{\text{stock apparent}}$ ,  $\text{t ha}^{-1}$  pour 0-10 cm de profondeur) est calculé en utilisant  $\text{CO}_{\text{teneur}}$  du sol et la densité apparente selon :  $\text{CO}_{\text{stock apparent}} = \text{CO}_{\text{teneur}} \cdot d_a \cdot \text{volume du cylindre}$ .

Notre estimation des stocks de C du sol est calculée à partir d'échantillons obtenus à une profondeur fixe (0-10 cm) dans la couche organique du sol. Les variations saisonnières de la teneur en eau du sol et le piétinement des animaux peuvent affecter la densité apparente et donc les estimations des stocks de C (Post *et al.*, 2001). Ainsi, afin de comparer les trois blocs et les dates d'échantillonnage, le  $\text{CO}_{\text{stock apparent}}$  du sol est corrigé pour correspondre à une masse de sol équivalente (Ellert & Bettany, 1995) en appliquant un facteur de correction (Cf) prenant comme référence la densité apparente maximale ( $d_{a,\text{max}}$ ) :  $\text{CO}_{\text{stock}} = \text{CO}_{\text{stock apparent}} \cdot \text{Cf}$ , avec  $\text{Cf} = d_{a,\text{max}} / d_{a,\text{échantillon}}$ . Le stock de MO ( $\text{MO}_{\text{stock}}$ ) a été corrigé de la même manière.

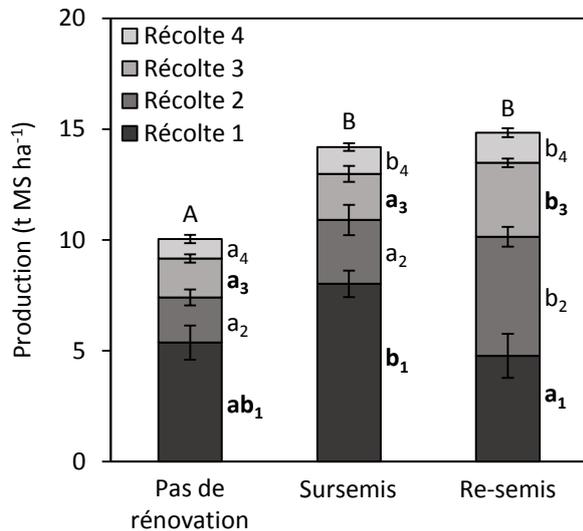
L'extraction et l'analyse du C soluble du sol extrait à l'eau chaude est réalisée en adaptant le protocole de Ghani *et al.* (2003). Brièvement, pour chaque échantillon de sol, 3 g de matière sèche sont placés dans un tube à centrifuger en polypropylène avec 30 mL d'eau distillée. Après mélange au vortex, le tube est mis bouché dans un bain-marie à  $80 \text{ }^\circ\text{C}$  sous agitation (30 rpm) pendant 16 h, puis vortexé à nouveau et centrifugé à  $1160 \text{ g}$  pendant 20 min. Le surnageant est ensuite filtré sous vide (filtre Whatman No. 42). Une aliquote (50  $\mu\text{L}$ ) du filtrat est séchée sur du Chromosorb (W30-60 Mesh; Sercon, Crewe, Royaume-Uni) dans une capsule en étain et la teneur en C est mesurée grâce à un spectromètre de masse IsoPrime (Elementar, Lyon, France) connecté à un analyseur élémentaire (EA3000, Euro Vector, Milan, Italie).

#### II.4. Statistiques

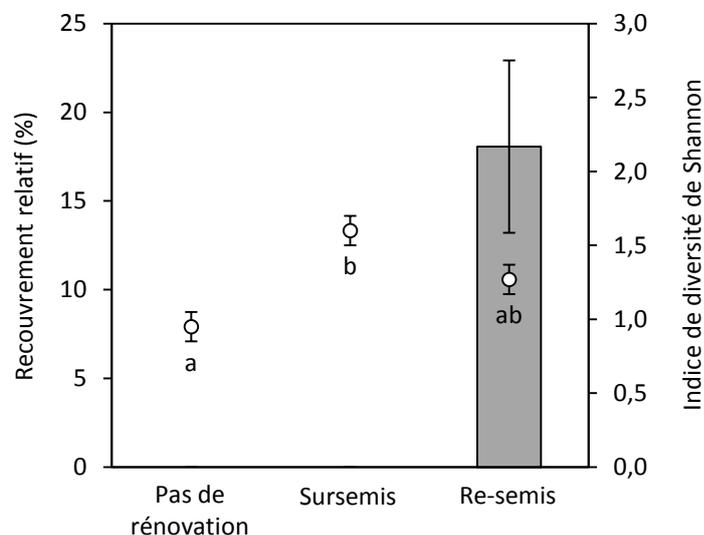
Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (version 3.0.2, R Core Team, 2013). Les données ont été analysées par ANOVA (Sokal & Rohlf, 2003). Au préalable, le test de Shapiro-Wilk (99 %) et le test de Bartlett (99 %) ont été réalisés sur chaque ensemble de données afin d'évaluer respectivement la normalité de leur distribution et l'homogénéité des variances. Les données de teneur en C dans la MO et du ratio C/N du sol ne répondent pas aux conditions d'utilisation de tests paramétriques et ont été transformées (respectivement en  $1/X$  et  $\log(X)$ ). Des tests de corrélation de Pearson ont été utilisés pour analyser



**Figure V.1.** Relation entre la production annuelle et le C organique du sol des sept stations en 2012. Le point entouré correspond à la station sélectionnée pour le renouvellement. Régression linéaire,  $n = 7$ . Les données sont tirées de Kohler *et al.* (soumis), cf. CHAPITRE III.



**Figure V.2.** Production ( $t MS ha^{-1}$ ) pour chaque bloc, à chaque récolte en 2013. Les valeurs sont des moyennes  $\pm$  erreurs standards ( $n = 10$ ). Les productions au sein de chaque récolte et les productions annuelles cumulées ayant une lettre commune (respectivement  $a_x, b_x$  et AB) ne sont pas statistiquement différentes.



**Figure V.3.** Indice de diversité de Shannon (points) et recouvrement relatif du trèfle blanc (% , barres) au printemps 2014, soit 20 mois après la rénovation, pour chaque bloc. Les valeurs sont des moyennes  $\pm$  erreurs standards ( $n = 10$ ).

les relations entre variables, et dans certains cas ces relations ont été précisées par des régressions linéaires.

### III. Résultats

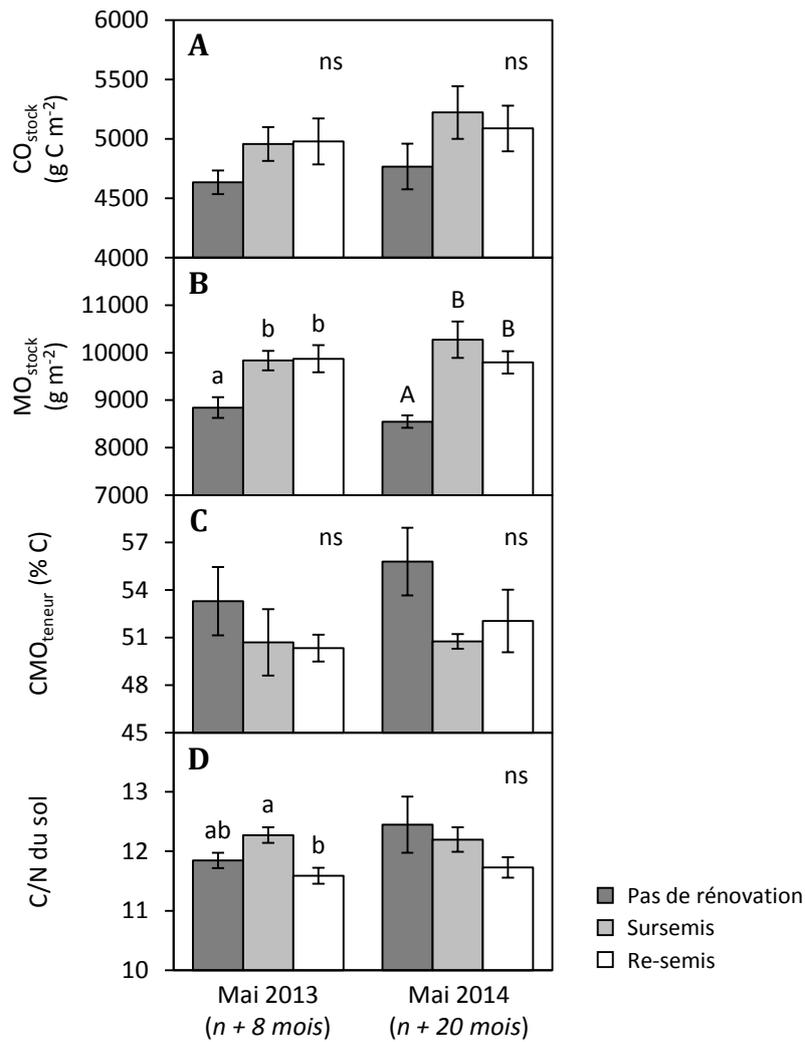
#### III.1. Lien entre production annuelle, stock de C organique du sol et âge de la prairie

L'utilisation de sept parcelles contrastées a permis la mise en évidence d'une relation négative entre la production annuelle de fourrage et le stock de C organique du sol ( $CO_{stock}$ ) (Figure 1). Parmi ces sept parcelles, la parcelle la plus jeune est caractérisée par la plus forte production annuelle (19,6 t MS ha<sup>-1</sup>) et le plus faible stock de C organique dans le sol (3540 g C m<sup>-2</sup>), alors que les trois parcelles de plus de 30 ans sont caractérisées par les plus faibles productions annuelles (de 3,8 à 8,0 t MS ha<sup>-1</sup>) et les plus forts stocks de C organique dans le sol (de 5932 à 8272 g C ha<sup>-1</sup>). La parcelle sélectionnée pour conduire l'essai de rénovation est âgée de 12 ans et est caractérisée par une production annuelle et un stock de C intermédiaires, respectivement de 12,2 t MS ha<sup>-1</sup> et 4747 g C ha<sup>-1</sup>.

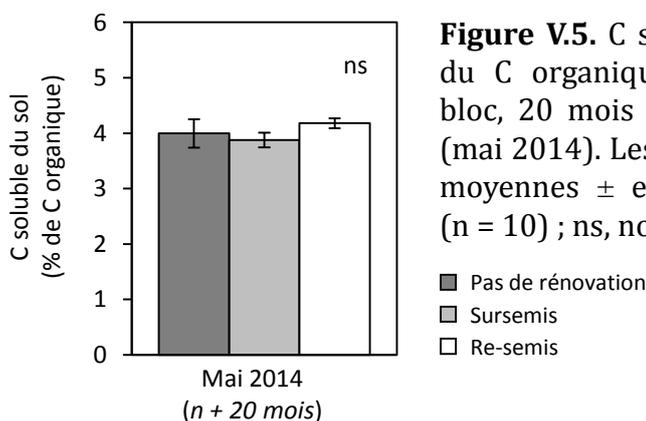
#### III.2. Effet de la rénovation sur la production fourragère et la composition floristique

Au cours de l'année qui a suivi la rénovation (2013), le bloc non rénové a produit 10 t MS ha<sup>-1</sup> de biomasse fourragère (Figure 2). Le renouvellement des blocs par re-semis et sursemis a permis d'augmenter la production jusqu'à environ 15 t MS ha<sup>-1</sup>. Les deux blocs rénovés produisent ainsi une quantité de fourrages annuelle comparable, mais différent dans la répartition de leur production au cours de l'année. Le bloc sursemé a une production supérieure à celle du bloc re-semé lors de la première récolte, alors que le re-semis offre de meilleurs résultats de production à la seconde récolte.

D'un point de vue floristique, les trois blocs sont dominés par le ray-grass anglais (*Lolium perenne*) et le pâturin commun (*Poa trivialis*). Au printemps 2014, soit 20 mois après la rénovation, le trèfle blanc (*Trifolium repens*) est uniquement présent sur le bloc re-semé, où il occupe 18 % du recouvrement relatif des espèces (Figure 3). Les trois blocs sont très peu diversifiés mais le bloc sursemé se distingue tout de même par un indice de Shannon plus fort que les deux autres blocs (Figure 3).



**Figure V.4.** (A) C organique du sol (CO<sub>stock</sub>, g C m<sup>-2</sup>), (B) matière organique du sol (MO<sub>stock</sub>, g m<sup>-2</sup>), (C) teneur en C dans la MO du sol (CMO<sub>teneur</sub>, % C) et (D) ratio C/N du sol pour chaque bloc, 8 et 20 mois après rénovation (mai 2013 et mai 2014). Les valeurs sont des moyennes ± erreurs standards (n = 10). Pour chaque panneau, les valeurs ayant une lettre commune ne sont pas statistiquement différentes ; ns, non significatif.



**Figure V.5.** C soluble du sol (% du C organique) pour chaque bloc, 20 mois après rénovation (mai 2014). Les valeurs sont des moyennes ± erreurs standards (n = 10) ; ns, non significatif.

### III.3. Stock de C et qualité de la MO sol après rénovation

En mai 2013 et mai 2014, soit 8 et 20 mois après la rénovation, aucune différence significative de stock de C organique ( $CO_{stock}$ ) n'est observée dans la couche 0-10 cm du sol entre les blocs (Figure 4A). En revanche, le stock de MO ( $MO_{stock}$ ) est significativement plus élevé dans le sol des blocs rénovés que dans le sol du bloc non rénové aux deux dates de prélèvement (mai 2013 et mai 2014), ce qui indique une modification de la composition de la MO (Figure 4B). En effet la teneur en C dans la MO tend à être plus faible dans les blocs rénovés même si la différence n'est pas significative (Figure 4C). Le ratio C/N, indicateur de la qualité du sol, est plus élevé pour le bloc re-semé que pour le bloc sursemé en mai 2013, mais cette observation n'est pas répétée l'année suivante (Figure 4D). La proportion de C labile dans le sol (C soluble) n'est pas modifiée par la rénovation (Figure 5).

## IV. Discussion

Après avoir évalué le lien entre la productivité et le stock de C dans le sol parmi sept parcelles de prairies d'âges différents du Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras, cette étude avait pour objectif de déterminer l'effet à court terme des techniques de rénovation par sursemis et re-semis sur la production et le stock de C dans le sol de l'une de ces parcelles.

### IV.1. La production annuelle et la quantité de C organique dans le sol sont liées à l'âge des prairies

Le renouvellement des prairies a pour objectif d'augmenter la production de fourrage. Dans notre étude, les prairies les plus jeunes sont les plus productives. Si les pratiques de labour permettent d'accroître un service de fourniture, elles peuvent à l'inverse nuire aux services de régulation. Le labour est en effet largement reconnu comme une pratique de gestion ayant un impact négatif sur le stock de C organique du sol des terres cultivées, en raison de la stimulation de la respiration du sol et des dommages causés à la structure du sol (Balesdent *et al.*, 2000 ; Liu *et al.*, 2006 ; Powlson *et al.*, 2011b ; Post *et al.*, 2012). Les résultats de cette étude confirment que les prairies régulièrement renouvelées par labour puis re-semées, ont un plus faible stock de C dans leur sol que les prairies permanentes (Soussana *et al.*, 2004 ; Linsler *et al.*, 2013). En effet, parmi les sept prairies étudiées ici, le stock de C organique est d'autant plus faible que la prairie est jeune, c'est-à-dire qu'elle a été retournée récemment. Afin de déterminer l'impact d'une rénovation sans labour sur le stock de C dans le sol ainsi que son efficacité en termes d'amélioration de la production fourragère, une

de ces parcelles de prairie, retournée pour la dernière fois en 2000, a été choisie pour l'essai de rénovation. Deux méthodes de rénovation sont comparées : le sursemis, consistant en un semis sur une flore préexistante, et le re-semis, qui est une seconde méthode de rénovation couramment utilisée, pour laquelle le semis est effectué après désherbage total et travail superficiel du sol (0-15 cm).

#### **IV.2. Réussite du sursemis et re-semis**

La technique du sursemis est plus difficile à maîtriser qu'un re-semis sur sol nu (Lemasson *et al.*, 2008 ; Pierre *et al.*, 2013). Des essais ont d'ores et déjà été menés afin d'optimiser la mise en œuvre du sursemis (Huguenin-Elie *et al.*, 2007). De nombreux facteurs tels que le degré de dégradation de la prairie, la période de sursemis et les conditions pédoclimatiques influencent la réussite du sursemis (Lemasson *et al.*, 2008 ; Pierre *et al.*, 2013). En Normandie, lors d'un semis en automne il est par exemple recommandé de semer le ray-grass anglais et le trèfle blanc au plus tard fin septembre (Lemasson *et al.*, 2008). Quant au type de matériel agricole utilisé pour le semis, il impacte peu le résultat en termes de composition botanique et de production (Huguenin-Elie *et al.*, 2007). Dans notre étude, le sursemis et le re-semis effectués fin septembre ont permis d'obtenir une production annuelle équivalente ( $15 \text{ t MS ha}^{-1}$ ) et 1,5 fois plus élevée que pour le bloc non rénové. La plus forte quantité de fourrages a été produite à la première récolte pour le bloc sursemé, alors que la production de la végétation nouvellement implantée pour le bloc re-semé s'est accentuée plus tardivement.

Le choix des espèces et variétés utilisées pour le sursemis est orienté vers des espèces à installation rapide et suffisamment compétitives vis-à-vis de la végétation déjà en place (Lemasson *et al.*, 2008 ; Pierre *et al.*, 2013). Des variétés de ray-grass anglais et de trèfle blanc sont par exemple de bons candidats pour le sursemis de prairies pâturées (Lemasson *et al.*, 2008). Dans notre étude, le sursemis comme le re-semis ont été réalisés avec du ray-grass anglais variété Fellin et du trèfle blanc variété Alice, semés en quantités proches dans les deux cas. Pour le bloc sursemé, une bonne implantation de la végétation a été obtenue en dépit de la présence d'une couverture végétale préexistante. Pour le bloc re-semé, la végétation se développe à partir d'un sol nu, et le développement de la végétation au printemps suivant l'implantation est plus tardif. La présence de légumineuses, en association avec des graminées, permet d'accroître la production de fourrage tout en limitant les apports en engrais azotés, et elle offre une meilleure qualité de fourrage, notamment en matières azotées. De plus, l'introduction ou le renouvellement des légumineuses dans les prairies a des conséquences positives sur les bilans de gaz à effet de serre à la fois directement, en accroissant le stockage du C dans le sol grâce à une augmentation de la

productivité (De Deyn *et al.*, 2009), et indirectement, en réduisant les besoins en engrais azotés (Arrouays *et al.*, 2002). Dans notre étude, malgré une proportion de trèfle blanc dans le mélange semé proche pour les deux blocs rénovés (2,5 kg ha<sup>-1</sup> pour le sursemis et 2 kg ha<sup>-1</sup> pour le re-semis), le trèfle blanc s'est uniquement établi dans le bloc re-semé (18 %). Le maintien du trèfle blanc dans les associations avec du ray-grass anglais nécessite une faible teneur en azote minéral dans le sol (Loiseau *et al.*, 2001), ce qui va à l'encontre des fertilisations azotées utilisées dans le but d'améliorer les rendements. Les variétés de trèfle blanc sont généralement sélectionnées en monocultures et sont peu compétitives vis-à-vis des Poacées (Annicchiarico & Proietti, 2010). Son implantation dans un couvert végétal en place, dans le cas du sursemis, est plus difficile que sur un sol nu.

### IV.3. Stocks de C

En prairie, Linsler *et al.* (2013) ont observé une baisse de stock de C organique dans les 10 cm à la surface du sol deux ans après retournement. De 8 à 20 mois après semis et re-semis, nous n'observons pas de baisse de stock de C organique lié au travail du sol pour cette même profondeur de sol. Dans le cas du sursemis le travail du sol se limite à la formation de sillons pour réaliser le semis, et dans le cas du re-semis le travail du sol est limité à une profondeur de 15 cm. Le sol est ainsi moins perturbé que par un labour. Dans notre expérimentation, le stock de C organique est maintenu alors que la quantité de MO augmente pour les deux modes de rénovation. Ceci indique une modification de la composition de la MO dont la teneur en C tend à diminuer. Le ratio C/N, indicateur de la décomposabilité de la MO, ainsi que la proportion de C soluble, indicateur de l'activité des micro-organismes (Sparling *et al.*, 1998), ne sont cependant pas modifiés 20 mois après la rénovation. Cela suggère que le fonctionnement du sol n'a été que peu ou pas modifié par les deux modes de rénovations. La similarité des teneurs en C dans la couche superficielle du sol pour les trois traitements pourrait s'expliquer par la compensation des pertes de C liées à la respiration microbienne par une photosynthèse nette plus importante dans les deux parcelles rénovées (Conant, 2012). Nous avons en effet observé une production végétale, donc une entrée de C, plus élevée pour ces deux parcelles.

En conclusion, cette étude indique que contrairement au labour, les techniques de rénovation par sursemis et re-semis permettraient de ne pas réduire le stock de C tout en améliorant la production. Comparé au sursemis, le re-semis présente l'avantage d'une meilleure implantation du trèfle blanc. En revanche, dans le cas de prairies ayant une forte diversité spécifique, le re-semis ne permet pas le maintien de la biodiversité en raison du renouvellement total de

la végétation. Ainsi, dans une prairie plus âgée, dont le stock de C et la biodiversité sont à conserver, le sursemis doit être préféré au re-semis. Cependant, nos résultats qui indiquent un maintien des stocks de C associé à une augmentation de la production ont été obtenus pour une prairie d'âge intermédiaire (12 ans). Ils ne peuvent pas être extrapolés à une prairie permanente plus âgée dont les stocks de C et la diversité spécifique sont élevés.

### ***Remerciements***

Ces travaux de recherche ont été appuyés par le Conseil Régional de Basse-Normandie, l'Université de Caen Basse-Normandie et l'INRA. Nous remercions B. Blanchet du Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras pour sa collaboration ainsi que le personnel technique de l'UMR EVA. Nous remercions la plate-forme PLATIN' (Plateau d'Isotopie de Normandie) pour la réalisation des analyses élémentaires utilisées dans cette étude.

---

## **CHAPITRE VI**

### **Discussion générale et perspectives**

---



## CHAPITRE VI

### Discussion générale et perspectives

---

Ce dernier chapitre a pour objectif de synthétiser et discuter des principaux résultats obtenus dans les chapitres III, IV et V, ainsi que d'en dégager des perspectives.

#### I. Discussion générale

##### I.1. Rappel des objectifs

Cette thèse s'inscrit dans une démarche d'étude des liens entre les stocks de C dans les sols prairiaux et le fonctionnement de l'écosystème prairial. L'objectif général de ce travail est de déterminer l'impact de la composition et de la diversité fonctionnelles des communautés végétales sur les stocks et la répartition du C dans les compartiments de la plante et dans le sol de prairies tempérées, ainsi que d'en évaluer les mécanismes sous-jacents.

Dans une première partie, les stocks de C ont été quantifiés dans le système plante-sol de prairies soumises à différentes pratiques de gestion. Le fonctionnement des communautés végétales a été caractérisé *via* les traits pondérés à l'échelle de la communauté et l'indice de diversité fonctionnelle de Rao, afin d'évaluer leurs liens avec les stocks de C dans le sol. Dans une seconde partie, la dynamique saisonnière des pools de C, notamment du C soluble, a été évaluée dans les différents compartiments du système plante-sol. Enfin, dans une troisième partie, l'étude est focalisée sur l'effet à court terme de deux techniques de rénovation de prairies, le sursemis et le re-semis, sur le stock de C dans le sol et la productivité.

##### I.2. Rappel de la stratégie expérimentale

L'ensemble des études présentées dans ce manuscrit a été conduit *in situ* sur des prairies du Domaine Expérimental INRA du Pin-au-Haras situé en Basse-Normandie. Au sein de ce domaine, rattaché au Centre INRA de Rennes, les principales thématiques développées concernent la génétique et la physiologie bovine ainsi que les systèmes d'élevages laitiers au pâturage. Pour ses expérimentations, il dispose ainsi de près de 1000 bovins et d'une SAU de 440 ha dont 400 ha de prairies. Ces prairies sont caractérisées par une diversité de systèmes d'exploitation, différentes intensités de gestion (intensité d'exploitation par fauche ou pâturage et de fertilisation) et ainsi une diversité de communautés

végétales. Du fait de la proximité des parcelles entre elles, elles partagent le même contexte climatique et se développent sur des sols dont l'origine est similaire. En outre, l'historique des pratiques de gestion est documenté depuis trente ans. Pour notre étude, sept prairies ont été sélectionnées afin de capter, au sein de ce domaine expérimental, une large gamme d'âge et de productivité et une diversité de fonctionnement des communautés végétales.

Les résultats présentés dans les chapitres III et IV reposent sur l'étude de ces sept prairies. Pour le chapitre V, l'expérimentation présentée a été conduite plus spécifiquement sur l'une des sept prairies, âgée de 12 ans, et qui présente un niveau intermédiaire de productivité.

Dans ce travail de thèse, la prairie a été divisée en quatre compartiments. En raison de l'exploitation par fauche ou pâturage, nous avons distingué le compartiment végétal aérien au-dessus du niveau de coupe (5 cm), qui est exporté, de celui en dessous du niveau de coupe. La partie souterraine a été divisée en un compartiment racinaire et un compartiment sol.

Dans les sols prairiaux, le stock de C est le plus souvent déterminé dans la couche 0-30 cm du sol, qui contient 80 % du stock de C contenu dans les 60 premiers centimètres (Don *et al.*, 2007). Cette couche compte pour 80 à 90 % des variations décennales du stock de C (Soussana *et al.*, 2004). De nombreuses études montrent qu'à plus court terme, à l'échelle de l'année, les plus grandes variations du stock de C sont observées plus particulièrement à la surface du sol dans la couche 0-10 cm (Liu *et al.*, 2006 ; Don *et al.*, 2009 ; Leifeld *et al.*, 2011 ; Linsler *et al.*, 2013). C'est pourquoi, dans notre étude, les compartiments souterrains ont été prélevés pour une profondeur de 0 à 10 cm. Les stocks de C contenus dans ces 10 premiers centimètres ont été calculés pour une masse de sol équivalente pour tous les prélèvements en prenant en compte les variations de la densité apparente du sol (Ellert & Bettany, 1995).

Jusqu'à 90 % de la biomasse racinaire totale (0-30 cm) est présente dans ces 10 cm supérieurs des sols prairiaux (Peichl *et al.*, 2012). En effet, les espèces prairiales développent le plus souvent des systèmes racinaires peu profonds ou allouent la majeure partie de la biomasse racinaire dans la couche supérieure du sol. En considérant les 10 premiers centimètres du sol, notre étude a permis de mettre en évidence des différences de biomasses racinaires entre les sept prairies, allant d'environ 30 à 120 g m<sup>-2</sup>, mais aussi des variations au cours de l'année.

### I.3. Place des prairies étudiées dans un contexte global

Le Domaine Expérimental du Pin-au-Haras bénéficie de conditions pédoclimatiques favorables à de fortes productions de biomasse fourragère. Les prairies sélectionnées pour notre étude ont produit de 3,8 à 21,9 t MS ha<sup>-1</sup> en 2012, la majorité d'entre elles a ainsi un rendement supérieur à la moyenne nationale de 5,3 t MS ha<sup>-1</sup> estimée par l'Agreste (2014a) pour l'année 2013. Ce rendement varie en fonction du type de prairie, du mode d'exploitation et de l'âge des prairies (Agreste 2010, 2014a). Les prairies se distinguent entre elles principalement par leur âge, les prairies permanentes étant caractérisées par une production plus faible (de 3,8 à 8 t MS ha<sup>-1</sup>) que les prairies semées (de 12,2 à 21,9 t MS ha<sup>-1</sup>).

Parmi les sept prairies, toutes sauf une bénéficient d'un apport de fertilisation minérale de 80 à 156 kg N ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>, également plus élevé que la moyenne nationale (65 et 90 kg N ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> respectivement dans les prairies permanentes et temporaires ; Agreste, 2010). Un apport de fertilisation organique complémentaire autour de 40 kg N ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> est effectué sur trois des prairies étudiées. Cette fertilisation est inférieure à la moyenne nationale de l'ordre de 130 kg N ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> (Agreste, 2010). Une seule de nos prairies ne reçoit aucune fertilisation.

Qu'elles soient permanentes ou temporaires, les prairies de notre étude sont majoritairement exploitées à la fois par fauche et pâturage, comme c'est le cas de 40 % des prairies temporaires en France (Agreste, 2014b). Les deux prairies uniquement pâturées présentent un chargement annuel du même ordre que la moyenne nationale, d'environ 1,4 UGB (Agreste, 2010). Le chargement des parcelles exploitées de manière mixte y est bien inférieur (0,1 à 1,0 UGB).

Les sept prairies étudiées présentent une large gamme de stock de C organique dans le sol, allant de 3,5 à 8,2 kg C m<sup>-2</sup> dans la couche 0-10 cm du sol. En France, le stock moyen de C organique dans les sols prairiaux est variable et sa moyenne est évaluée à 8,5 kg C m<sup>-2</sup> dans la couche 0-30 cm (Meersmans *et al.*, 2012). La teneur en C organique du sol des sept prairies se situe entre 2,9 et 6,8 % de la masse sèche du sol, ce qui est largement au-dessus du seuil de 2 % sous lequel une baisse importante de la qualité du sol, c'est-à-dire sa capacité à subvenir aux besoins des plantes mesurée par ses composantes physique, chimique et biologique, est observée (Loveland & Webb, 2003). Ces teneurs relativement élevées pourraient être expliquées par la texture du sol, qui comporte une forte proportion d'argile. L'argile est connue pour permettre la stabilisation de la MO par la formation d'agrégats contenant des complexes argilo-humiques qui stabilisent la MO et donc le C (Balesdent *et al.*, 2000 ; Don *et*

*al.*, 2009). En analysant la relation entre les stocks de C organique du sol et les variables pédoclimatiques sur le territoire français, Martin *et al.* (2011) ont identifié la teneur en argile du sol comme une variable impactant fortement le stock de C organique du sol. La richesse en argile des sols en Normandie pourrait leur conférer un bon potentiel de stockage de C.

#### **I.4. Âge, pratiques de gestion et compromis entre services écosystémiques**

Le contexte pédoclimatique et la gestion des prairies impactent fortement les stocks de C dans les sols *via* leur effet sur la végétation et sur les propriétés du sol (Jones & Donnelly, 2004 ; Soussana *et al.*, 2004 ; De Deyn *et al.*, 2008).

Pour les sept prairies localisées sur un même site, la contribution des différentes caractéristiques des prairies relatives à leur gestion (intensité de fauche, de pâturage et de fertilisation) et à leur âge aux variations de fonctionnement de ces prairies, a été quantifiée par analyse canonique des correspondances. Cette analyse a été réalisée en utilisant comme paramètres du fonctionnement des prairies à la fois les traits pondérés à l'échelle de la communauté, la diversité fonctionnelle, la production annuelle ainsi que la quantité de C organique et la proportion de C soluble du sol. Dans ce contexte, l'âge des prairies a été identifié comme la variable expliquant la plus forte variabilité des traits fonctionnels entre les sept prairies.

Les différents résultats présentés dans ce manuscrit témoignent en effet de l'importance de l'âge des prairies sur leur stock de C organique dans le sol ainsi que sur leur fonctionnement. L'âge des prairies est défini selon leur dernière implantation associée à un retournement du sol par labour. La dénomination des prairies au sens agronomique y fait référence ; les prairies dites temporaires ont été retournées il y a moins de six ans, les prairies permanentes l'ont été il y a plus de six ans et les prairies naturelles n'ont jamais été retournées.

Les prairies étudiées dans ce travail sont âgées de 1 an à plus de 30 ans. Le stock de C organique du sol est croissant des prairies les plus jeunes (3,5 kg C m<sup>-2</sup>) aux prairies les plus âgées (8,3 kg C m<sup>-2</sup>). Ces résultats confirment que les prairies de courte durée, soumises à un travail du sol périodique, ont tendance à avoir un plus faible stock de C dans leur sol que les prairies permanentes (Soussana *et al.*, 2004). Les prairies qui n'ont jamais été labourées conservent ainsi plus de C organique dans leur sol. Le travail du sol par labour est en effet largement reconnu comme une pratique de gestion réduisant les stocks de C organique dans sol en raison des dommages causés sur la structure du sol et de la stimulation de la respiration des micro-organismes du sol (Balesdent *et al.*,

2000 ; Liu *et al.*, 2006 ; Powlson *et al.*, 2011b ; Post *et al.*, 2012). L'abondance des micro-organismes tend également à diminuer avec l'âge des prairies (Higashida & Takao, 1986), ce qui peut contribuer à une diminution de la vitesse de décomposition de la MO et donc limiter la libération de C.

L'impact positif de l'âge des prairies sur le C organique du sol pourrait être lié à une allocation de C plus importante dans la biomasse racinaire. En effet, nos travaux confirment que la répartition du C entre la végétation aérienne et les racines dépend de l'âge de la prairie. Comparées aux prairies les plus jeunes, les prairies plus âgées contiennent moins C dans les parties aériennes situées sous le niveau de coupe, et plus de C dans leurs racines. Cela indique un changement dans l'allocation du C qui aboutit à une diminution du ratio shoot:root (biomasse sèche des parties aériennes sur la biomasse sèche racinaire). Le faible ratio shoot:root des prairies âgées pourrait illustrer la théorie de l'allocation optimale qui prévoit que les plantes allouent leur biomasse aux organes voués à acquérir les ressources les plus limitantes (Grime, 1979 ; Tilman, 1988). En l'occurrence, une plus grande allocation vers les racines correspondrait à une adaptation à une moindre disponibilité des ressources dans le sol des prairies les plus âgées.

En considérant l'ensemble des parcelles et des points de cinétique, une forte corrélation positive est observée entre la masse de C racinaire et le stock de C organique du sol. Fornara & Tilman (2008) ont également mis en évidence une relation positive entre l'accumulation de C dans le sol et la biomasse racinaire, reflétée dans notre étude par la quantité de C racinaire. Cette relation pourrait être due à une forte sénescence racinaire dans les prairies anciennes en raison de l'allocation élevée de C aux racines, qui favoriserait l'accumulation de C dans le sol. De plus, les prairies âgées sont caractérisées par des racines qui produisent une litière moins décomposable (Klump *et al.*, 2007b).

Il apparaît également que la production annuelle est d'autant plus faible que la quantité de C organique du sol est élevée et que les prairies sont âgées. Dans cette étude, les prairies les moins productives sont aussi celles exploitées de manière moins intensive. Les sols de ce domaine expérimental sont fertiles et le climat est favorable à la production fourragère, et l'intensification conduisant à une augmentation de la production n'a pas entraîné une hausse des stocks de C dans les sols. Selon le modèle proposé par Soussana & Lemaire (2014), la séquestration de C augmente pour une intensification modérée et diminue après une valeur optimale (Figure II.24, p. 32). Le degré d'intensification des sept parcelles pourrait se situer dans la partie du gradient d'intensification qui prédit une diminution de la séquestration.

La production de fourrages et le stockage de C dans le sol sont respectivement des services de fourniture et de régulation qui font partie des

nombreux services écosystémiques rendus par les prairies (Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Puydarrieux & Devaux, 2013). L'évaluation de ces deux services dans l'ensemble des prairies étudiées ici montre qu'ils sont opposés et souligne ainsi la nécessité de trouver un compromis entre les services de production de fourrages et de stockage de C dans le sol. Le maintien des prairies temporaires et donc leur passage en prairies permanentes, ainsi que le maintien des prairies permanentes existantes, contribuent au stockage et à la préservation des stocks de C. De plus, en raison de pratiques de gestion moins intensives, les prairies permanentes sont favorables à d'autres services. Elles permettent par exemple de contribuer au service de support lié à la biodiversité ou aux services de régulation de la qualité de l'eau (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

Dans un contexte d'interdiction (ou tout du moins de contraintes) de labour des prairies permanentes, afin d'améliorer la production des prairies, les agriculteurs se tournent vers des méthodes de rénovation telles que le sursemis, consistant en un semis sur une flore préexistante, ou le re-semis, nécessitant au préalable le recours à un désherbage total et un travail superficiel du sol. Contrairement au labour, ces méthodes qui limitent le travail du sol n'entrent pas en considération dans la détermination de l'âge et donc du type de prairie (permanente ou temporaire). La réussite de ces méthodes en termes d'amélioration de la production est néanmoins dépendante de nombreux facteurs (choix techniques, conditions pédoclimatiques, etc.) (Lemasson *et al.*, 2008 ; Pierre *et al.*, 2013) et leur impact sur le stock de C dans le sol est peu connu.

Quelle que soit la méthode de rénovation utilisée, le re-semis ou le sursemis, la rénovation d'une prairie permanente de 12 ans a bénéficié aux deux services. D'une part, ces deux méthodes ont permis d'accroître de 50 % la production annuelle, et d'autre part, elles n'ont pas réduit le stock de C organique dans la couche 0-10 cm du sol qui a été étudiée jusqu'à 20 mois après la rénovation. Le maintien du stock de C organique dans le sol malgré un travail superficiel du sol pourrait résulter de la compensation des pertes de C liées à la respiration microbienne par une entrée de C plus importante issue de l'augmentation de la photosynthèse nette (Conant, 2012).

Cependant, ces résultats sont obtenus pour une prairie d'âge intermédiaire (12 ans) et ne peuvent être extrapolées à une prairie permanente plus âgée dont les stocks de C et la diversité spécifique sont élevés. En effet, dans notre étude, la prairie rénovée ayant à l'origine une faible diversité spécifique, le re-semis n'a pas conduit à une perte de diversité floristique malgré le renouvellement total de la végétation. La meilleure implantation du mélange semé pour le re-semis par rapport au sursemis, notamment concernant le trèfle

blanc, indique que le re-semis pourrait constituer une meilleure alternative. En revanche, dans le cas de prairies plus diversifiées, le re-semis ne permet pas le maintien de la biodiversité comparé au sursemis. Une analyse fonctionnelle des communautés pourrait permettre de comprendre quel est l'effet de ces deux techniques de rénovation pour chacun des deux services (Lavorel & Grigulis, 2012) et ainsi d'identifier quel serait le meilleur moyen de les concilier.

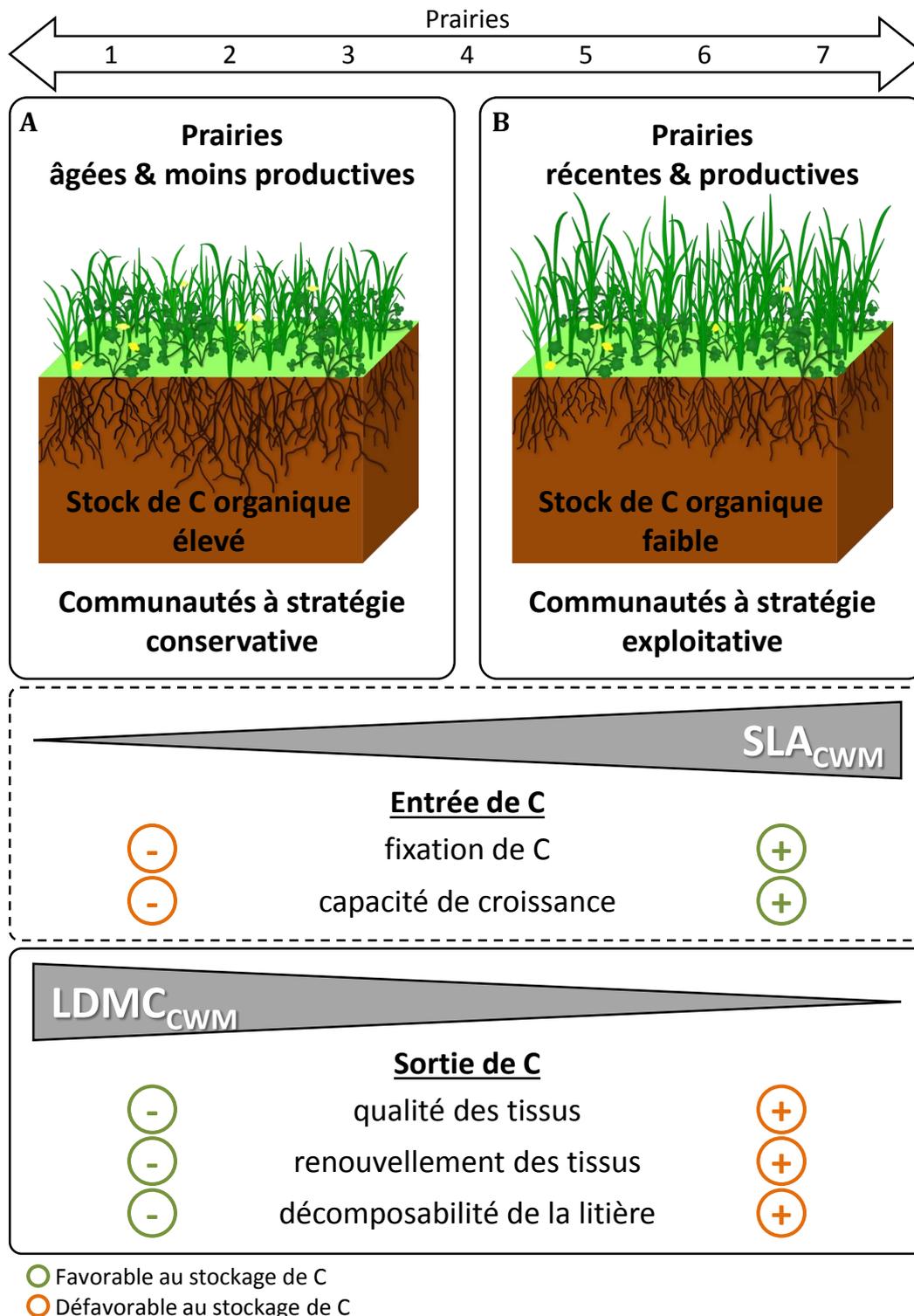
### **I.5. Lien entre composition et diversité fonctionnelle des communautés et stock de C dans le sol**

Dans cette étude, une approche fonctionnelle a été mobilisée afin d'évaluer les liens entre le fonctionnement des communautés végétales et les processus de stockage du C. En effet, il est aujourd'hui admis qu'il existe un lien étroit entre la composition et la structure fonctionnelle des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel & Garnier, 2002 ; Garnier *et al.*, 2004 ; Hooper *et al.*, 2005), qui se traduisent directement en services écosystémiques (Díaz *et al.*, 2007 ; Lavorel & Grigulis, 2012).

Le fonctionnement des communautés végétales peut être appréhendé *via* un syndrome de traits tels que les traits foliaires (Westoby, 1998 ; Westoby *et al.*, 2002 ; Wright *et al.*, 2004). Dans cette étude, cinq traits foliaires ont été mesurés sur le dernier limbe mature : la surface foliaire spécifique (SLA, en  $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), la teneur en matière sèche des limbes (LDMC, en  $\text{mg g}^{-1}$ ), la teneur en azote des limbes (LNC, en  $\text{mg g}^{-1}$ ), la teneur en carbone des limbes (LCC, en  $\text{mg g}^{-1}$ ) et le ratio carbone/azote des limbes (LC:N), ainsi qu'un trait racinaire (la densité racinaire, en g de racines par  $\text{cm}^{-3}$  de sol), car ils rendent compte des stratégies d'acquisition des ressources des plantes et affectent le cycle du C (De Deyn *et al.*, 2008).

Largement adoptés en écologie fonctionnelle, les traits pondérés à l'échelle de la communauté (traits<sub>CWM</sub>) ainsi que l'indice de diversité fonctionnelle de Rao (FD<sub>Q</sub>) (Ricotta & Moretti, 2011 ; Roscher *et al.*, 2012), ont été utilisés ici afin de caractériser le fonctionnement des communautés végétales et d'étudier le lien avec le stock de C dans le sol.

Pour l'ensemble des sept prairies étudiées, il apparaît que les traits pondérés à l'échelle de la communauté (traits<sub>CWM</sub>), c'est-à-dire calculés sur la base du recouvrement relatif des espèces dominantes, sont de meilleurs indicateurs du stock de C dans le sol que la diversité de ces traits. En effet, aucune corrélation entre la diversité fonctionnelle (FD<sub>Q</sub>) et le stock de C organique dans le sol n'a été obtenue. L'absence d'effet de la parcelle sur la diversité fonctionnelle suggère que pour observer des relations entre diversité fonctionnelle et stock de



**Figure VI.1.** Lien entre le stock de C organique dans le sol et le fonctionnement des communautés végétales d'après l'étude des sept prairies. Le stock de C dans le sol est corrélé négativement avec le  $LDMC_{CWM}$  et positivement avec le  $SLA_{CWM}$ . La corrélation est plus forte avec le  $LDMC_{CWM}$  qu'avec le  $SLA_{CWM}$ . (A) Le stock de C organique élevé dans les prairies âgées et moins productives est lié à des valeurs de  $LDMC_{CWM}$  élevées. Étant donné que des valeurs élevées de  $LDMC_{CWM}$  sont caractéristiques de tissus peu décomposables, cela suggère que le stock de C organique élevé résulte des faibles sorties de C dans les communautés à stratégie conservatrice. (B) Le stock de C organique faible dans les prairies récentes et productives est lié à des valeurs de  $LDMC_{CWM}$  faibles, suggérant que le faible stock de C organique résulte d'une forte sortie de C dans les communautés à stratégie exploitative.

C dans le sol, les gradients environnementaux étudiés doivent être plus étendus (Lienin & Kleyer, 2012). La forte corrélation négative observée entre la diversité fonctionnelle et la production annuelle des prairies indique cependant que l'augmentation de la diversité fonctionnelle conduit à une réduction de la productivité. Selon les expérimentations, des corrélations positives (Petchey *et al.*, 2004 ; Cadotte *et al.*, 2009) et négatives (Chanteloup & Bonis, 2013) ont été mises en évidence. Nos résultats sont en accord avec Chanteloup & Bonis (2013) qui ont observés une relation négative de la production de biomasse aérienne avec la diversité fonctionnelle des traits et suggèrent que cette corrélation est caractéristique de prairies fertiles, ce qui est également le cas des prairies de notre étude.

Des relations d'ores et déjà établies à l'échelle de l'espèce, telles que la relation négative entre le SLA et le LDMC (Wright *et al.*, 2004), sont vérifiées dans notre étude à l'échelle de la communauté. Le SLA et le LDMC sont deux prédicteurs facilement mesurables qui traduisent la stratégie d'acquisition des ressources des plantes, allant d'une stratégie exploitative à une stratégie conservatrice le long d'un spectre d'économie foliaire (Wilson *et al.*, 1999 ; Wright *et al.*, 2004). Le  $SLA_{CWM}$  et le  $LDMC_{CWM}$  sont corrélés respectivement de manière négative et positive aux stocks de C organique dans le sol au sein des sept prairies.

Une valeur élevée de  $LDMC_{CWM}$  étant caractéristique de communautés végétales dominées par des espèces à stratégie conservatrice, ces communautés peuvent être reliées aux prairies les plus âgées et moins productives de cette étude qui présentent un stock élevé de C organique dans leurs sols (Figure VI.1A). Le stock de C organique élevé dans le sol de ces prairies résulte du bilan entre (i) de faibles entrées de C en raison de leur faible fixation de C et de leur capacité de croissance lente, et (ii) de faibles sorties de C en raison d'une faible décomposabilité des tissus induisant leur renouvellement lent et la formation d'une litière à décomposition lente.

À l'opposé, une valeur élevée de  $SLA_{CWM}$  étant caractéristique de communautés végétales dominées par des espèces à stratégie exploitative, ces communautés peuvent être reliées aux prairies récentes et plus productives qui présentent un faible stock de C organique dans leurs sols (Figure VI.1B). Le faible stock de C organique dans ces prairies est issu du bilan entre (i) de fortes entrées de C en raison de leur forte fixation de C et de leur capacité de croissance rapide, et (ii) de fortes sorties de C en raison d'une forte décomposabilité des tissus induisant leur renouvellement rapide et une décomposition de la litière également rapide.

Aucune corrélation n'a cependant été observée entre la production annuelle et le  $SLA_{CWM}$ . En revanche, le  $LDMC_{CWM}$  est négativement corrélé avec la

production annuelle. Le LDMC à l'échelle de l'espèce ou le  $LDMC_{CWM}$  à l'échelle de la communauté est souvent l'indice le plus pertinent dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes, par exemple comme indicateur de la production (Pakeman, 2014) ou de la fertilité (Hodgson *et al.*, 2011). De plus, le  $LDMC_{CWM}$  est négativement corrélé à la teneur en N des limbes (LNC), et positivement corrélé à leur ratio C/N (LC:N). Ces dernières relations indiquent un fort lien du  $LDMC_{CWM}$  avec la qualité des tissus. Un fort LDMC, et donc un faible LNC et fort LC:N, correspond à des tissus décomposés plus lentement, ce qui favorise le stockage de C. De même que dans une succession post-culturale méditerranéenne (Garnier *et al.*, 2004) et dans des prairies naturelles pauvres en éléments nutritifs (Suter & Edwards, 2013), au sein des sept prairies une relation positive du  $LDMC_{CWM}$  avec la quantité de C organique du sol est observée. Au regard de l'ensemble des corrélations entre la quantité de C organique du sol et chacun des traits considérés dans notre étude, celle-ci est la plus forte. Dans le contexte de cette étude, le  $LDMC_{CWM}$  est ainsi le trait le plus pertinent permettant d'établir un lien entre le fonctionnement des communautés végétales et les stocks de C dans le sol. Ceci pourrait indiquer que l'effet de la communauté végétale sur l'accumulation du C organique dans le sol est principalement expliqué par son effet sur les sorties de C, qui sont faibles lorsque la valeur du  $LDMC_{CWM}$  est élevée.

Il faut toutefois souligner que l'analyse du fonctionnement des communautés végétales est basée dans cette étude sur des communautés largement dominées par le ray-grass anglais. Même si la variabilité intraspécifique du ray-grass entre les prairies est susceptible de modifier le fonctionnement des communautés, des résultats différents pourraient être obtenus pour des communautés composées d'autres espèces. Par exemple, dans des contextes pour lesquels un stockage de C organique dans le sol a été relié à une forte entrée de C (Tilman *et al.*, 2006 ; Fornara & Tilman, 2008), une relation négative entre le stock de C organique du sol et le  $LDMC_{CWM}$  pourrait être obtenue et indiquer que l'impact des communautés végétales sur l'accumulation du C organique du sol est principalement dû à son effet sur l'entrée de C. Afin de vérifier si le  $LDMC_{CWM}$  est un indicateur robuste du cycle de C dans le système plante-sol, des travaux incluant une plus grande diversité de prairies sont nécessaires.

Aucune relation entre la densité racinaire (masse sèche de racines par volume de sol) et le stock de C organique du sol n'a été observée, alors que, comme mentionné dans le paragraphe précédent, une relation positive a été notée entre le stock de C du sol et la quantité de C racinaire. Klumpp & Soussana (2009) ont évalué l'impact de traits racinaires sur le stockage net de C dans le sol

et sur le stock de C organique de prairies semi-naturelles. Ils ont constaté une corrélation négative entre le stockage et stock de C dans le sol et la longueur spécifique des racines ( $SRL_{CWM}$ ), ainsi qu'une corrélation positive entre le stockage de C et le diamètre des racines. Une faible SRL est associée à des racines épaisses et denses contenant peu d'azote et avec de fortes concentrations en lignine (Lavorel *et al.*, 2007). Ces racines sont susceptibles de produire de la litière qui se décompose lentement (Hobbie *et al.*, 2010) et conduisent donc à la stabilisation du C organique du sol. Les études réalisées dans cette thèse sont focalisées sur les stocks de C résultant des mécanismes de stockage à long terme et non pas sur le stockage de C. L'étude de ces autres traits racinaires aurait pu mettre en évidence la pertinence de l'utilisation de traits racinaires comme indicateurs des variations de stocks de C dans le sol.

### **1.6. C soluble de la plante et du sol : indicateurs des variations saisonnières**

Dans ce travail de thèse, le système plante-sol de la prairie a été divisé en quatre compartiments : les compartiments végétaux aériens au-dessus (> 5 cm) et en dessous (< 5 cm) du niveau de coupe, le compartiment racinaire et le compartiment sol. Dans des prairies tempérées, Ammann *et al.* (2009) estiment que 2,3% du C est contenu dans la végétation aérienne et 2,6 % dans les racines, tandis que le sol contient 95,1 % des stocks de C, lorsque la couche 0-20 cm du sol est étudiée. En considérant l'ensemble des sept prairies, la répartition du C au sein de ces compartiments est du même ordre. La majeure partie du stock total de C du système plante-sol est retrouvée dans le sol (89,3 % ; pour la couche 0-10 cm). Le compartiment au-dessus de 5 cm contient en moyenne au cours d'une année 8,9 % de la quantité totale de C, mais constitue un pool de C transitoire car les fourrages sont exportés plusieurs fois par an par fauche ou pâturage. Enfin, les chaumes, qui correspondent à la biomasse aérienne restant en place après la coupe (compartiment aérien en dessous de 5 cm) et les racines ne constituent qu'une faible proportion du C total par rapport au sol, soit respectivement 1,4 % et 0,4 % du C total. Cependant, ils forment deux compartiments clés permettant le transfert de C vers le sol. En effet, les chaumes peuvent accumuler des quantités élevées de composés carbonés de réserve qui sont ensuite mobilisés afin d'assurer la repousse, et sont donc impliqués dans la réallocation du C vers les parties aériennes au-dessus du niveau de coupe (Morvan-Bertrand *et al.*, 1999a, 1999b). Ce compartiment est également impliqué dans l'allocation de C vers le sol par le dépôt de litière, ainsi qu'à travers l'allocation de C vers les racines. De même, les racines contribuent au transfert de C dans le sol par leur sénescence et par la rhizodéposition résultant notamment de l'exsudation de composés

solubles, de la sécrétion de mucilage et de la desquamation des cellules de bordures et des cellules épidermiques (Nguyen, 2003 ; Steinbeiss *et al.*, 2008).

En réponse à l'exploitation des prairies par fauche et/ou pâturage, ces deux compartiments sont donc susceptibles de présenter de fortes variations au cours des saisons, et ce tant par leur biomasse, reflétée ici par la quantité de C constituant chaque compartiment, que par la qualité du C organique (teneur et composition en glucides solubles principalement composés de fructanes, saccharose, glucose et fructose).

Dans ces compartiments, les concentrations en réserves glucidiques sont plus élevées dans les prairies les plus intensivement exploitées. L'accumulation de glucides solubles peut correspondre à une adaptation aux défoliations répétées comme l'ont suggéré Janeček *et al.* (2011) et Janeček & Klimešová (2014). Dans les chaumes, les concentrations en fructanes diminuent pendant la période d'exploitation, tandis que les quantités totales de C ont augmenté, ce qui suggère que les fructanes sont mobilisés après chaque défoliation lorsque les tissus photosynthétiques sont supprimés. Le C libéré par la dégradation des fructanes est exporté vers des zones de croissance des feuilles sous forme de saccharose afin de soutenir la repousse (Amiard *et al.*, 2003). La baisse de concentration en fructanes dans les chaumes, observée au cours de la période d'exploitation, indique que le temps entre deux défoliations n'est pas assez long pour permettre la reconstitution de réserves. En parallèle, les concentrations en glucides solubles totaux dans les racines sont restées stables au cours de cette période, ce qui indique que les réserves sont moins mobilisées dans les racines que dans les chaumes après la défoliation, comme cela a déjà été observé pour le ray-grass anglais (Prud'homme *et al.*, 1992 ; Amiard *et al.*, 2003).

Dans la couche superficielle du sol (0-10 cm), le C soluble (HWC, C du sol extrait à l'eau chaude) constitue une petite fraction du C organique, autour de 3 % dans les sept prairies étudiées, qui est facilement décomposable et plus sensible aux changements que l'ensemble du C organique (Ghani *et al.*, 2003). Ce pool de C provient de la biomasse microbienne du sol, ainsi que des exsudats et des lysats racinaires (Leinweber *et al.*, 1995). Il est ainsi considéré comme une mesure de substitution permettant d'estimer la biomasse microbienne et la quantité de glucides dans le sol (Ghani *et al.*, 2003). Dans notre étude, la proportion de C soluble dans le sol est d'autant plus élevée que les prairies sont jeunes et productives, elle est ainsi négativement corrélée à la quantité de C organique du sol. Alors que le suivi du stock de C organique au cours d'une année n'a montré que peu de variations quelle que soit la parcelle, la fraction de C soluble varie plus fortement que le C organique du sol de la couche superficielle du sol, de 1,8 à 4,9 % du C total.

Afin d'étudier l'impact des plantes sur la dynamique du C organique dans les sols, nous nous sommes ainsi concentrés sur les relations entre les fractions les plus labiles du C, estimées par les teneurs en glucides solubles des plantes (WSC) et le C soluble du sol (HWC). Au sein d'une année, trois périodes ont été distinguées en s'appuyant sur les profils d'évolution des teneurs en glucides solubles dans les chaumes et les racines, ainsi que des teneurs en C soluble dans le sol : une période d'exploitation des prairies par fauche et/ou pâturage, une période de repos de l'automne à la fin de l'hiver, puis une période de repousse au début du printemps.

Nous avons ainsi mis en évidence plusieurs corrélations entre la proportion en C soluble dans le sol et les concentrations en glucides solubles dans les plantes, particulièrement au début du printemps. Pour cette même période et dans une prairie composée de ray-grass, Medeiros *et al.* (2006) ont montré que l'exsudation racinaire de glucides est une source importante de C pour les micro-organismes de la rhizosphère.

Parmi les glucides retrouvés dans les plantes (fructanes, saccharose, glucose et fructose dans les trois compartiments de la plante), la concentration en saccharose dans les chaumes est la plus fortement corrélée, positivement, à la proportion en C soluble dans le sol au printemps. Inversement, au cours de cette période la proportion en C soluble dans le sol est négativement corrélée à la concentration en saccharose dans les racines. Cela suggère que le saccharose accumulé pendant l'hiver dans le compartiment aérien en dessous de 5 cm est exporté après l'hiver, non seulement vers le compartiment au-dessus de 5 cm pour sa repousse, mais également vers les racines et le sol comme tel que l'ont observé Medeiros *et al.* (2006). Étant donné que pendant cette même période la proportion en C soluble diminue dans le sol, nous pouvons supposer que les exsudats racinaires ont induit une augmentation de la minéralisation du C soluble, *via* un « priming effect » (Kuzyakov & Domanski, 2000 ; Hamilton III *et al.*, 2008). Cette hypothèse est étayée par l'étude de Medeiros *et al.* (2006) montrant que l'exsudation au début du printemps stimule la croissance des bactéries et des champignons qui peuvent consommer le C soluble.

Ainsi, les teneurs en glucides dans les plantes, et plus particulièrement celles du saccharose, apparaissent comme des indicateurs pertinents pour l'étude du lien entre le fonctionnement des communautés végétales et la dynamique du C soluble dans les sols.

## II. Perspectives

Accroître notre compréhension du fonctionnement des communautés végétales dans les agroécosystèmes tels que les prairies est un enjeu majeur, en particulier dans le but d'apporter des éléments de réponse aux problématiques environnementales. Les résultats présentés dans ce manuscrit ouvrent des perspectives à plusieurs échelles.

Ce travail souligne tout d'abord l'intérêt d'une approche fonctionnelle dans le cadre de l'étude du lien entre le fonctionnement des communautés végétales et les stocks de C dans l'écosystème prairial. En effet, cette approche peut aboutir à l'identification d'indicateurs basés sur les traits des espèces dominantes permettant d'évaluer la nature et l'intensité des processus écosystémiques qui influencent les services rendus par les écosystèmes. Dans notre contexte, le  $LDMC_{CWM}$  a été identifié comme un indicateur du stock de C dans le sol. Cependant, ces résultats nécessitent d'être approfondis, notamment en vérifiant si ce résultat peut être extrapolé à une plus large gamme de prairies tempérées de façon à mieux représenter leur diversité. Si la relation entre le  $LDMC_{CWM}$  et le stock de C dans le sol est vérifiée, cela permettrait d'approcher plus facilement les stocks de C *via* le fonctionnement de communautés à grande échelle, et ainsi de fournir des pistes de gestion des prairies favorables aux deux services que sont le stockage de C et la production fourragère.

Nos résultats montrent également que l'amélioration de prairies par sursemis sans labour ou re-semis avec un travail du sol superficiel (10-15 cm) peut permettre de relancer la production de fourrages tout en maintenant le stock de C dans le sol. L'expérimentation a été menée sur une seule parcelle et nécessite une validation à plus grande échelle et à plus long terme. En effet, l'utilisation d'une plus grande diversité de parcelles, en termes de stock de C et de diversité spécifique, permettrait de confirmer l'intérêt de ces techniques du point de vue de la production et du stockage de C. De plus, le couplage avec une approche fonctionnelle permettrait de mieux comprendre les résultats obtenus.

Par l'étude des traits fonctionnels, nous avons relié les stratégies d'utilisation des ressources des communautés prairiales aux stocks de C dans le sol. Les variations des teneurs en glucides solubles dans les différents compartiments des végétaux de ces communautés, dues aux variations saisonnières et au mode d'exploitation par fauche et/ou pâturage des prairies, ont également été reliées aux variations des teneurs en C soluble dans le sol. Ce résultat pose la question des liens entre les caractéristiques d'accumulation et de mobilisation des réserves glucidiques et les stratégies écologiques des communautés prairiales. Comme évoqué dans la partie de présentation des

articles, une expérimentation *ex situ* en culture monospécifique d'une sélection d'espèces prairiales a été menée et est en cours d'exploitation. En effet, la complexité des systèmes tels que les écosystèmes prairiaux nécessite de coupler les approches *in situ* avec des approches *ex situ* menées en cultures monospécifiques. Pour cette expérimentation, huit Poacées prairiales ainsi que six espèces prairiales d'autres groupes fonctionnels (Dicotylédones fixatrices et non fixatrices d'azote) ont été prélevées sur le Domaine Expérimental du Pin-au-Haras, puis cultivées en conditions contrôlées. Les espèces ont été caractérisées par des traits fonctionnels foliaires et racinaires ainsi que par des traits de croissance et de productivité mesurés lors de la repousse après une coupe simulant une défoliation. Des mesures relatives à la production et à l'allocation de biomasse ainsi qu'au métabolisme glucidique ont été effectuées avant la coupe puis après la coupe en cinétique.

Dans notre étude, la dynamique du stock de C dans le sol n'a pas été analysée sur une période suffisamment longue pour évaluer les capacités de stockage du C dans chacune des prairies. Notre comparaison des stocks de C donne néanmoins une indication de la séquestration du C. En effet, le stock de C a été évalué pour plusieurs prairies sur le même domaine expérimental. Ce stock varie entre prairies en raison de leurs différentes pratiques de gestion antérieures, et il est le résultat du bilan entre l'entrée de C et la libération de C. Une étude des flux de C par la mesure du bilan de flux de C *via* le système micro-météorologique d'eddy covariance ou *via* le marquage isotopique (notamment des photosynthétats néoformés vers les compartiments inférieurs de la plante ainsi que les transferts de C de la plante vers le sol) permettrait d'évaluer plus précisément les capacités de transfert de C vers les sols et de les confronter aux stocks de C. De plus, la relation mise en évidence entre les teneurs en glucides solubles des chaumes, saccharose en particulier, et la teneur en C soluble du sol au printemps, suggère un impact de l'accumulation de saccharose dans les chaumes sur l'exsudation racinaire de glucides qui pourrait elle-même modifier la qualité de la MO et l'activité des micro-organismes du sol. Cependant ces résultats nécessitent d'être approfondis par l'étude des flux de rhizodéposition de C de la plante au sol par la mesure de la quantité et la qualité de ces flux au sein de communautés prairiales diversifiées.

---

# Références bibliographiques

---



## Références bibliographiques

---



- ADEME** (2011) *Réalisation d'un bilan des émissions de gaz à effet de serre : filière agricole et agro-alimentaire*. ADEME.
- Aerts R** (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, **79**, 439.
- Aerts R, Chapin FS** (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. In: *Advances in Ecological Research*, Vol. 30 (eds Fitter AH, Raffaelli DG), pp. 1–67. Elsevier Academic Press Inc, San Diego.
- Agreste** (2010) *Les Dossiers N°8 - Juillet 2010*.
- Agreste** (2014a) Statistique agricole annuelle. [En ligne] <<http://agreste.agriculture.gouv.fr/enquetes/statistique-agricole-annuelle-saa/>> (consulté le 28/05/2014).
- Agreste** (2014b) Enquête sur les pratiques culturales 2011. [En ligne] <<http://agreste.agriculture.gouv.fr/enquetes/pratiques-culturales/grandes-cultures-prairies/>> (consulté le 28/05/2014).
- Allard V, Soussana JF, Falcimagne R et al.** (2007) The role of grazing management for the net biome productivity and greenhouse gas budget (CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>O and CH<sub>4</sub>) of semi-natural grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **121**, 47–58.
- Amiard V, Morvan-Bertrand A, Billard JP, Huault C, Prud'homme M** (2003) Fate of fructose supplied to leaf sheaths after defoliation of *Lolium perenne* L.: assessment by <sup>13</sup>C-fructose labelling. *Journal of Experimental Botany*, **54**, 1231–1243.
- Ammann C, Flechard CR, Leifeld J, Neftel A, Fuhrer J** (2007) The carbon budget of newly established temperate grassland depends on management intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **121**, 5–20.
- Ammann C, Spirig C, Leifeld J, Neftel A** (2009) Assessment of the nitrogen and carbon budget of two managed temperate grassland fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **133**, 150–162.
- Amundson R** (2001) The carbon budget in soils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **29**, 535–562.
- Angers DA, Arrouays D, Saby NPA, Walter C** (2011) Estimating and mapping the carbon saturation deficit of French agricultural topsoils. *Soil Use and Management*, **27**, 448–452.
- Annicchiarico P, Proietti S** (2010) White clover selected for enhanced competitive ability widens the compatibility with grasses and favours the optimization of legume content and forage yield in mown clover-grass mixtures. *Grass and Forage Science*, **65**, 318–324.

- Arrouays D, Balesdent J, Germon JC, Jayet PA, Soussana JF, Stengel P (eds.)** (2002) *Contribution à la lutte contre l'effet de serre. Stocker du carbone dans les sols agricoles de France ? Expertise scientifique collective*, INRA edn. Paris, 332 pp.
- Arrouays D, Deslais W, Badeau V** (2001) The carbon content of topsoil and its geographical distribution in France. *Soil Use and Management*, **17**, 7–11.
- Atjay G, Ketner P, Duvigneaud P** (1979) Terrestrial primary productivity and phytomass. In: *The global carbon cycle*, Wiley edn (eds Bolin B, Degens E, Ketner P), pp. 129–182. New York, USA.
- Atkinson CJ** (1986) The effect of clipping on net photosynthesis and dark respiration rates of plants from an upland grassland, with reference to carbon partitioning in *Festuca ovina*. *Annals of Botany*, **58**, 61–72.
- Atkinson CJ, Farrar JF** (1983) Allocation of photosynthetically fixed carbon in *Festuca Ovina* L. and *Nardus Stricta* L. *New Phytologist*, **95**, 519–531.
- Avise JC, Ourry A, Volenec JJ, Lemaire G, Boucaud J** (1996) Defoliation-induced changes in abundance and immuno-localization of vegetative storage proteins in taproots of *Medicago sativa*. *Plant Physiology and Biochemistry*, **34**, 561–570.



- Bahn M, Schmitt M, Siegwolf R, Richter A, Brüggemann N** (2009) Does photosynthesis affect grassland soil-respired CO<sub>2</sub> and its carbon isotope composition on a diurnal timescale? *New Phytologist*, **182**, 451–460.
- Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM** (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, **57**, 233–266.
- Balesdent J, Mariotti A** (1996) *Measurement of soil organic matter turnover using <sup>13</sup>C natural abundance* (eds Boutton TW, Yamasaki SI). Marcel Dekker Inc., New York, USA, 83–111 pp.
- Balesdent J, Chenu C, Balabane M** (2000) Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil and Tillage Research*, **53**, 215–230.
- Balesdent J, Derrien D, Fontaine S et al.** (2011) Contribution de la rhizodéposition aux matières organiques du sol, quelques implications pour la modélisation de la dynamique du carbone. *Étude et Gestion des Sols*, **18**, 201–216.
- Ball DF** (1964) Loss-on-ignition as an estimate of organic matter and organic carbon in non-calcareous soils. *Journal of Soil Science*, **15**, 84–92.
- Barbault R, Chevassus-au-Louis B, Teyssède A** (2004) *Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche*. Association pour la diffusion de la pensée française, Paris, 241 pp.
- Bardgett RD, Wardle DA, Yeates GW** (1998) Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**, 1867–1878.

- Batjes NH** (1996) Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, **47**, 151–163.
- Baur-Höch B, Machler F, Nösberger J** (1990) Effect of carbohydrate demand on the remobilization of starch in stolons and roots of white clover (*Trifolium repens* L.) after defoliation. *Journal of Experimental Botany*, **41**, 573–578.
- Bazot S** (2005) Contribution à l'étude de l'allocation des photoassimilats récents dans la plante et la rhizosphère chez une graminée pérenne (*Lolium perenne* L.). Thèse de l'Institut National Polytechnique de Lorraine.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL** (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4<sup>th</sup> edn. Blackwell Pub., Malden, MA, 752 pp.
- Bellamy PH, Loveland PJ, Bradley RI, Lark RM, Kirk GJD** (2005) Carbon losses from all soils across England and Wales 1978-2003. *Nature*, **437**, 245–248.
- Berg B, McClaugherty C** (2008) *Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer, 341 pp.
- Bernoux M, Cerri CC, Cerri CEP et al.** (2006) Cropping systems, carbon sequestration and erosion in Brazil, a review. *Agronomy for Sustainable Development*, **26**, 1–8.
- Bohn HL** (1976) Estimate of organic carbon in world soils. *Soil Science Society of America Journal*, **40**, 468–470.
- Bohn HL** (1982) Estimate of organic carbon in world soils: II. *Soil Science Society of America Journal*, **46**, 1118–1119.
- Bonnett GD, Sims IM, Simpson RJ, Cairns AJ** (1997) Structural diversity of fructan in relation to the taxonomy of the *Poaceae*. *New Phytologist*, **136**, 11–17.
- Botta-Dukát Z** (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 533–540.
- Bourdôt G, Lamoureaux S** (2002) Giant Buttercup (*Ranunculus acris* L.) management in dairy pastures-current problems and future solutions. In: *Proceedings of New Zealand Grassland Association*, Vol. 64, pp. 61–65. West Coast, New Zealand.
- Boyce PJ, Penaloza E, Volenec JJ** (1992) Amylase activity in taproots of *Medicago sativa* L. and *Lotus corniculatus* L. following defoliation. *Journal of Experimental Botany*, **43**, 1053–1059.
- Breulmann M, Schulz E, Weißhuhn K, Buscot F** (2012) Impact of the plant community composition on labile soil organic carbon, soil microbial activity and community structure in semi-natural grassland ecosystems of different productivity. *Plant and Soil*, **352**, 253–265.
- Brilli F, Hörtnagl L, Bamberger I et al.** (2012) Qualitative and quantitative characterization of volatile organic compound emissions from cut grass. *Environmental Science & Technology*, **46**, 3859–3865.
- Briske DD, Richards JH** (1995) Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. In: *Wildland plants:*

*physiological ecology and developmental morphology*, Society for Range Management edn (eds Bedunah D, Sosebee R), pp. 635–710. Denver, CO.

- Brocklebank KJ, Hendry GAF** (1989) Characteristics of plant species which store different types of reserve carbohydrates. *New Phytologist*, **112**, 255–260.
- Bronick CJ, Lal R** (2005) Soil structure and management: a review. *Geoderma*, **124**, 3–22.
- Buléon A, Colonna P, Planchot V, Ball S** (1998) Starch granules: structure and biosynthesis. *International Journal of Biological Macromolecules*, **23**, 85–112.
- Byrne KA, Kiely G, Leahy P** (2005) CO<sub>2</sub> fluxes in adjacent new and permanent temperate grasslands. *Agricultural and Forest Meteorology*, **135**, 82–92.



- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH** (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, **4**, e5695.
- Cannell MGR, Milne R** (1995) Carbon pools and sequestration in forest ecosystems in Britain. *Forestry*, **68**, 361–378.
- Cao M, Woodward FI** (1998) Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. *Nature*, **393**, 249–252.
- Casella E, Soussana JF** (1997) Long-term effects of CO<sub>2</sub> enrichment and temperature increase on the carbon balance of a temperate grass sward. *Journal of Experimental Botany*, **48**, 1309–1321.
- Chambre d'Agriculture de Normandie** (2013) L'herbe et les surfaces fourragères en Normandie [En ligne] <<http://www.normandie.chambagri.fr/agricopie-herbe.asp>> (consulté le 13/03/2015).
- Chambre d'Agriculture de Normandie**. Fertilisation azotée des prairies normandes. [En ligne] <[www.webagri14.com/iso\\_album/calcul\\_fertilisation\\_azotee\\_prairies.pdf](http://www.webagri14.com/iso_album/calcul_fertilisation_azotee_prairies.pdf)> (consulté le 28/05/2014).
- Chanteloup P, Bonis A** (2013) Functional diversity in root and above-ground traits in a fertile grassland shows a detrimental effect on productivity. *Basic and Applied Ecology*, **14**, 208–216.
- Chapin FS, Schulze E-D, Mooney HA** (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual review of ecology and systematics*, **21**, 423–447.
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT et al.** (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234–242.
- Chatterton NJ, Harrison PA** (1997) Fructan oligomers in *Poa ampla*. *New Phytologist*, **136**, 3–10.
- Chatterton NJ, Harrison PA, Bennett JH, Asay KH** (1989) Carbohydrate partitioning in 185 accessions of *Gramineae* grown under warm and cool temperatures. *Journal of Plant Physiology*, **134**, 169–179.

- Chen DD, Zhang SH, Dong SK, Wang XT, Du GZ** (2010) Effect of land-use on soil nutrients and microbial biomass of an alpine region on the northeastern Tibetan plateau, China. *Land Degradation & Development*, **21**, 446–452.
- Ciais P, Soussana JF, Vuichard N et al.** (2010) The greenhouse gas balance of European grasslands. *Biogeosciences Discussions*, **7**, 5997–6050.
- CITEPA** (2014) *Rapport CCNUCC*. © CITEPA 2014.
- Coleman K, Jenkinson DS** (1996) RothC-26.3 - A model for the turnover of carbon in soil. In: *Evaluation of soil organic matter models* (eds Powlson DS, Smith P, Smith JU), pp. 237–246. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Conant RT** (2012) Grassland soil organic carbon stocks: status, opportunities, vulnerability. In: *Recarbonization of the biosphere* (eds Lal R, Lorenz K, Hüttl RF, Schneider BU, von Braun J), pp. 275–302. Springer, Netherlands.
- Conant RT, Paustian K, Elliott ET** (2001) Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological Applications*, **11**, 343–355.
- Cong WF, van Ruijven J, Mommer L, De Deyn GB, Berendse F, Hoffland E** (2014) Plant species richness promotes soil carbon and nitrogen stocks in grasslands without legumes. *Journal of Ecology*, **102**, 1163–1170.
- Cornelissen JHC** (1996) An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, **84**, 573–582.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E et al.** (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K et al.** (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, **11**, 1065–1071.
- Cox PM, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ** (2000) Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, **408**, 184–187.
- Cramer W, Bondeau A, Woodward FI et al.** (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, **7**, 357–373.
- Crous KY, Reich PB, Hunter MD, Ellsworth DS** (2010) Maintenance of leaf N controls the photosynthetic CO<sub>2</sub> response of grassland species exposed to 9 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Global Change Biology*, **16**, 2076–2088.



- Davidson JL, Milthorpe FL** (1966a) Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. *Annals of Botany*, **30**, 173–184.
- Davidson JL, Milthorpe FL** (1966b) The effect of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. *Annals of Botany*, **30**, 185–198.

- De Bello F, Lavorel S, Díaz S et al.** (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2873–2893.
- De Deyn GB, Cornelissen JHC, Bardgett RD** (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, **11**, 516–531.
- De Deyn GB, Quirk H, Yi Z, Oakley S, Ostle NJ, Bardgett RD** (2009) Vegetation composition promotes carbon and nitrogen storage in model grassland communities of contrasting soil fertility. *Journal of Ecology*, **97**, 864–875.
- De Deyn GB, Shiel RS, Ostle NJ et al.** (2011) Additional carbon sequestration benefits of grassland diversity restoration: soil C sequestration and diversity restoration. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 600–608.
- DeGryze S, Six J, Paustian K, Morris SJ, Paul EA, Merckx R** (2004) Soil organic carbon pool changes following land-use conversions. *Global Change Biology*, **10**, 1120–1132.
- Demarquilly C, Dulphy J, Andrieu J** (1988) Valeurs nutritive et alimentaire des fourrages selon les techniques de conservation : foin, ensilage, enrubannage. *Fourrages*, **155**, 349–369.
- De Neergaard A, Gorissen A** (2004) Carbon allocation to roots, rhizodeposits and soil after pulse labelling: a comparison of white clover (*Trifolium repens* L.) and perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Biology and Fertility of Soils*, **39**, 228–234.
- De Roover J, Van Laere A, Van den Ende W** (1999) Effect of defoliation on fructan pattern and fructan metabolizing enzymes in young chicory plants (*Cichorium intybus*). *Physiologia Plantarum*, **106**, 158–163.
- Detling JK, Dyer MI, Winn DT** (1979) Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia*, **41**, 127–134.
- De Visser R, Vianden H, Schnyder H** (1997) Kinetics and relative significance of remobilized and current C and N incorporation in leaf and root growth zones of *Lolium perenne* after defoliation: assessment by <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N steady-state labelling. *Plant, Cell & Environment*, **20**, 37–46.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K et al.** (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295–304.
- Díaz S, Lavorel S, Chapin III FS, Tecco PA, Gurvich DE, Grigulis K** (2007) Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In: *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pp. 81–91. Springer.
- Díaz S, Cabido M** (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.
- Don A, Schumacher J, Scherer-Lorenzen M, Scholten T, Schulze E** (2007) Spatial and vertical variation of soil carbon at two grassland sites — Implications for measuring soil carbon stocks. *Geoderma*, **141**, 272–282.

**Don A, Scholten T, Schulze E** (2009) Conversion of cropland into grassland: implications for soil organic-carbon stocks in two soils with different texture. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **172**, 53–62.

**Ellert BH, Bettany JR** (1995) Calculation of organic matter and nutrients stored in soils under contrasting management regimes. *Canadian Journal of Soil Science*, **75**, 529–538.



**Eswaran H, Vandenberg E, Reich P** (1993) Organic-carbon in soils of the world. *Soil Science Society of America Journal*, **57**, 192–194.

**Etheridge DM, Steele LP, Langenfelds RL, Francey RJ, Barnola JM, Morgan VI** (1996) Natural and anthropogenic changes in atmospheric CO<sub>2</sub> over the last 1000 years from air in Antarctic ice and firn. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **101**, 4115–4128.

**European Environment Agency** (2005) *The European environment: state and outlook 2005*. European Environment Agency, Copenhagen, 570 pp.



**Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT** (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant biology*, **40**, 503–537.

**Fischlin A, Midgley G, Price J et al.** (2007) Ecosystems, their properties, goods and services. In: *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel of Climate Change (IPCC)*, Cambridge University Press edn (eds Parry M, Canziani O, Palutikof J, van der Linden P, Hanson C), pp. 211–272. Cambridge, UK.

**Flexas J, Medrano H** (2002) Drought-inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, **89**, 183–189.

**Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L** (2003) The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 837–843.

**Food and Agriculture Organization of the United Nations** (2010) *Challenges and opportunities for carbon sequestration in grassland systems: a technical report on grassland management and climate mitigation*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.

**Fornara DA, Tilman D** (2008) Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology*, **96**, 314–322.

**Fornara DA, Tilman D** (2012) Soil carbon sequestration in prairie grasslands increased by chronic nitrogen addition. *Ecology*, **93**, 2030–2036.

**Fornara DA, Steinbeiss S, McNamara NP et al.** (2011) Increases in soil organic carbon sequestration can reduce the global warming potential of long-term liming to permanent grassland. *Global Change Biology*, **17**, 1925–1934.

- Fornara DA, Banin L, Crawley MJ** (2013) Multi-nutrient vs. nitrogen-only effects on carbon sequestration in grassland soils. *Global Change Biology*, **19**, 3848–3857.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R et al.** (2009) Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, **90**, 598–611.
- Freibauer A, Rounsevell MDA, Smith P, Verhagen J** (2004) Carbon sequestration in the agricultural soils of Europe. *Geoderma*, **122**, 1–23.
- Freschet GT, Aerts R, Cornelissen JHC** (2012) A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, **26**, 56–65.
- Fustec J, Lesuffleur F, Mahieu S, Cliquet JB** (2010) Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **30**, 57–66.



- Gallagher JA, Volenec JJ, Turner LB, Pollock CJ** (1997) Starch hydrolytic enzyme activities following defoliation of white clover. *Crop Science*, **37**, 1812.
- Gao YH, Luo P, Wu N, Chen H, Wang GX** (2007) Grazing intensity impacts on carbon sequestration in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, **3**, 642–647.
- Garcia MRL, Sampaio AAM, Nahas E** (2011) Impact of different grazing systems for bovine cattle on the soil microbiological and chemical characteristics. *Revista Brasileira de Zootecnia*, **40**, 1568–1575.
- Garnier E, Navas ML** (2012) A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **32**, 365–399.
- Garnier E, Cortez J, Billès G et al.** (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.
- Gaujour E, Amiaud B, Mignolet C, Plantureux S** (2012) Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **32**, 133–160.
- Ghani A, Dexter M, Perrott KW** (2003) Hot-water extractable carbon in soils: a sensitive measurement for determining impacts of fertilisation, grazing and cultivation. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 1231–1243.
- Gifford RM** (2003) Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. *Functional Plant Biology*, **30**, 171–186.
- Gitay H, Noble IR** (1997) What are plant functional types and how should we seek them? In: *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change* (eds Smith TM, Shugart HH, Woodward FI), pp. 3–19. Cambridge University Press, Cambridge.

- Goh KM** (2004) Carbon sequestration and stabilization in soils: implications for soil productivity and climate change. *Soil Science and Plant Nutrition*, **50**, 467–476.
- Goidts E, van Wesemael B** (2007) Regional assessment of soil organic carbon changes under agriculture in Southern Belgium (1955–2005). *Geoderma*, **141**, 341–354.
- Grayston SJ, Vaughan D, Jones D** (1996) Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology*, **5**, 29–56.
- Grime JP** (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester, UK, 222 pp.
- Grime JP** (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- Grime JP** (2002) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*, 2<sup>nd</sup> edn. John Wiley & Sons, Chichester, UK, 456 pp.
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R** (1988) *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman Ltd, London, UK, 742 pp.
- Gross N, Robson TM, Lavorel S, Albert C, Le Bagousse-Pinguet Y, Guillemin R** (2008) Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist*, **180**, 652–662.
- Guitian R, Bardgett RD** (2000) Plant and soil microbial responses to defoliation in temperate semi-natural grassland. *Plant and Soil*, **220**, 271–277.
- Guo LB, Gifford RM** (2002) Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology*, **8**, 345–360.



- Hamilton III EW, Frank DA, Hinchey PM, Murray TR** (2008) Defoliation induces root exudation and triggers positive rhizospheric feedbacks in a temperate grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, **40**, 2865–2873.
- Hassink J** (1997) The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. *Plant and Soil*, **191**, 77–87.
- Haynes RJ** (2005) Labile organic matter fractions as central components of the quality of agricultural soils: an overview. In: *Advances in Agronomy*, Vol. 85, pp. 221–268. Academic Press.
- Hebeisen T, Lüscher A, Zanetti S et al.** (1997) Growth response of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. as monocultures and bi-species mixture to free air CO<sub>2</sub> enrichment and management. *Global Change Biology*, **3**, 149–160.
- Hector A, Bazeley-White E, Loreau M, Otway S, Schmid B** (2002) Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecology Letters*, **5**, 502–511.

- Hendry GAF** (1993) Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. *New Phytologist*, **123**, 3–14.
- Higashida S, Takao K** (1986) Relations between soil microbial activity and soil properties in grassland. *Soil Science and Plant Nutrition*, **32**, 587–597.
- Hincha DK, Livingston III DP, Premakumar R, Zuther E, Obel N, Cacela C, Heyer AG** (2007) Fructans from oat and rye: composition and effects on membrane stability during drying. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1768**, 1611–1619.
- Hobbie SE, Oleksyn J, Eissenstat DM, Reich PB** (2010) Fine root decomposition rates do not mirror those of leaf litter among temperate tree species. *Oecologia*, **162**, 505–513.
- Hodgson JG, Montserrat-Marti G, Charles M et al.** (2011) Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, **108**, 1337–1345.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ et al.** (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3–35.
- Hopkins WG** (2003) *Physiologie végétale*, 1<sup>st</sup> edn. De Boeck Université, Belgique, Bruxelles, 536 pp.
- Huguenin-Elie O, Stutz CJ, Luescher A, Gago R** (2007) Grassland improvement by overseeding. *Revue Suisse d'Agriculture*, **39**, 25–29.
- Hungate BA, Holland EA, Jackson RB, Chapin FS, Mooney HA, Field CB** (1997) The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature*, **388**, 576–579.
- Hurry V, Igamberdiev AU, Keerberg O, Pärnik T, Atkin OK, Zaragoza-Castells J, Gardeström P** (2005) Respiration in photosynthetic cells: gas exchange components, interactions with photorespiration and the operation of mitochondria in the light. In: *Plant respiration* (eds Lambers H, Ribas-Carbo M), pp. 43–61. Springer, Netherlands.
- Huyghe C** (2005) *Prairies et cultures fourragères en France: entre logiques de production et enjeux territoriaux*. Éditions Quae, 228 pp.
- Huyghe C** (2009) Évolution des prairies et cultures fourragères et de leurs modalités culturales et d'utilisation en France au cours des cinquante dernières années. *Fourrages*, **200**, 407–728.



- IPCC** (2007) *Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Solomon S, Qin D, Manning M, Marquis M, Averyt K, Tignor M, Miller H, Chen Z). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, USA, 996 pp.
- IPCC** (2013) *Climate Change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth assessment report of the Intergovernmental*

*Panel on Climate Change*, Cambridge University Press edn (eds Stocker T, Qin D, Plattner G, Tignor M, Allen S, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P). Cambridge, United Kingdom and New York, USA, 1535 pp.

**Itaya NM, Buckeridge MS, Figueiredo-Ribeiro RCL** (1997) Biosynthesis in vitro of high-molecular mass fructan by cell-free extracts from tuberous roots of *Viguiera discolor* (Asteraceae). *New Phytologist*, **136**, 53–60.

**IUSS Working Group WRB** (2006) *World reference base for soil resources 2006*. FAO, Rome, 128 pp.



**Janeček Š, Klimešová J** (2014) Carbohydrate storage in meadow plants and its depletion after disturbance: do roots and stem-derived organs differ in their roles? *Oecologia*, **175**, 51–61.

**Janeček Š, Lanta V, Klimešová J, Doležal J** (2011) Effect of abandonment and plant classification on carbohydrate reserves of meadow plants. *Plant Biology*, **13**, 243–251.

**Janzen HH, Campbell CA, Izaurrealde RC, Ellert BH, Juma N, McGill WB, Zentner RP** (1998) Management effects on soil C storage on the Canadian prairies. *Soil and Tillage Research*, **47**, 181–195.

**Jarvis SC, Macduff JH** (1989) Nitrate nutrition of grasses from steady-state supplies in flowing solution culture following nitrate deprivation and/or defoliation: recovery of uptake and growth and their interactions. *Journal of Experimental Botany*, **40**, 965–975.

**Jenkinson DS** (1988) Soil organic matter and its dynamics. In: *Russell's soil conditions and plant growth*, 11<sup>th</sup> edn (ed Wild A), pp. 564–607. Longman, London.

**Jensen KB, Harrison P, Chatterton NJ, Bushman BS, Creech JE** (2014) Seasonal trends in nonstructural carbohydrates in cool- and warm-season grasses. *Crop Science*, **54**, 2328.

**Jobbágy EG, Jackson RB** (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological applications*, **10**, 423–436.

**Joffre R, Gillon D, Dardenne P, Agneessens R, Biston R** (1992) The use of near-infrared reflectance spectroscopy in litter decomposition studies. *Annals of Forest Science*, **49**, 481–488.

**Johansson G** (1993) Carbon distribution in grass (*Festuca pratensis* L.) during regrowth after cutting—utilization of stored and newly assimilated carbon. *Plant and soil*, **151**, 11–20.

**Johnston AE, Poulton PR, Coleman K** (2009) Chapter 1 Soil organic matter: its importance in sustainable agriculture and carbon dioxide fluxes. In: *Advances in Agronomy*, Vol. 101 (ed Donald L. Sparks), pp. 1–57. Academic Press.

- Jones MB, Donnelly A** (2004) Carbon sequestration in temperate grassland ecosystems and the influence of management, climate and elevated CO<sub>2</sub>: Tansley review. *New Phytologist*, **164**, 423–439.
- Jones DL, Hodge A, Kuzyakov Y** (2004) Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist*, **163**, 459–480.
- Jones DL, Nguyen C, Finlay RD** (2009) Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil–root interface. *Plant and Soil*, **321**, 5–33.



- Kattge J, Díaz S, Lavorel S et al.** (2011) TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, **17**, 2905–2935.
- Kesselmeier J, Staudt M** (1999) Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry*, **33**, 23–88.
- Kesselmeier J, Ciccioli P, Kuhn U et al.** (2002) Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget. *Global Biogeochemical Cycles*, **16**, 1126.
- Kirkham FW, Tallowin JRB, Sanderson RA, Bhogal A, Chambers BJ, Stevens DP** (2008) The impact of organic and inorganic fertilizers and lime on the species-richness and plant functional characteristics of hay meadow communities. *Biological Conservation*, **141**, 1411–1427.
- Klumpp K, Soussana JF** (2009) Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Global Change Biology*, **15**, 2921–2934.
- Klumpp K, Soussana JF, Falcimagne R** (2007a) Long-term steady state <sup>13</sup>C labelling to investigate carbon turnover in plant soil systems. *Biogeosciences Discussions*, **4**, 797–821.
- Klumpp K, Soussana JF, Falcimagne R** (2007b) Effects of past and current disturbance on carbon cycling in grassland mesocosms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **121**, 59–73.
- Klumpp K, Fontaine S, Attard E, Le Roux X, Gleixner G, Soussana JF** (2009) Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology*, **97**, 876–885.
- Körschens M, Weigel A, Schulz E** (1998) Turnover of soil organic matter (SOM) and long-term balances — tools for evaluating sustainable productivity of soils. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, **161**, 409–424.
- Kuzyakov Y, Domanski G** (2000) Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **163**, 421–431.
- Kuzyakov Y, Hill PW, Jones DL** (2007) Root exudate components change litter decomposition in a simulated rhizosphere depending on temperature. *Plant and Soil*, **290**, 293–305.



- Laik R, Kumar K, Das DK, Chaturvedi OP** (2009) Labile soil organic matter pools in a calciorthent after 18 years of afforestation by different plantations. *Applied Soil Ecology*, **42**, 71–78.
- Lal R** (2004) Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma*, **123**, 1–22.
- Laliberté E, Legendre P** (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Lambers H, Poorter H** (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, **23**, 187–261.
- Lavorel S, Garnier E** (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA** (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 474–478.
- Lavorel S, Touzard B, Lebreton JD, Clement B** (1998) Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **19**, 227–240.
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC et al.** (2007) Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: *Terrestrial ecosystems in a changing world* (eds Canadell JG, Pataki DE, Pitelka LF), pp. 149–164. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Lavorel S, Garnier E** (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.
- Lavorel S, Grigulis K** (2012) How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services: Plant traits scale to ecosystem services trade-offs. *Journal of Ecology*, **100**, 128–140.
- Leake JR, Ostle NJ, Rangel-Castro JI, Johnson D** (2006) Carbon fluxes from plants through soil organisms determined by field <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> pulse-labelling in an upland grassland. *Applied Soil Ecology*, **33**, 152–175.
- Ledgard SF, Steele KW** (1992) Biological nitrogen fixation in mixed legume/grass pastures. *Plant and soil*, **141**, 137–153.
- Lee SB, Lee CH, Jung KY, Park KD, Lee D, Kim PJ** (2009) Changes of soil organic carbon and its fractions in relation to soil physical properties in a long-term fertilized paddy. *Soil and Tillage Research*, **104**, 227–232.
- Leifeld J, Ammann C, Neftel A, Fuhrer J** (2011) A comparison of repeated soil inventory and carbon flux budget to detect soil carbon stock changes after conversion from cropland to grasslands. *Global Change Biology*, **17**, 3366–3375.

- Leinweber P, Schulten HR, Körschens M** (1995) Hot water extracted organic matter: chemical composition and temporal variations in a long-term field experiment. *Biology and Fertility of Soils*, **20**, 17–23.
- Lemasson C, Osson B, Pierre P** (2008) Rénovation des prairies et sursemis. Comprendre, raisonner et choisir la méthode. *Fourrages*, **195**, 315–330.
- Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S** (2006) Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, **78**, 481–501.
- Le Roux X, Barbault R, Baudry J et al.** (eds.) (2008) *Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies*. INRA, France, 113 pp.
- Letpens S, Van Orshoven J, van Wesemael B, De Vos B, Muys B** (2005a) Stocks and fluxes of soil organic carbon for landscape units in Belgium derived from heterogeneous data sets for 1990 and 2000. *Geoderma*, **127**, 11–23.
- Letpens S, Van Orshoven J, Van Wesemael B, Muys B, Perrin D** (2005b) Soil organic carbon changes in landscape units of Belgium between 1960 and 2000 with reference to 1990. *Global Change Biology*, **11**, 2128–2140.
- Lienin P, Kleyer M** (2012) Plant trait responses to the environment and effects on ecosystem properties. *Basic and Applied Ecology*, **13**, 301–311.
- Linsler D, Geisseler D, Loges R, Taube F, Ludwig B** (2013) Temporal dynamics of soil organic matter composition and aggregate distribution in permanent grassland after a single tillage event in a temperate climate. *Soil and Tillage Research*, **126**, 90–99.
- Liu X, Herbert SJ, Hashemi AM, Zhang X, Ding G** (2006) Effects of agricultural management on soil organic matter and carbon transformation—a review. *Plant Soil and Environment*, **52**, 531–543.
- Lloyd CR** (2006) Annual carbon balance of a managed wetland meadow in the Somerset Levels, UK. *Agricultural and Forest Meteorology*, **138**, 168–179.
- Loiseau P, Soussana JF** (1999) Elevated [CO<sub>2</sub>], temperature increase and N supply effects on the accumulation of below-ground carbon in a temperate grassland ecosystem. *Plant and Soil*, **212**, 123–131.
- Loiseau P, Soussana JF, Louault F, Delpy R** (2001) Soil N contributes to the oscillations of the white clover content in mixed swards of perennial ryegrass under conditions that simulate grazing over five years. *Grass and Forage Science*, **56**, 205–217.
- Loreau M** (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**, 3–17.
- Louahlia S, Macduff JH, Ourry A, Humphreys M, Boucaud J** (1999) Nitrogen reserve status affects the dynamics of nitrogen remobilization and mineral nitrogen uptake during recovery of contrasting cultivars of *Lolium perenne* from defoliation. *New Phytologist*, **142**, 451–462.
- Louault F, Pillar VD., Aufrère J, Garnier E, Soussana JF** (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 151–160.

- Loveland P, Webb J** (2003) Is there a critical level of organic matter in the agricultural soils of temperate regions: a review. *Soil and Tillage Research*, **70**, 1–18.
- Lu M, Zhou X, Luo Y, Yang Y, Fang C, Chen J, Li B** (2011) Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: a meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **140**, 234–244.
- Luo Z, Wang E, Sun OJ** (2010) Can no-tillage stimulate carbon sequestration in agricultural soils? A meta-analysis of paired experiments. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **139**, 224–231.



- MacArthur RH, Wilson EO** (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, 226 pp.
- Maire V, Gross N, Da Silveira Pontes L, Picon-Cochard C, Soussana JF** (2009) Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology*, **23**, 668–679.
- Mann ME, Bradley RS, Hughes MK** (1998) Global-scale temperature patterns and climate forcing over the past six centuries. *Nature*, **392**, 779–787.
- Marinissen JCY** (1994) Earthworm populations and stability of soil structure in a silt loam soil of a recently reclaimed polder in the Netherlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **51**, 75–87.
- Marinissen JCY, Hillenaar SI** (1997) Earthworm-induced distribution of organic matter in macro-aggregates from differently managed arable fields. *Soil Biology and Biochemistry*, **29**, 391–395.
- Martin MP, Wattenbach M, Smith P, Meersmans J, Jolivet C, Boulonne L, Arrouays D** (2011) Spatial distribution of soil organic carbon stocks in France. *Biogeosciences*, **8**, 1053–1065.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB** (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**, 112–118.
- Mcgrath D** (1988) Seasonal-variation in the water-soluble carbohydrates of perennial and italian ryegrass under cutting conditions. *Irish Journal of Agricultural Research*, **27**, 131–139.
- Medeiros PM, Fernandes MF, Dick RP, Simoneit BRT** (2006) Seasonal variations in sugar contents and microbial community in a ryegrass soil. *Chemosphere*, **65**, 832–839.
- Medina-Roldán E, Paz-Ferreiro J, Bardgett RD** (2012) Grazing exclusion affects soil and plant communities, but has no impact on soil carbon storage in an upland grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **149**, 118–123.
- Meersmans J, Martin MP, Lacarce E et al.** (2012) A high resolution map of French soil organic carbon. *Agronomy for Sustainable Development*, **32**, 841–851.

**Millennium Ecosystem Assessment (MEA)** (2005) *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*, World Resource Institute edn. Washington, DC, 86 pp.

**Morvan-Bertrand A, Pavis N, Boucaud J, Prud'homme MP** (1999a) Partitioning of reserve and newly assimilated carbon in roots and leaf tissues of *Lolium perenne* during regrowth after defoliation: assessment by <sup>13</sup>C steady-state labelling and carbohydrate analysis. *Plant, Cell & Environment*, **22**, 1097–1108.

**Morvan-Bertrand A, Boucaud J, Prud'homme MP** (1999b) Influence of initial levels of carbohydrates, fructans, nitrogen, and soluble proteins on regrowth of *Lolium perenne* L. cv. Bravo following defoliation. *Journal of Experimental Botany*, **50**, 1817–1826.

**Morvan-Bertrand A, Boucaud J, Saos JL, Prud'homme MP** (2001) Roles of the fructans from leaf sheaths and from the elongating leaf bases in the regrowth following defoliation of *Lolium perenne* L. *Planta*, **213**, 109–120.

**Nakićenović N, Alcamo J, Davis G et al.** (2000) *Special report on emission scenarios: a special report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press edn. Cambridge, UK, 570 pp.



**Nguyen C** (2003) Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie*, **23**, 375–396.

**Noble IR, Slatyer RO** (1980) The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. In: *Succession* (ed Maarel E van der), pp. 5–21. Springer, Netherlands.



**Oades JM** (1984) Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant and Soil*, **76**, 319–337.

**Orwin KH, Buckland SM, Johnson D, Turner BL, Smart S, Oakley S, Bardgett RD** (2010) Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *Journal of Ecology*, **98**, 1074–1083.

**Ostle N, Ineson P, Benham D, Sleep D** (2000) Carbon assimilation and turnover in grassland vegetation using an in situ <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> pulse labelling system. *Rapid communications in mass spectrometry: RCM*, **14**, 1345–1350.

**Ostle N, Whiteley AS, Bailey MJ, Sleep D, Ineson P, Manefield M** (2003) Active microbial RNA turnover in a grassland soil estimated using a <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> spike. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 877–885.

**Ostle NJ, Levy PE, Evans CD, Smith P** (2009) UK land use and soil carbon sequestration. *Land Use Policy*, **26, Supplement 1**, S274–S283.



- Pakeman RJ** (2014) Leaf dry matter content predicts herbivore productivity, but its functional diversity is positively related to resilience in grasslands. *PLoS ONE*, **9**, e101876.
- Palta JA, Gregory PJ** (1997) Drought affects the fluxes of carbon to roots and soil in <sup>13</sup>C pulse-labelled plants of wheat. *Soil Biology and Biochemistry*, **29**, 1395–1403.
- Parton W, Silver WL, Burke IC et al.** (2007) Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, **315**, 361–364.
- Paustian K, Six J, Elliott ET, Hunt HW** (2000) Management options for reducing CO<sub>2</sub> emissions from agricultural soils. *Biogeochemistry*, **48**, 147–163.
- Pavis N, Boucaud J, Prud'homme MP** (2001) Fructans and fructan-metabolizing enzymes in leaves of *Lolium perenne*. *New Phytologist*, **150**, 97–109.
- Peichl M, Leava NA, Kiely G** (2012) Above- and belowground ecosystem biomass, carbon and nitrogen allocation in recently afforested grassland and adjacent intensively managed grassland. *Plant and Soil*, **350**, 281–296.
- Pelletier S, Tremblay GF, Belanger G, Bertrand A, Castonguay Y, Pageau D, Drapeau R** (2010) Forage nonstructural carbohydrates and nutritive value as affected by time of cutting and species. *Agronomy Journal*, **102**, 1388–1398.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E et al.** (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **61**, 167.
- Petchey OL, Hector A, Gaston KJ** (2004) How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, **85**, 847–857.
- Petri M, Batello C, Villani R, Nachtergaele F** (2010) Carbon status and carbon sequestration potential in the world's grasslands. *Grassland carbon sequestration: management, policy and economics*, **11**, 19–31.
- Pierre P, Deleau D, Osson B** (2013) Quel entretien pour les prairies permanentes ? De l'amélioration par les pratiques à la rénovation totale. *Fourrages*, **213**, 45–54.
- Pollock CJ, Cairns AJ** (1991) Fructan metabolism in grasses and cereals. Annual Review of *Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **42**, 77–101.
- Pollock CJ, Jones T** (1979) Seasonal patterns of fructan metabolism in forage grasses. *New Phytologist*, **83**, 9–15.
- Portes MT, Figueiredo-Ribeiro R de CL, de Carvalho MAM** (2008) Low temperature and defoliation affect fructan-metabolizing enzymes in different regions of the rhizophores of *Vernonia herbacea*. *Journal of Plant Physiology*, **165**, 1572–1581.
- Post WM, Kwon KC** (2000) Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential. *Global Change Biology*, **6**, 317–327.
- Post WM, Emanuel WR, Zinke PJ, Stangenberger AG** (1982) Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, **298**, 156–159.

- Post WM, Izaurre RC, Mann LK, Bliss N** (2001) Monitoring and verifying changes of organic carbon in soil. *Climatic Change*, **51**, 73–99.
- Post WM, Izaurre RC, West TO, Liebig MA, King AW** (2012) Management opportunities for enhancing terrestrial carbon dioxide sinks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **10**, 554–561.
- Powlson DS, Riche AB, Coleman K, Glendinning MJ, Whitmore AP** (2008) Carbon sequestration in European soils through straw incorporation: limitations and alternatives. *Waste Management*, **28**, 741–746.
- Powlson DS, Whitmore AP, Goulding KWT** (2011a) Soil carbon sequestration to mitigate climate change: a critical re-examination to identify the true and the false. *European Journal of Soil Science*, **62**, 42–55.
- Powlson DS, Gregory PJ, Whalley WR et al.** (2011b) Soil management in relation to sustainable agriculture and ecosystem services. *Food Policy*, **36**, S72–S87.
- Prud'homme MP, Gonzalez B, Billard JP, Boucaud J** (1992) Carbohydrate content, fructan and sucrose enzyme activities in roots, stubble and leaves of ryegrass (*Lolium perenne* L.) as affected by source/sink modification after cutting. *Journal of Plant Physiology*, **140**, 282–291.
- Puydarrieux P, Devaux J** (2013) Quelle évaluation économique pour les services écosystémiques rendus par les prairies en France métropolitaine? *Notes et études socio-économiques*, 51–86.



- Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E** (2007) Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, **21**, 1016–1026.



- Ramade F** (1993) *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement*. Édiscience International, Paris, 822 pp.
- R Core Team** (2013) *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing edn. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Reeder JD, Schuman GE** (2002) Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental Pollution*, **116**, 457–463.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD** (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, **80**, 1955.
- Reich PB, Tilman D, Craine J et al.** (2001) Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO<sub>2</sub> and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*, **150**, 435–448.

- Richards JH** (1993) Physiology of plants recovering from defoliation. *In: Grasslands for our world* (ed Baker MJ), pp. 46–54. SIR Publishing, Wellington, New Zealand.
- Ricotta C, Moretti M** (2011) CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, **167**, 181–188.
- Ritsema T, Smeekens S** (2003) Fructans: beneficial for plants and humans. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**, 223–230.
- Robert M, Saugier B** (2003) Contribution des écosystèmes continentaux à la séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, **335**, 577–595.
- Rogiers N, Eugster W, Furger M, Siegwolf R** (2005) Effect of land management on ecosystem carbon fluxes at a subalpine grassland site in the Swiss Alps. *Theoretical and Applied Climatology*, **80**, 187–203.
- Roscher C, Schumacher J, Gubsch M et al.** (2012) Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships (ed Chen HYH). *PLoS ONE*, **7**, e36760.
- Ruf A, Kuzyakov Y, Lopatovskaya O** (2006) Carbon fluxes in soil food webs of increasing complexity revealed by <sup>14</sup>C labelling and <sup>13</sup>C natural abundance. *Soil Biology and Biochemistry*, **38**, 2390–2400.



- Saggar S, Hedley C, Mackay AD** (1997) Partitioning and translocation of photosynthetically fixed <sup>14</sup>C in grazed hill pastures. *Biology and Fertility of Soils*, **25**, 152–158.
- Salisbury FB, Ross CW** (1992) *Plant physiology*. Wadsworth Publishing Company, 682 pp.
- Sandve SR, Kosmala A, Rudi H, Fjellheim S, Rapacz M, Yamada T, Rognli OA** (2011) Molecular mechanisms underlying frost tolerance in perennial grasses adapted to cold climates. *Plant Science*, **180**, 69–77.
- Sanz-Sáez Á, Erice G, Aranjuelo I, Nogués S, Irigoyen JJ, Sánchez-Díaz M** (2010) Photosynthetic down-regulation under elevated CO<sub>2</sub> exposure can be prevented by nitrogen supply in nodulated alfalfa. *Journal of Plant Physiology*, **167**, 1558–1565.
- Schlesinger WH** (1977) Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual review of ecology and systematics*, **8**, 51–81.
- Schlesinger WH** (1990) Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils. *Nature*, **348**, 232–234.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C** (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, **80**, 469–484.
- Schnyder H, de Visser R** (1999) Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. *Plant Physiology*, **119**, 1423–1436.

- Schnyder H, Schäufele R, Lötscher M, Gebbing T** (2003) Disentangling CO<sub>2</sub> fluxes: direct measurements of mesocosm-scale natural abundance <sup>13</sup>CO<sub>2</sub>/<sup>12</sup>CO<sub>2</sub> gas exchange, <sup>13</sup>C discrimination, and labelling of CO<sub>2</sub> exchange flux components in controlled environments. *Plant, Cell & Environment*, **26**, 1863–1874.
- Schulz E** (2002) Influence of extreme management on decomposable soil organic matter pool. *Archives of Agronomy and Soil Science*, **48**, 101–105.
- Sequeira CH, Alley MM, Jones BP** (2011) Evaluation of potentially labile soil organic carbon and nitrogen fractionation procedures. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**, 438–444.
- Sheard RW** (1967) Measurement of seasonal variation of fructan in the haplocorm of timothy (*Phleum pratense*, L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **18**, 339–342.
- Silver WL, Miya RK** (2001) Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia*, **129**, 407–419.
- Six J, Conant RT, Paul EA, Paustian K** (2002) Stabilization mechanisms of soil organic matter: implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, **241**, 155–176.
- Smith J, Smith P, Wattenbach M et al.** (2005) Projected changes in mineral soil carbon of European croplands and grasslands, 1990–2080. *Global Change Biology*, **11**, 2141–2152.
- Sokal RR, Rohlf FJ** (2003) *Biometry*, 3<sup>rd</sup> edn. W. H. Freeman, New York.
- Soussana JF, Lemaire G** (2014) Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **190**, 9–17.
- Soussana JF, Loiseau P, Vuichard N, Ceschia E, Balesdent J, Chevallier T, Arrouays D** (2004) Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use and Management*, **20**, 219–230.
- Soussana JF, Allard V, Pilegaard K et al.** (2007a) Full accounting of the greenhouse gas (CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>O, CH<sub>4</sub>) budget of nine European grassland sites. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **121**, 121–134.
- Soussana JF, Fuhrer J, Jones M, Van Amstel A** (2007b) The greenhouse gas balance of grasslands in Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **121**, 1–4.
- Soussana JF, Tallec T, Blanfort V** (2010) Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *Animal: an international journal of animal bioscience*, **4**, 334–350.
- Sparling G, Vojvodic-Vukovic M, Schipper LA** (1998) Hot-water-soluble C as a simple measure of labile soil organic matter: the relationship with microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**, 1469–1472.
- Steinbeiss S, Beßler H, Engels C et al.** (2008) Plant diversity positively affects short-term soil carbon storage in experimental grasslands. *Global Change Biology*, **14**, 2937–2949.

- Stewart DPC, Metherell AK** (1999) Carbon ( $^{13}\text{C}$ ) uptake and allocation in pasture plants following field pulse-labelling. *Plant and Soil*, **210**, 61–73.
- Stewart CE, Paustian K, Conant RT, Plante AF, Six J** (2007) Soil carbon saturation: concept, evidence and evaluation. *Biogeochemistry*, **86**, 19–31.
- Stewart CE, Paustian K, Conant RT, Plante AF, Six J** (2008) Soil carbon saturation: evaluation and corroboration by long-term incubations. *Soil Biology and Biochemistry*, **40**, 1741–1750.
- Stockmann U, Adams MA, Crawford JW et al.** (2013) The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **164**, 80–99.
- Strosser E** (2010) Methods for determination of labile soil organic matter: an overview. *Journal of Agrobiological*, **27**, 49–60.
- Suter M, Edwards PJ** (2013) Convergent succession of plant communities is linked to species' functional traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 217–225.
- Suzuki M** (1968) Fructosan in the timothy haplocorm. *Canadian Journal of Botany*, **46**, 1201–1206.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM** (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. University of California Press, 388 pp.
- Swinnen J, Van Veen JA, Merckx R** (1995a) Root decay and turnover of rhizodeposits in field-grown winter wheat and spring barley estimated by  $^{14}\text{C}$  pulse-labelling. *Soil Biology and Biochemistry*, **27**, 211–217.
- Swinnen J, Van Veen JA, Merckx R** (1995b) Carbon fluxes in the rhizosphere of winter wheat and spring barley with conventional vs integrated farming. *Soil Biology and Biochemistry*, **27**, 811–820.



- Tallec T, Diquélou S, Fauveau C, Bataillé MP, Ourry A** (2008) Effects of nitrogen and sulphur gradients on plant competition, N and S use efficiencies and species abundance in a grassland plant mixture. *Plant and Soil*, **313**, 267–282.
- Teixeira EI, Moot DJ, Brown HE, Pollock KM** (2007) How does defoliation management impact on yield, canopy forming processes and light interception of lucerne (*Medicago sativa* L.) crops? *European Journal of Agronomy*, **27**, 154–164.
- Ter Braak CJF** (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**, 1167–1179.
- Thioulouse J, Chessel D, Dolédec S, Olivier JM** (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, **7**, 75–83.
- Thornton B, Millard P, Duff EI, Buckland ST** (1993) The relative contribution of remobilization and root uptake in supplying nitrogen after defoliation for regrowth of laminae in four grass species. *New Phytologist*, **124**, 689–694.

- Tilman D** (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 360 pp.
- Tilman D** (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, **58**, 3.
- Tilman D** (1997) Mechanisms of plant competition. In: *Plant ecology* (ed Crawley MJ), pp. 239–261. Blackwell Science, Oxford, England.
- Tilman D, Hill J, Lehman C** (2006) Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science*, **314**, 1598–1600.
- Trumbore S** (2006) Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges. *Global Change Biology*, **12**, 141–153.



- Van den Ende W, Michiels A, Wouterghem DV, Vergauwen R, Laere AV** (2000) Cloning, developmental, and tissue-specific expression of sucrose:sucrose 1-fructosyl transferase from *Taraxacum officinale*. Fructan localization in roots. *Plant Physiology*, **123**, 71–80.
- Verburg PSJ, Arnone JA, Obrist D et al.** (2004) Net ecosystem carbon exchange in two experimental grassland ecosystems. *Global Change Biology*, **10**, 498–508.
- Villéger S, Mason NW, Mouillot D** (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E** (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Vitousek PM** (1994) Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, **75**, 1861–1876.
- Vitousek PM, Hattenschwiler S, Olander L, Allison S** (2002) Nitrogen and nature. *Ambio*, **31**, 97–101.
- Vuichard N, Ciais P, Viovy N, Calanca P, Soussana JF** (2007) Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. Simulations at the continental level. *Global Biogeochemical Cycles*, **21**, GB1005.



- Waite R, Boyd J** (1953) The water-soluble carbohydrates of grasses. I.—Changes occurring during the normal life-cycle. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **4**, 197–204.
- Wardlaw IF** (1990) The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist*, **116**, 341–381.
- Wardle DA, Jonsson M, Bansal S, Bardgett RD, Gundale MJ, Metcalfe DB** (2012) Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity:

insights from island ecosystems in a long-term natural experiment: Islands and ecosystem processes. *Journal of Ecology*, **100**, 16–30.

- Weiher E, Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O** (1999) Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609–620.
- Welker JM, Rykiel EJ, Briske DD, Goeschl JD** (1985) Carbon import among vegetative tillers within two bunchgrasses: assessment with carbon-11 labelling. *Oecologia*, **67**, 209–212.
- Westoby M** (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**, 213–227.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ** (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125–159.
- White LM** (1973) Carbohydrate reserves of grasses: a review. *Journal of Range Management*, **26**, 13–18.
- Wilson PJ, Thompson KEN, Hodgson JG** (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, **143**, 155–162.
- Wilson RG, Michiels A** (2003) Fall herbicide treatments affect carbohydrate content in roots of Canada thistle (*Cirsium arvense*) and dandelion (*Taraxacum officinale*). *Weed Science*, **51**, 299–304.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M et al.** (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.
- Wu Y, Tan H, Deng Y et al.** (2009) Partitioning pattern of carbon flux in a Kobresia grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau revealed by field <sup>13</sup>C pulse-labeling: partitioning pattern of carbon flux. *Global Change Biology*, **16**, 2322–2333.



- Yadav V, Malanson G** (2007) Progress in soil organic matter research: litter decomposition, modelling, monitoring and sequestration. *Progress in Physical Geography*, **31**, 131–154.
- Yamamoto S, Mino Y** (1985) Partial purification and properties of phleinsase induced in stem base of orchardgrass after defoliation. *Plant Physiology*, **78**, 591–595.
- Yoshida M, Kawakami A, Van den Ende W** (2007) Graminan metabolism in cereals: wheat as a model system. In: *Recent advances in fructooligosaccharides research* (eds Norio S, Nouredine B, Shuichi O), pp. 201–212. Research Signpost, Kerala, India.
- Young LM, Weersink A, Fulton M, Deaton BJ** (2007) Carbon sequestration in agriculture: EU and US perspectives. *Eurochoices*, **6**, 32–37.

### **Aggregated plant functional traits as affected by management practices impact on C stocks in temperate grasslands**

Kohler C., Morvan-Bertrand A., Cliquet J.B. and Lemauiel-Lavenant S.  
*UMR INRA-UCBN 950 EVA Écophysiologie Végétale, Agronomie & Nutrition NCS,  
Université de Caen, Esplanade de la Paix, - CS 14032 - F 14032 Caen Cedex, France*  
Corresponding author: caroline.kohler@unicaen.fr

#### **Abstract**

Temperate grasslands contribute *ca.*10% of the global organic carbon (C) content in soils. Plants are the main way of C input in ecosystems and can constitute a lever to drive C sequestration. The aim of this study was to determine how aggregated plant functional traits as affected by management practices may modify C stocks in temperate grasslands. In a field study, a set of seven stations with contrasting management practices located in Basse-Normandie (France) was characterized in terms of floristic and functional composition (aggregated plant traits). Dry biomasses and soil organic matter (SOM) contents were measured from spring to autumn 2012 just before each grazing or mowing period. Grassland production, measured as the annual production above the cutting level, was lower in permanent grasslands than in temporary ones. Permanent grasslands were also characterized by high SOM content. Among measured aggregated traits, leaf dry matter content (LDMC) appeared to be the best predictor of SOM stock with a positive correlation. The high SOM stock observed in permanent grasslands may result in a slow degradation of plant tissues indicated by high values of aggregated LDMC.

Keywords: grasslands, SOM, carbon sequestration, plant communities, management practices, aggregated traits

#### **Introduction**

Carbon (C) sequestration is one of the ecological services provided by ecosystems and is of growing interest in the context of global changes. In temperate grassland ecosystems, C stocks are mainly located belowground, in roots and soil (IPCC, 2000; Soussana *et al.*, 2004). In Basse-Normandie (France), grasslands occupy almost half of the agricultural land area, and C sequestration and C pools are thus of great interest. C sequestration in soil is basically the result of a balance between C inputs by photosynthesis and C outputs due to respiration linked to organic matter decomposition. These two main C fluxes are closely related to the composition and functioning of plant communities that drive the quantity and quality of SOM (Soil Organic Matter) (De Deyn *et al.*, 2009). Plant community composition and functioning depend on grassland management practices. The community functioning can be apprehended by aggregated plant functional traits. These traits are calculated on the basis of the mass ratio hypothesis (Grime, 1998), which suggests that a species trait effect in a community is related to its contribution in the total biomass. Aggregated traits have been shown to impact on net primary productivity (Garnier *et al.*, 2004) and C-cycling (Bardgett *et al.*, 2005). The aim of this study was to determine how aggregated plant functional traits as affected by management practices may modify C stocks in temperate grasslands.

#### **Materials and methods**

Seven grassland stations were selected in the INRA Experimental Domain, located at Le Pin au Haras, Basse-Normandie, France (48°43'N, 0°11'E). For all stations, grassland grows on

silty clay soils with pH ranging from 6.1 to 7.9, and calcium carbonate equivalent ranging from 0.7 to 1.5%. Management practices and floristic composition are given in Figure 1. *Lolium perenne* was the dominant species in most of the stations. High proportions of *Holcus lanatus* were observed in stations 1 and 2 corresponding to permanent grassland. In each station, a sampling design was established in a 400 m<sup>2</sup> square.

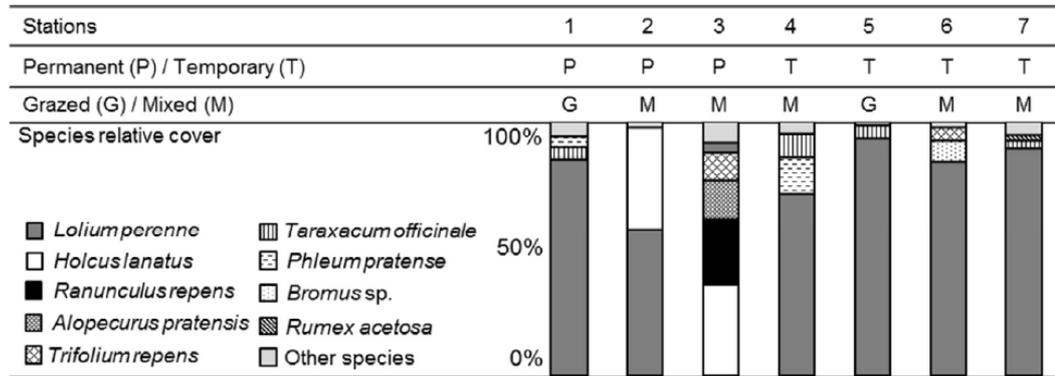


Figure 1. Management practices and floristic composition of the seven stations.

Leaves were collected according to Cornelissen *et al.* (2003) from the main species at each station (constituting more than 95% of the relative cover) in order to measure leaf traits (specific leaf area, SLA; leaf dry matter content, LDMC; leaf nitrogen content, LNC; leaf carbon content, LCC). Carbon stock measurements were carried out from spring to autumn 2012, just before each grazing or mowing period, in ten replicates per station. For each replicate, aboveground biomass was harvested from a 100 cm<sup>2</sup> ring and soil was collected as a core by using a 24 cm<sup>2</sup> × 10 cm depth cylinder. Aboveground biomass was collected in two compartments: above (>5 cm) and below (<5 cm) the cutting level. Grassland production was calculated as the sum of dry biomass sampled above the cutting level during the growing period. C and N contents in leaves were obtained by Isotope Ratio-Mass Spectrometry. SOM content was estimated by loss-on-ignition after combustion at 375°C for 16h.

## Results and discussion

Grassland production and SOM content, which are negatively correlated ( $r = -0.780^{***}$ ), are both highly affected by the grassland type and, to a lesser extent, by the management and the interaction of both factors (Table 1). Production was lower and SOM content was higher in permanent grasslands than in temporary ones (Table 1). Among measured aggregated traits, LDMC appeared to be the best predictor of SOM content.

Our study suggests that permanent grasslands have a stronger potential than temporary grasslands for C sequestration in temperate areas. The relationship between plant-aggregated traits and C sequestration is the result of the balance between two conflicting processes (De Deyn *et al.*, 2009). Because plant photosynthesis is the driving force of C input, the C stocks may increase with productive plants characterized by a low LDMC (Lal *et al.*, 1998). However, because SOM degradation is the major source of C output, C stocks may increase in non-productive systems, characterized by high LDMC, due to slow SOM degradation (Fornara *et al.*, 2011). In our study, the higher C stocks, as estimated by SOM content, observed in the lower productive grasslands may result in a greater impact of LDMC on SOM degradation than on photosynthesis.

Table 1. Production and SOM content for the seven stations (means and standard errors, n = 10). ANOVAs were performed to analyse the effect of stations, and then grassland types, management and their interactions on production and SOM content. Pearson correlation coefficients between LDMC and production and SOM content are given.

Station	Permanent (P)/temporary (T)	Mixed (M)/grazed (G)	Production (kg ha <sup>-1</sup> )	SOM (g kg <sup>-1</sup> )
1	P	G	3.4 (0.3)	146.0 (3.4)
2	P	M	7.5 (0.8)	103.6 (2.8)
3	P	M	8.0 (1.0)	114.5 (5.6)
4	T	M	12.2 (0.8)	77.5 (1.8)
5	T	G	15.3 (0.8)	86.3 (2.4)
6	T	M	15.5 (0.8)	71.7 (1.8)
7	T	M	20.4 (1.2)	66.5 (1.8)
Station effect			$F = 44.31^{***}$	$F = 127.80^{***}$
Grassland type (permanent / temporary) effect			$F = 110.34^{***}$	$F = 430.39^{***}$
Management (mixed / grazed) effect			$F = 6.56^{***}$	$F = 121.06^{***}$
Grassland type × Management effect			$F = 3.78$ ns	$F = 24.60^{***}$
Pearson correlation with LDMC			$r = -0.628^{***}$	$r = 0.540^{***}$

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ ; ns, not significant

## Acknowledgements

We thank Y. Gallard and B. Blanchet from the INRA Experimental Domain of Le Pin au Haras for their collaboration and UMR EVA technical staff. The financial support from the Conseil Régional de Basse-Normandie is also acknowledged.

## References

- Bardgett R.D., Bowman W.D., Kaufmann R. and Schmidt S.K. (2005) Linking aboveground and belowground communities: A temporal approach. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 634-641.
- Cornelissen J., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G. and Poorter H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.
- De Deyn G.B., Quirk H., Yi Z., Oakley S., Ostle N.J. and Bardgett R.D. (2009) Vegetation composition promotes carbon and nitrogen storage in model grassland communities of contrasting soil fertility. *Journal of Ecology* 97, 864-875.
- Fornara D.A., Steinbeiss S., McNamara N.P., Gleixner G., Oakley S., Poulton P.R., MacDonald A.J. and Bardgett R.D. (2011) Increases in soil organic carbon sequestration can reduce the global warming potential of long-term liming to permanent grassland. *Global Change Biology* 17, 1925-1934.
- Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C. and Toussaint J.P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Grime J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902-910.
- IPCC (2000) *Land Use, Land-Use Change and Forestry. A Special Report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge, 377 pp.
- Lal R., Henderlong, P. and Flowers M. (1998) Forages and row cropping effects on soil organic carbon and nitrogen contents. In: Lal R., Kimble J.M., Follett R.F., Stewart B.A. (eds) *Management of carbon sequestration in soil*, CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 365-379.
- Soussana J.F., Loiseau P., Vuichard N., Ceschia E., Balesdent J., Chevallier T. and Arrouays D. (2004) Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use and Management* 20, 219-230.

---

**Caroline KOHLER. 2015.**

**Fonctionnement des communautés végétales et stocks de carbone en prairies bas-normandes.**

*Thèse de l'Université de Caen Normandie, 134 p.*

---

**Résumé :** Les prairies sont reconnues pour leur fort potentiel d'atténuation de la hausse de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique *via* le stockage de carbone (C) dans le sol. Cependant, elles peuvent aussi bien être puits ou source de C selon le contexte pédoclimatique et la gestion de la prairie. À l'interface entre le sol et l'atmosphère, les communautés végétales sont un élément clé régissant les entrées et sorties de C au sein de l'écosystème. Ce travail a pour objectif d'étudier l'impact de la composition fonctionnelle des communautés végétales sur les stocks et la répartition du C dans des prairies, ainsi que d'en évaluer les mécanismes sous-jacents. Nous avons étudié *in situ* sept parcelles de prairies du Domaine Expérimental du Pin-au-Haras (Basse-Normandie) sélectionnées pour leurs différents âges et pratiques de gestion. La composition fonctionnelle de leurs communautés végétales a été caractérisée par des traits foliaires pondérés à l'échelle de la communauté. Au cours d'une année, nous avons également suivi les pools de C dans les dix premiers centimètres de sol (C organique et C soluble du sol) et dans les plantes (C total et glucides solubles dans les racines et les parties aériennes en dessous et au-dessus du niveau de coupe). Cette étude montre que le fonctionnement des communautés végétales, résultant de l'âge et de la gestion des prairies, affecte les stocks de C dans le sol. Le stock de C dans le sol est d'autant plus élevé que la communauté est caractérisée par des traits indiquant une conservation des ressources. En particulier, parmi les traits foliaires testés, le LDMC (teneur en matière sèche des limbes) pondéré à l'échelle de la communauté, s'est révélé être le meilleur indicateur du stock de C dans le sol. L'étude de l'évolution des pools de C indique que la qualité de la matière organique du sol varie au cours de l'année. De manière générale, les résultats mettent en évidence l'importance de l'âge des prairies : les prairies les plus anciennes sont moins productives et présentent un plus fort stock de C dans le sol que les prairies récentes plus productives. Les prairies anciennes sont également caractérisées par une quantité de C racinaire élevée, qui est positivement corrélée au stock de C organique du sol. La corrélation positive entre la teneur en sucres solubles des chaumes et la teneur en C soluble du sol au printemps suggère un impact de l'exsudation racinaire de glucides sur la qualité de la matière organique du sol et les micro-organismes. Nos résultats montrent que l'amélioration de prairies par sursemis et re-semis sans labour peut permettre de relancer la production de fourrages tout en maintenant le stock de C dans le sol. De plus, ils soulignent la nécessité de trouver un compromis entre les services de production de fourrages et de stockage de C.

**Mots-clés :** Prairie, stock de carbone, communauté végétale, traits fonctionnels, sol, carbone soluble, sucres solubles, gestion, variations saisonnières.

---

**Caroline KOHLER. 2015.**

**Plant communities functioning and carbon stocks in grasslands of Basse-Normandie.**

*PhD of the University of Caen Normandie, 134 p.*

---

**Abstract:** Grasslands are recognized for their high potential to mitigate the increase in atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations through carbon (C) storage in soils. However, grasslands may be a C source or C sink depending on the pedoclimatic context and their management. At the interface between the soil and the atmosphere, plant communities constitute a key component driving C inputs and C outputs in the ecosystem. This work aims to determine the impact of the functional composition of plant communities on C stocks and C distribution in grasslands, and to assess the underlying mechanisms. A set of seven grasslands in an experimental farm in Normandy, was selected for their various ages and management practices. The functional composition of these grasslands plant communities was characterized by community weighted mean (CWM) leaf traits. We also followed the C pools along a year in the 0-10 cm topsoil (organic and soluble soil C) and in plants (total C and carbohydrates in roots and shoots below and above the cutting level). This study shows that the functioning of plant communities, resulting from grassland age and management, affects soil C stocks. Communities characterized by traits indicating a resource conservation contain high soil C stocks. Specifically, among the tested leaf traits, the LDMC (leaf dry matter content) community-weighted mean trait, proved to be the best indicator of soil C stocks. The study of the C pools dynamics indicates a change in the quality of soil organic matter along the year. Overall, the results highlight the importance of the grassland age: the oldest and least productive grasslands have a higher soil C stock than the most recent and productive ones. The oldest grasslands are also characterized by a high root C amount, which is positively correlated with the soil organic C stock. The positive correlation between the stubble carbohydrate contents and the soluble soil C contents in spring suggests an impact of root carbohydrate exudation on the quality of soil organic matter and soil microbes C. We also showed that improved grasslands through overseeding and no-till reseeding may increase forage production while maintaining the soil C stock. Our results highlight the need for a compromise between forage production and soil C storage.

**Keywords:** Grassland, carbon stock, plant community, functional traits, soil, soluble carbon, soluble carbohydrates, management, seasonal variations.