HAL open science

Conséquences de l'identité des espèces de plantes herbacées sur la minéralisation de la matière organique du sol

Vida Rahimian

To cite this version:

Vida Rahimian. Conséquences de l'identité des espèces de plantes herbacées sur la minéralisation de la matière organique du sol. 2017, 45 p. hal-01603091

HAL Id: hal-01603091

https://hal.science/hal-01603091v1

Submitted on 5 Jun 2020

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

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

Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

Université Paris Saclay

Master Biodiversité Ecologie Evolution

Mention Fonctionnement des Ecosystèmes et Ingénierie Ecologique

Conséquences de l'identité des espèces de plantes herbacées sur la minéralisation de la matière organique du sol

Etude de l'effet des formes de vie et des stratégies végétales *via* l'utilisation des traits fonctionnels foliaires et racinaires des plantes

Vida Rahimian

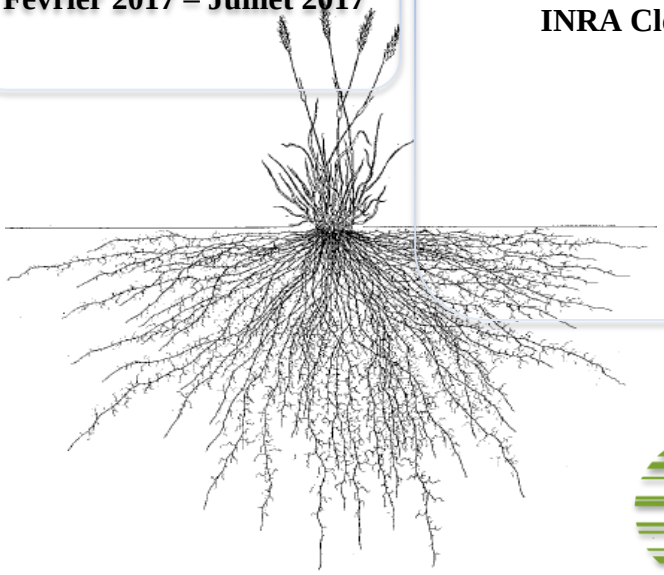
Février 2017 – Juillet 2017

Rapport de stage M2 Recherche

INRA Clermont-Ferrand - UMR Ecosystème Prairial

Responsable de stage : Ludovic Henneron

Chercheur post doctorant



Anthoxanthum odorantum - Image : Kutschera L. & Lichtenegger E. (1992)

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier chaleureusement toutes les personnes suivantes pour l'expérience enrichissante et pleine d'intérêts que j'ai eu la chance de partager avec elles dans les locaux de l'INRA de Clermont-Ferrand tout au long de ce stage de six mois :

- Pascal CARRERE, le Directeur d'Unité, pour son accueil au sein de l'équipe de l'UREP.
- Mes responsables de stage pour m'avoir intégrée rapidement et pour leur confiance : Sébastien FONTAINE, chercheur, pour son accueil et sa contribution au succès de mon stage, et particulièrement Ludovic HENNERON, post doctorant, pour le temps passé ensemble, le partage de sa grande expertise au quotidien, sa disponibilité et son aide précieuse à la rédaction de ce rapport.
- Je tiens également à remercier Catherine PICON-COCHARD pour son aide à ma recherche bibliographique et pour son expertise lors de l'élaboration de modes opératoires en vue de mesurer les traits racinaires.
- Je remercie également toute l'équipe de l'UREP pour son accueil, son esprit d'équipe et son dynamisme, en particulier Camille CROS, Iris LOCHON et Sandrine REVAILLOT, qui m'ont beaucoup aidée dans la pratique des modes opératoires et de l'usage des outils de mesure, et encore à Iris pour ses conseils judicieux apportés à la rédaction de mon rapport.
- En outre, je tiens à remercier Laurence BENEDIT pour son accueil et sa disponibilité au quotidien, et pour son aide à la reliure du présent rapport.

J'adresse enfin mes remerciements à mes professeurs de l'Université Paris Saclay et à ma correspondante de stage, Laure BARTHES pour ses conseils.

SOMMAIRE

TABLE DES ABREVIATIONS 3

TABLE DES ILLUSTRATIONS 4

I. INTRODUCTION 5

II. MATERIELS ET METHODES 8

II.1. METHODE D'ESTIMATION DU PRIMING 8
II.2. CHOIX DES ESPECES ET DESIGN EXPERIMENTAL 10
II.3. MESURES SOL ET PLANTES 11
II.4. ANALYSES STATISTIQUES 14

III. RESULTATS 14

III.1. LE RHIZOSPHERE PRIMING EFFECT : DE DECEMBRE A AVRIL 15
III.2. TRAITS FONCTIONNELS ET ESPECES 16
III.2. TRAITS FONCTIONNELS ET RPE 19

IV. DISCUSSION 20

V. REFERENCES 28

VI. ANNEXES 31

RESUME / ABSTRACT 44

TABLE DES ABREVIATIONS

Acronyme	Partie	Libellé	Unité de mesure	Valeur[1]
RPE	Plante	Rhizosphere Priming Effect	$\mu g\ C - CO_2\ g^{-1}\ sol\ sec$	M/MM
BIO_p	Plante	Plant Biomass	mg	MM
RGR	Plante	Relative Growth Rate	$g\ g^{-1} j^{-1}$	MM
R_p	Plante	Respiration du carbone d'origine plante	$mg\ C\ g^{-1}\ h^{-1}$	M/MM
$[CO_2]$	Plante	Concentration en CO_2	ppm	M/MM
$\delta^{13}C$	Plante	Composition isotopique	‰	M/MM
C_{org}	Plante	Teneur en carbone organique	$g\ \ cm^{-2}$	MM
N_t	Plante	Teneur en azote total	$g\ \ cm^{-2}$	MM
PLH	Plante	Maximum Plant Height	m	MM
SRR	Plante	Shoot to Root ratio	$g\ \ g^{-1}$	MM
SLA	Feuilles	Specific Leaf Area	$m^2\ mg^{-1}$	L/MM
LA	Feuilles	Leaf Area	m^2	L/MM
LDMC	Feuilles	Leaf Dry Matter Content	$g\ \ g^{-1}$	L/MM
LNC	Feuilles	Leaf Nitrogen Content	$mg\ \ g^{-1}$	L/MM
LCN	Feuilles	Leaf Carbon Nitrogen ratio	$g\ \ g^{-1}$	L/MM
BIO_{leaf}	Feuilles	Leaf Biomass	mg	MM
R_s	Sol	Respiration du carbone d'origine MOS	$mg\ C\ g^{-1}\ h^{-1}$	M/MM
N_{min}	Sol	Taux de minéralisation brute de l'azote	$\mu g\ \ g^{-1}\ sol\,\mathrm{sec}\ \ h^{-1}$	MM
BIO_{mic}	Sol	Microbes Biomass	$mg\ \ g^{-1}\ sol\ sec$	MM
C_{org}	Sol	Teneur en carbone organique	$g\ \ cm^{-2}$	MM
N_t	Sol	Teneur en azote total	$g\ \ cm^{-2}$	MM
SRL	Racines	Specific Root Length	$m\ \ g^{-1}$	L/MM
SRA	Racines	Specific Root Area	$m^2 g^{-1}$	MM
RDMC	Racines	Root Dry Matter Content	$g\ \ g^{-1}$	MM
RNC	Racines	Root Nitrogen Content	$mg\ \ g^{-1}$	MM
RCC	Racines	Root Carbon Content	$mg\ \ g^{-1}$	MM
RD_m	Racines	Mean Root Diameter	mm	MM
RLD	Racines	Root Length Density	$m\ \ m^3$	MM
RTD	Racines	Root Tissue Density	$g.cm^3\ sol\ sec$	MM
RV	Racines	Root Volume	$cm^3\ g^{-1}\ sol\ sec$	MM
RL	Racines	Total Root Length	$cm\ \ g^{-1}\ sol\ sec$	MM
RA	Racines	Root Apex Number	tips	MM
RD	Racines	Maximum Root Deep	m	MM
RBI	Racines	Root Branching Intensity	tips. m^{-1}	MM
BIO_{root}	Racines	Root Biomass	mg	MM

[1] Valeur utilisée pour les analyses statistiques : **M** **M**esurée pour le rapport / **L** issue de la **L**ittérature ou de la base TRY / **MM** Mesuré ultérieurement

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 :	Différentes sources biogéniques de flux de CO_2 du sol	9
Figure 2 :	Représentation des différentes espèces végétales retenues pour l'expérimentation et leurs caractéristiques, classées par groupe fonctionnel puis par PES	10
Figure 3 :	Représentation par espèce du RPE en valeur cumulée	15
Figure 4 :	RPE en valeur cumulée et journalière représentés par stratégie d'utilisation des ressources et par groupe fonctionnel	16
Figure 5 :	Représentation de l'Analyse en Composantes Principales menée sur les traits fonctionnels	17
Figure 6 :	Représentation par espèce de la respiration des plantes en valeur cumulée	18
Figure 7 :	Respiration végétale en valeur cumulée et journalière représentés par stratégie d'utilisation des ressources et par groupe fonctionnel	19
Figure 8 :	Le RPE en valeur journalière (mesures d'avril) en fonction de la première composante de l'Analyse en Composantes Principales	19
Figure 9 :	Le RPE en valeur cumulée en fonction de respiration végétale en valeur cumulée	20
Figure 10 :	Le RPE en valeur journalière (mesures d'avril) en fonction de la teneur foliaire en matière sèche	20
Figure 11 :	Matrice des coefficients de corrélation des facteurs quantitatifs	20

I. Introduction

Le sol stocke plus de carbone dans ses 2 premiers mètres de profondeur (2500Gt) que dans la biomasse végétale (550Gt) et dans l'atmosphère (829Gt) réunis (Balesdent et al., 2015). Les prairies tempérées présentes dans toutes les régions tempérées du monde sont d'importants réservoirs de carbone organique du sol ; 13.3 kg C m^{-2} ; (De Deyn et al., 2008a). Le stock de carbone organique résulte d'une différence de flux transitant par ce réservoir : les entrées du carbone (*e.g.* matières organiques du sol – MOS) et les sorties de carbone (*e.g.* taux de décomposition, respiration) (Dijkstra and Cheng, 2007; Davidson and Janssens, 2006). Les réservoirs de carbone du sol peuvent ainsi être classés selon le temps de résidence du carbone dans le sol : de quelques heures pour le pool labile, jusqu'à plusieurs milliers d'années pour le pool stable de carbone récalcitrant (Davidson and Janssens, 2006).

Le stock de carbone est ainsi lié à la présence des végétaux, particulièrement au niveau de la rhizosphère correspondant à la zone du sol soumis à l'influence des racines. Les plantes sont la première source d'entrée du carbone dans le sol *via* les matières organiques issues des litières végétales aériennes (foliaires) et souterraines (racinaires) et les rhizodépôts racinaires, composés organiques principalement carbonés libérés par les racines vivantes dans le sol (Kuzyakov, 2002). Parmi ces rhizodépôts sont inclus les exsudats, qui sont des composés hydrosolubles à faible poids moléculaires, aisément décomposables : sucres, acides aminés et acides organiques pour l'essentiel (Kuzyakov, 2002). Les racines contribuent ainsi de façon importante au stock de carbone organique dans la rhizosphère.

Le cycle du carbone est également dépendant des flux de CO_2 correspondant aux sorties de carbone du réservoir souterrain et générés par la respiration des racines vivantes et les processus de décomposition des MOS liés à l'activité des microorganismes du sol (Bardgett et al., 2014). Les nutriments nécessaires aux plantes, principalement accessibles sous la forme inorganique, sont issus du processus de minéralisation de la matière organique du sol par les microorganismes. Dans les sols où les nutriments et particulièrement l'azote minéral sont limités, les plantes peuvent accélérer le taux de minéralisation des MOS en libérant des exsudats *via* la zone racinaire apicale. Ce surplus de carbone aisément métabolisable (riche en énergie) accroît ainsi l'activité et le turnover des microorganismes favorisant une accélération de la décomposition des MOS : c'est le lieu du Rhizosphere Priming Effect (RPE) (Huo et al., 2017 ; Kuzyakov, 2002). Deux réponses différenciées se produisent : l'azote minéral est libéré

via la minéralisation[2] puis immobilisé[3] par les microorganismes qui s'en nourrissent (dans des proportions variables selon la stœchiométrie des espèces), diminuant la disponibilité de l'azote minéral pour les plantes. Toutefois, l'activité microbienne attire les prédateurs (protozoaires, nématodes) participant à la libération de l'azote contenu dans les cellules microbiennes (boucle microbienne). Ainsi, le RPE rend possible *in fine*, l'augmentation de la disponibilité de l'azote minéral pour les plantes. Ce processus d'accélération du turnover de l'azote organique du sol est< pertinent dans les sols pauvres en azote minéral où la croissance végétale est N-limitée (Bardgett et al., 2014a) et où des RPE plus élevés ont effectivement été observés (Dijkstra and Cheng, 2007). Le RPE peut ainsi jouer un rôle crucial dans le turnover du carbone terrestre et par conséquent dans les processus déterminant l'amplitude de stockage du carbone par les sols (Cheng et al., 2014).

Les traits fonctionnels[4] des plantes influencent les cycles biogéochimiques du principal réservoir de carbone de la biosphère terrestre : le sol. La fonction primaire des racines est de prélever dans le sol les ressources telles que l'eau, l'azote et le phosphore, qui seront utilisées pour la croissance de la plante. Dans des sols fertiles, ces nutriments sont alloués aux parties aériennes pour augmenter la capacité photosynthétique et aux parties souterraines pour accroître la capacité d'absorption des ressources par unité de biomasse racinaire (Hobbie, 1992). Entre un tiers et la moitié de la fixation nette du carbone par la photosynthèse serait exporté vers les racines, et *in fine* 5% à 12% des photoassimilats seraient exsudés vers le sol rhizosphérique (Kuzyakov, 2002). Dans des sols oligotrophes, les nutriments sont alloués de préférence aux parties souterraines au détriment de la photosynthèse et de la croissance (Hobbie, 1992). Dans ce contexte, les stratégies développées par les plantes expriment l'hypothèse d'un compromis des espèces végétales entre l'acquisition rapide des ressources lorsqu'elles sont abondantes (croître vite et s'approprier les ressources) *versus* leur conservation lorsqu'elles sont limitées (croître lentement et survivre). Ces stratégies font intervenir des traits fonctionnels architecturaux (*e.g.* nombre d'apex, intensité de ramification), morphologiques (*e.g.* diamètre, surface racinaire par unité de masse ou SRL, surface foliaire par unité de masse ou SLA), physiologiques (*e.g.* quantité d'exsudats), chimiques (*e.g.* rapport de masse carbone azote ou ratio C:N) (Bardgett et al., 2014). Ces

[2] Minéralisation de l'azote : « conversion des formes organiques de l'azote du sol (*e.g.* acides aminés, peptides) en formes inorganiques (particulièrement ammonium, nitrate) ainsi disponibles pour les plantes » (Bardgett et al., 2014)

[3] Immobilisation de l'azote : absorption des formes inorganiques de l'azote par les microorganismes, les rendant non disponibles pour les plantes

[4] Traits fonctionnels : caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques mesurables au niveau de l'individu influant indirectement sur sa fitness *via* ses effets sur la survie, la croissance et la reproduction (Violle et al., 2007)

groupes de traits peuvent être distribués le long d'un continuum d'utilisation des ressources dit Plant Economic Spetrum ou PES (Bardgett et al., 2014). A une extrémité de ce gradient de stratégies se trouvent des plantes « rapides » à fort potentiel de croissance. Celles-ci ont une forte capacité d'acquisition et d'utilisation de l'eau, des nutriments et de la lumière pour fixer le carbone, mais en contrepartie ce sont des plantes à faible durée de vie, à tissus peu résistants à la sécheresse et à l'herbivorie, et moins tolérantes aux conditions de faible disponibilité des ressources. Leurs SLA et SRL sont élevés et leurs tissus peu denses sont riches en nutriments. A l'autre extrémité du spectre, les plantes « lentes » sont plus économes en carbone grâce à une respiration et un turnover foliaire plus faibles ; elles sont également plus tolérantes à la sécheresse et investissent plus fortement dans la défense que la croissance (Reich, 2014). Ces plantes améliorent ainsi leur durée de vie dans des sols oligotrophes. Ainsi, les espèces végétales ayant un métabolisme rapide (taux de croissance, de respiration, de turnover) sont dites « rapides » ou exploitatives, *a contrario* des espèces « lentes » dites conservatives (De Deyn et al., 2008 ; Wardle, 2004 ; Bardgett et al., 2014 ; Reich, 2014).

Evalué par comparaison de la respiration issue de la minéralisation de la MOS d'un sol planté *versus* d'un sol non planté, l'amplitude du RPE varie de -50% à +380% selon Cheng et al. (2014) et Huo et al. (2017). Bien que le RPE soit décrit et démontré depuis plusieurs décennies et que son importance dans le cycle du carbone terrestre soit reconnue, les mécanismes précis de l'effet de l'identité des espèces végétales sur le RPE sont encore mal connus et font l'objet de peu d'études (Huo et al., 2017). L'effet des traits fonctionnels sur le RPE reste encore à explorer (Huo et al., 2017). Les plantes à stratégie d'exploitation des ressources pourraient présenter des taux d'exsudation plus importants que les plantes à conservation des ressources (Kaštovská et al., 2015).

Notre étude tente de tester et d'apporter des éléments probants de ce lien entre RPE et traits fonctionnels, les traits testés étant associés aux stratégies écologiques d'utilisation des ressources. Notre choix s'est tourné vers les prairies tempérées où la productivité primaire est en général limitée en azote (De Deyn et al., 2008b). Ces écosystèmes à forte biodiversité, présents dans toutes les régions tempérées du monde, sont souvent convertis pour la production d'espèces fourragères à destination des animaux de rente, affectant le potentiel de stockage des SOC par ces sols (White et al., 2000). Pour un groupe de plantes herbacées caractéristiques de ce milieu, nous calculerons le RPE au cours de leur première saison végétative, avec pour objectifs de i) comparer le sens et l'amplitude du RPE des différentes espèces de plantes en lien avec leurs différentes groupes fonctionnels et leurs stratégies

d'utilisation des ressources ; et ii) tester l'existence de liens entre RPE et traits fonctionnels (SLA, SRL, teneur foliaire en matière sèche ou LDMC, ratio carbone azote foliaire LCN, teneur foliaire en azote LNC). Les espèces seront cultivées en microcosme dans une atmosphère appauvrie en isotope stable du carbone : ^{13}C, afin d'obtenir un marquage spécifique des plantes. Cette méthode isotopique permettra d'estimer la quantité de carbone transféré de la plante dans le sol (Kuzyakov, 2006). A l'issue de l'expérience qui aura lieu après la remise du présent rapport, ces données seront croisées avec des relevés de teneurs en carbone et en azote des sols et des feuilles, et des biomasses végétale et microbienne.

Nous testerons les hypothèses suivantes :
i) l'identité des espèces de plantes est un facteur de contrôle important du RPE (Wang et al., 2016; Cheng et al., 2014) ; ii) le RPE des plantes exploitatives, libérant une grande quantité d'exsudats (Kaštovská et al., 2015), est supérieur au RPE des plantes conservatives ; iii) le RPE des légumineuses, dont les exsudats sont riches en composés azotés organiques stimulant l'activité microbienne, est plus important que celui des autres groupes fonctionnels (Wang et al., 2016 ; Finzi et al., 2015) ; iv) le RPE des graminées est plus élevé que celui des autres dicotylédones du fait de leur SRL important et de la biomasse élevée de leur racines fines par unité de sol (Roumet et al., 2016).

II. Matériels et méthodes

II.1. Méthode d'estimation du priming

Dans un sol planté, la respiration provient principalement de deux sources biogéniques : des microorganismes (respiration hétérotrophe) et des végétaux (respiration autotrophe). Les microorganismes rejettent du CO_2 lors de la métabolisation des matières organiques, des résidus végétaux et des rhizodépôts. Les plantes émettent du CO_2 lors de la respiration de maintenance et de croissance racinaire. Ainsi, $R_t = R_p + R_s$ (eq1) où R_s correspond à la respiration des microorganismes, R_p correspond à la respiration racinaire, et R_t leur somme. Dans un sol non planté en l'absence de racines vivantes, la respiration du sol est hétérotrophique et correspond au flux de CO_2 émis lors de la minéralisation des SOM : c'est la respiration basale (Kuzyakov, 2006 ; Figure 1).

Le calcul du RPE (mg C-CO_2 par kg de sol et par jour) peut être réalisé, de façon indirecte, par la mesure de la différence entre les flux respiratoires provenant d'un sol planté *versus* les flux d'un sol non planté : le priming ou différence de taux de décomposition entre un sol

planté et un sol nu, approximé par cette respiration hétérotrophique, correspond ainsi à la minéralisation des rhizodépôts, des résidus végétaux ainsi que des SOM additionnelles dont la décomposition est induite par l'apport de rhizodépôts (Kuzyakov, 2002 ; Kuzyakov, 2006).

Le marquage isotopique permet de séparer ces deux respirations du sol grâce à la connaissance des signatures isotopiques des MO du sol non planté, du CO_2 atmosphérique et des tissus végétaux, induisant une discrimination différenciée en ^{13}C. Ces différences permettent de distinguer l'origine du carbone (Staddon, 2003). La méthode utilisée dans le cadre de cette étude est celle du marquage par exposition continue des plantes à une atmosphère appauvrie en ^{13}C, à ratio $\delta^{13}C$ constant de -36‰ pendant la phase de croissance. La composition isotopique de l'échantillon en ^{13}C ($\delta^{13}C_{éch}$) correspond au rapport de masse isotopique $^{13}C/^{12}C$ de l'échantillon $R_{éch}$ ramené à celui d'un standard international R_{std} calibré selon le PDB (rostre de Belémnite) : $\delta^{13}C_{éch} = \frac{Réch}{Rstd}-1$. L'équation de masse permettant de calculer le priming est la suivante : $R_t\delta_t^{13} = R_p\delta_p^{13} + R_s\delta_s^{13}$ (eq2) où δ_p^{13} est la composition isotopique de la plante en ^{13}C, δ_s^{13} celle du sol et δ_t^{13} leur somme.

Ainsi des équations 1 et 2, on peut en déduire : $R_s = \alpha R_t$ avec $\alpha = \frac{(\delta_t^{13}-\delta_p^{13})}{(\delta_s^{13}-\delta_p^{13})}$ (eq3).

Cette méthode de calcul postule que le processus de respiration végétale génère un fractionnement négligeable (Hanson et al., 2000).

En présence de racines vivantes en chambre à CO_2 appauvri, la décomposition des exsudats et des litières marqués par les microorganismes génèrent une respiration hétérotrophique appauvrie. La méthode de marquage utilisée distingue la respiration hétérotrophique marquée de la respiration hétérotrophique dérivée de la décomposition des SOM initialement non marquées (Figure 1) (Kuzyakov, 2006).

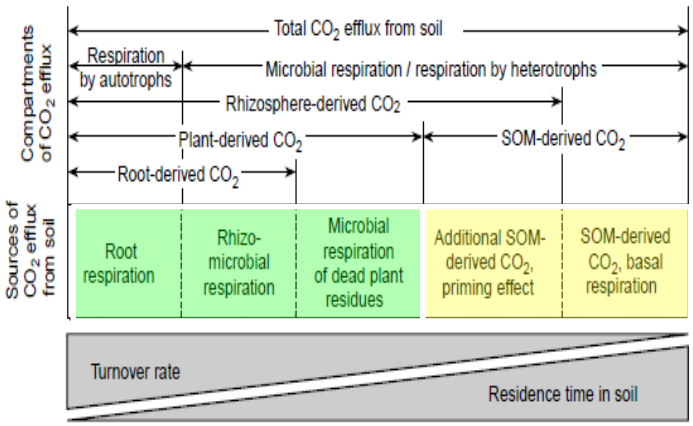


Figure 1. Les différentes sources biogéniques de flux de CO_2 du sol. La méthode de marquage distingue la somme des respirations autotrophe et hétérotrophe (due à la décomposition des rhizodépôts « respiration rhizobiale » et des litières végétales marquées « respiration microbiale ») dites dérivées de la plante, de la respiration hétérotrophe non marquée dérivée des MOS (RPE et « respiration basale ») (Kuzyakov, 2006)

II.2. Choix des espèces et design expérimental

L'étude se focalise sur la diversité des traits fonctionnels foliaires et racinaires liés au PES et ses effets sur le RPE en prairie tempérée. Douze espèces communes de cet écosystème représentant trois groupes fonctionnels (GF : légumineuses, graminées et autres dicotylédones) et formant un gradient de stratégies d'acquisition des ressources (de « conservative 1 » à « exploitative 4 ») ont été sélectionnées (Figure 2 et Annexe 1). Chaque PES est composé de 6 espèces représentant les trois GF (effectifs équilibrés).

Ce choix d'espèce reflète en outre une large amplitude de réponses aux conditions du milieu *via* les valeurs des deux traits fonctionnels SLA et SRL, et *via* les différences morphologiques de leurs systèmes racinaires. Celui des graminées (clade des monocotylédones) présentent en général un système racinaire homorhize de type fasciculé (poussant en faisceau à partir du collet) et une densité de racines fines plus importante que les dicotylédones (Roumet et al., 2016). Le système racinaire allorhize des dicotylédones est de type pivotant (une racine principale de diamètre élevé et des racines secondaires latérales plus fines), correspondant à un mélange de différents ordres[5]. Les racines des légumineuses enfin vivent en association symbiotique avec des bactéries du genre *Rhizobium* capables de fixer le dioxyde d'azote N_2 sous la forme organique, et présentent ainsi des nodosités racinaires.

Genre Espèce		Groupe fonctionnel	PES		Famille	SLA	SRL
Nardus stricta	*Ns*	Graminée	Conservative	1	Poaceae	10,2	23,7
Festuca rubra	*Fr*	Graminée	Conservative	2	Poaceae	17,7	193,2
Poa trivialis	*Pt*	Graminée	Exploitative	4	Poaceae	31,3	433,4
Anthoxantum odoratum	*Ao*	Graminée	Exploitative	3	Poaceae	27,3	385,5
Epilobium angustifolium	*Ea*	Dicotylédone	Conservative	1	Onagraceae	18,9	NA
Plantago lanceolata	*Pl*	Dicotylédone	Conservative	2	Plantaginaceae	22,4	228
Rumex acetosa	*Ra*	Dicotylédone	Exploitative	3	Polygonaceae	28,1	NA
Taraxacum officinale	*To*	Dicotylédone	Exploitative	4	Asteraceae	37,3	213
Vicia cracca	*Vc*	Légumineuse	Conservative	1	Fabaceae	25,9	50,6
Lotus corniculatus	*Lc*	Légumineuse	Conservative	2	Fabaceae	29,3	110,2
Melilotus albus	*Ma*	Légumineuse	Exploitative	3	Fabaceae	NA	170,0
Trifolium repens	*Tr*	Légumineuse	Exploitative	4	Fabaceae	38,8	247,7

Figure 2. Représentation des différentes espèces végétales retenues pour l'expérimentation et leurs caractéristiques, classées par groupe fonctionnel puis par PES ; les attributs du SLA et du SRL sont issus de la littérature[6] ; NA indique une valeur manquante pour l'espèce donnée – L. Henneron (2016)

[5] Ordre d'une racine : la racine d'ordre 1 est rattachée au collet ; elle peut se ramifier en formant des racines d'ordre 2, qui elles-mêmes peuvent se ramifier en ordre 3, et ainsi de suite.

[6] SLA ($m^2\ g^{-1}$): de Vries and Bardgett (2016) & Grime et al. (2007); SRL ($m\ g^{-1}$) : Fort et al. (2015) & Roumet et al. (2016) & Freschet et al. (2015)

Le sol utilisé (andosol[7]) provient du site de Laqueuille[8]. Trois horizons de sol ont été prélevés par tranche de 20 cm, puis tamisés à 1cm. Ce sol remanié a ensuite été réinséré dans des tubes de pvc de 60cm de profondeur et de 9,8cm de diamètre en respectant la stratification initiale. Trois réplicas par espèce (soient 36 tubes) ont été semés en septembre et neuf semis (quatre semis pour les dicotylédones) ont été réalisés par pot. Les 36 microcosmes de sols plantés et les 4 tubes supplémentaires témoins de sols non plantés ont été incubés en serre sur le site INRA de Crouel, à humidité du sol constante (*c.a.* 80% de sa capacité au champ CAC[9]), où l'air marqué en continu provient du circuit de marquage (Annexe 2). L'air atmosphérique est compressé puis passé par un tamis moléculaire afin de décarbonater l'air. Le CO_2 fossile appauvri en ^{13}C est ensuite injecté dans la chambre d'incubation où l'air est renouvelé toutes les deux minutes afin de maintenir constant ce marquage isotopique. Ainsi, les plantes ont été cultivées dans des pots séparés (pas d'effets de mélange) sur un andosol.

Périodiquement de décembre à juin, les microcosmes ont été mis à incuber en chambre opaque[10] hermétique dans des conditions de température et de pression atmosphérique constantes (22°C et 990 ±10 mBar). Le CO_2 émis par la respiration totale R_t de la plante et du sol et s'accumulant dans la chambre, a ensuite été échantillonné au bout de 24h en transférant le gaz de la chambre dans un flacon incubateur en verre à l'aide d'une pompe. Le gaz contenu dans le flacon, scellé à l'aide d'un septum, a par la suite été analysé par un Chromatographe en phase gazeuse (GC, Perkin Elmer – Annexe 3) afin de quantifier la concentration en CO_2 de l'échantillon, puis par un Spectromètre de Masse de Rapport Isotopique (SMRI, PICARRO laser – Annexe 3) afin de déterminer la signature isotopique du C-CO_2 prélevé.

II.3. Mesures sol et plantes

Le présent rapport est rédigé avant la finalisation de l'expérimentation. Les mesures de biométrie centrées sur les traits fonctionnels étant pour la plupart destructives, elles seront effectuées après les dernières mesures de priming *i.e.* après le pic de biomasse, lorsque l'appareil racinaire sera bien développé. Aussi, ces mesures (dont le mode opératoire est détaillé en Annexes 4-1 et 4-2) seront réalisées dans la seconde partie de mon stage et ne peuvent pas être intégrées aux résultats du présent rapport.

---

[7] Andosol, sol observé en zone volcanique et dérivé de cendres ; contient des minéraux réactifs très concentrés, extrêmement actifs (allophanes) et très liés au carbone profond ; horizons riches en carbone organique (6% à 25%) – Référentiel Pédologique 2008 ; conditions initiales en surface: pH de 5.3, ratio C:N de 9.8, C_{org} de 91g kg^{-1} sol

[8] Laqueuille : l'un des deux Observatoires de Recherche en Environnement (ORE) de l'INRA Clermont-Ferrand

[9] Capacité au champ, quantité maximale d'humidité que peut contenir un sol sans que l'eau soit en excès ou percole ; point d'humidité où les forces de rétention du sol et de gravité s'équilibrent

[10] La photosynthèse est stoppée dans l'obscurité pour éviter l'utilisation du CO_2 émis par le système plante - sol

Après coupe de la plante au collet et séparation de la partie aérienne et racinaire, les mesures de traits racinaires seront effectuées en trois horizons en fonction de la profondeur du profil : de 0 à 20 cm correspondant à la zone du sol entièrement soumis à l'influence des racines, de 20 à 40 cm, puis de 40 à 60 cm pour obtenir des mesures relatives aux zones apicales où sont libérés les rhizodépôts. Pour les trois horizons, les racines sont séparées du sol en désagrégeant la motte de terre puis secouant les racines.

Les parties aériennes (Annexe 4-1) – La hauteur, la biomasse plante entière et le taux de croissance relative (RGR) seront mesurés. Des échantillons de feuilles mâtures seront prélevés par pot pour mesure de leur poids frais et de la surface foliaire (LA, m^2) afin de calculer le SLA (m^2 g^{-1}) correspondant au ratio entre surface totale et masse sèche. Ces deux traits approximent la capacité d'interception de l'intensité lumineuse par les plantes. Le poids sec des feuilles sera également mesuré afin de calculer le LDMC (g g^{-1}) correspondant au ratio entre masse sèche et masse fraiche. Les échantillons seront ensuite stockés au froid pour les mesures ultérieures de LNC, du ratio LCN et du $\delta^{13}C$. La composition isotopique en ^{13}C du CO_2 émis par les feuilles permet de déterminer le niveau de marquage de la plante entière pour le calcul de R_s (*confer* eq3), étant supposé que les fractionnements produits au cours des processus métaboliques en dehors des organes foliaires sont négligeables (*e.g.* transport des photoassimilats par le phloème).

Le sol – (Annexe 4-1) Le sol sera tamisé puis réparti en plusieurs sous échantillons pour les mesures suivantes : concentrations en carbone organique (C_{org}) et en azote minéral (N_{min}), pH et biomasse microbienne (C_{mic} & N_{mic}). Cette dernière sera déterminée par la méthode de fumigation extraction. C_{org}, N_{min} et $\delta^{13}C$ du sol seront mesurés à l'aide d'un Analyseur élémentaire (AE) couplé à un SMRI afin de quantifier le carbone « nouveau » du sol et ainsi estimer le niveau de rhizodéposition. Les mesures de processus de flux de C et N du sol seront également réalisées par incubation des échantillons de sol en conditions contrôlées durant 24h. D'une part l'estimation du flux de CO_2 issu de la minéralisation du carbone natif du sol et acquis par la rhizodéposition sera obtenue par mesure de la concentration en CO_2 de la chambre et de son rapport $\delta^{13}C$. D'autre part, le processus de minéralisation brute de l'azote organique du sol sera estimé grâce à la technique «^{15}N Isotope-Dilution ». Cette technique est basée sur l'ajout d'un marqueur sous forme de ^{15}N minéral, suivie d'une mesure de la dilution du pool d'azote minéral durant l'incubation réalisée à l'aide du circuit couplé AE – SMRI. Ces deux mesures de processus sont un proxy de l'activité du priming.

Les racines – (Annexe 4-1) Les traits racinaires calculés après mesures de la longueur totale racinaire (RL), du poids frais, du poids sec et du diamètre racinaire moyen (RD_m) seront : la longueur spécifique des racines (SRL, m g^{-1}) correspondant au ratio entre longueur totale et masse sèche, souvent reliée à la capacité d'exploitation des ressources souterraines (Prieto et al., 2015) ; la surface spécifique des racines (SRA, m^2 g^{-1}) correspondant au ratio entre surface totale et masse sèche ; la densité des tissus racinaires (RTD, g cm^{-3}) correspondant au ratio entre masse sèche et volume total ; la teneur des tissus racinaires en matière sèche (RDMC, g g^{-1}) correspondant au ratio entre masse sèche et masse fraiche, proxy de la densité des tissus (Roumet et al., 2016) ; l'intensité de ramification racinaire (RBI, nombre d'extrémités m^{-1}) correspondant au ratio entre le nombre d'apex et longueur racinaire totale, proxy du potentiel de rhizodéposition ; la densité de longueur racinaire (RLD, m m^{-3}) correspondant à la longueur racinaire totale par volume de sol, proxy de la performance de la plante pour le prélèvement des nutriments et de l'eau (Fort et al., 2015).

Les racines sont tout d'abord lavées puis pesées pour déterminer leur masse à humidité saturée (Annexe 4-2). Deux échantillonnages sont pratiqués sur l'horizon de surface et un sur l'horizon profond : i) un échantillon « individu entier[11] », ii) un échantillon « moyen » et iii) un échantillon « apex ». Le premier permet d'effectuer les mesures topographiques suivantes : le volume racinaire (RV), le nombre d'apex (RA), la profondeur maximale d'enracinement (RD), RBI et RLD. Le second échantillon prélevé en trois points distincts de l'horizon, permet de mesurer les traits morphologiques racinaires moyens : RD_m, RL et SRL par analyse numérique (Logiciel WinRhizo), puis RDMC et RTD après mise à l'étuve. Le troisième permet de mesurer les traits suivants : RD_m, SRL, RDMC, longueur de la zone apicale non ramifiée et SRA.

Les échantillons recueillis et le reste des racines des différents horizons sont placés au frais en attendant les pesées des poids secs. Les mesures chimiques (teneurs racinaires en carbone RCC et en azote RNC), physiologiques (biomasse racinaire BIO_{root}) et isotopiques ($\delta^{13}C$) seront réalisées dans un second temps. La mesure de BIO_{root} permettra, à l'aide de la biomasse foliaire BIO_{leaf} relevée, de déterminer le rapport de biomasse ou « root to shoot ratio » (SRR) approximant la répartition de l'investissement de croissance entre les systèmes souterrain (acquérir des nutriments et de l'eau) et aérien (capter la lumière).

[11] Individu entier : graminées = la racine de 3 talles et ses ramifications ; dicotylédones = la racine pivot et ses racines filles (soit un poquet par pot)

Pour focaliser les mesures sur les racines actives en termes d'absorption et d'exsudation, les racines scannées sont classées par classe de diamètre (10 intervalles égaux de 0 à 1 mm et 2 intervalles égaux de 1 à 2 mm). En effet, les racines les plus fines les plus distantes du collet ont une plus grande capacité d'absorption et d'exsudation relativement aux racines plus épaisses (plus de 2 mm) plus spécialisées dans des fonctions de transport, d'ancrage ou de stockage (Prieto et al., 2015). La taille n'étant pas systématiquement liée à une fonction du fait de la grande variabilité de l'architecture des racines selon les espèces (Finzi et al., 2015), l'approche retenue dans cette étude pour l'analyse des racines fines est de distribuer le diamètre dans différentes classes (de 0,1 mm puis de 0,5 mm), et *in fine* de standardiser les comparaisons de traits fonctionnels entre espèces (McCormack et al., 2015).

II.4. Analyses statistiques

Tous nos tests sont réalisés à l'aide du logiciel R avec un seuil de significativité fixé à 5%. Nous avons testé les différences de RPE (et de respiration végétale Rp) entre espèces, PES et groupe fonctionnel par des tests Anova après vérification des conditions d'applications du modèle (tests de Shapiro sur les résidus et de Levene sur le modèle). Pour les résultats significatifs, nous avons réalisé des comparaisons deux à deux à l'aide de tests de Tukey HSD. Le sens et l'intensité des relations entre variables quantitatives ont été testés à l'aide de corrélations de Pearson. Les traits fonctionnels ont fait l'objet d'une Analyse en Composante Principale, réalisée après estimation des valeurs manquantes en fonction des liaisons entre les variables dans le plan de l'ACP et des ressemblances entre les individus (librairie missMDA). Pour mener cette analyse, nous avons calculé le RPE et la respiration de la plante (R_p) en valeur cumulée à partir des valeurs journalières obtenues en j94, 158, 192 et 221 après le semis. Le calcul du RPE cumulé est le suivant (il est similaire pour R_p cumulé) :

$RPE_{cumulé} = RPE_{j94}*94 + RPE_{158}*(158-94) + RPE_{192}*(192-158) + RPE_{221}*(221-192)$

III. Résultats

Compte tenu du délai nécessaire à la réalisation de l'ensemble des mesures, nous avons utilisé les données relatives aux traits fonctionnels issues de la base TRY[12] et de la littérature scientifique. Les autres séries de mesures (respirations) sont spécifiques à la présente expérimentation.

Dans le présent chapitre les RPE mesurés par espèce et en fonction des facteurs expérimentaux (GF et PES) seront comparés. Les espèces seront décrites par la suite en

[12] TRY : base de données internationale compilant les traits fonctionnels de *c.a.* 100.000 espèces végétales

fonction de leurs traits fonctionnels et de leur respiration. Enfin, nous tenterons de caractériser les liens entre traits fonctionnels et RPE. Les résultats obtenus sont synthétisés par espèce en Annexe 5.

III.1. Le Rhizosphere Priming Effect : de décembre à avril

Les espèces – Le priming en avril est positif pour toutes les espèces et traduit une augmentation du taux de décomposition des MOS dans les sols plantés variant de +50% pour *Ns* (graminée conservative) à +176% pour *Ra* (dicotylédone exploitative) (Figure 3). L'amplitude de variation du RPE cumulé, également nettement différencié selon les espèces (Annexe 5.1) va de 1 à 6 : de 124 mg C-CO_2 kg^{-1} sol pour *Ns* à 755 mg C-CO_2 kg^{-1} sol pour *Ra*. Le facteur espèce influence l'amplitude des RPE cumulé et journalier ($p=6.6e^{-8}$; Annexe 5-1).

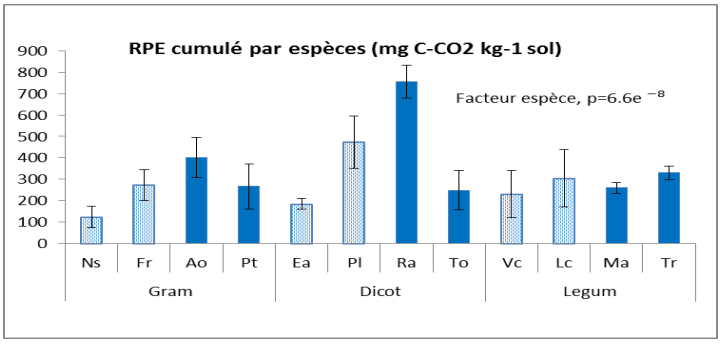
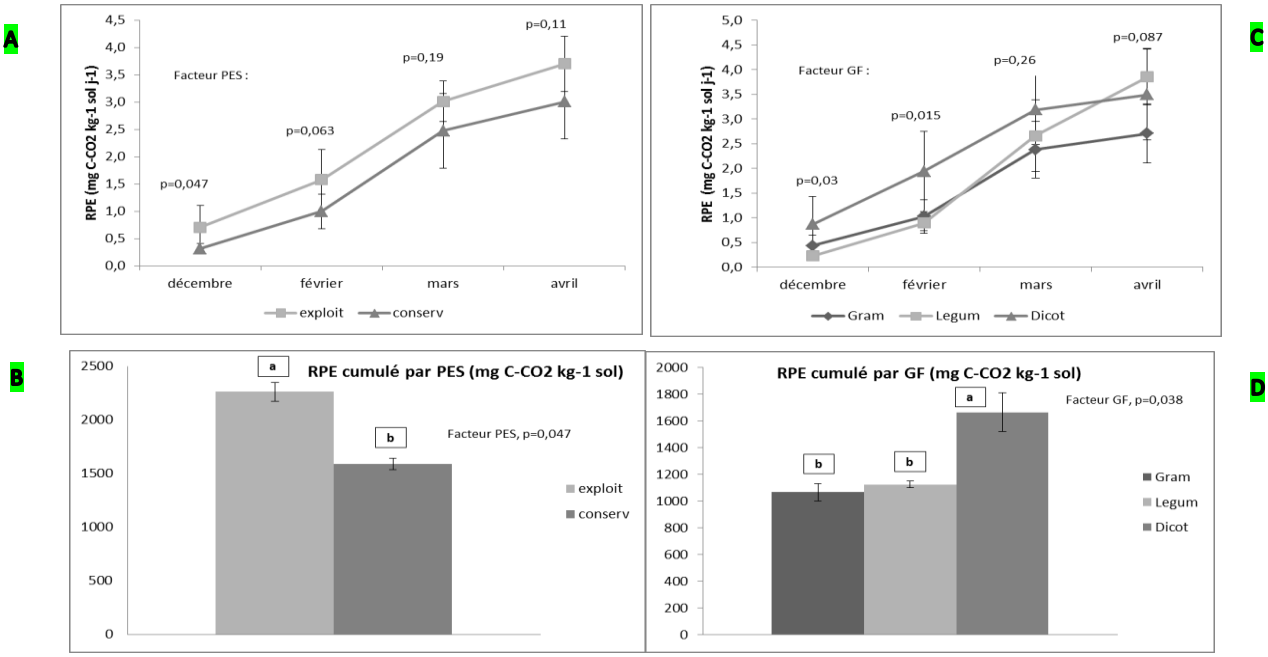


Figure 3. Histogramme des valeurs par espèce du RPE cumulé moyen (± IC à 95%) ; les barres unies représentent les exploitatives et les barres plus claires représentent les conservatives

Le PES – La croissance du RPE journalier pendant 221 jours est très nette pour chaque stratégie d'utilisation des ressources (Figure 4A) : le priming augmente fortement dès le développement des feuilles et des pousses secondaires ou dès le tallage pour les graminées, période pendant laquelle le RPE est différencié entre exploitatives et conservatives ($p=0.047$). Le maximum atteint en avril correspond à notre dernière série de mesures: à cette date, le RPE des exploitatives est supérieur à celui des conservatives de façon plus modérée. En valeur cumulée, la stratégie d'utilisation des ressources influence le priming ($p=0.047$) : le RPE des espèces exploitatives (2261mg C-CO_2 kg^{-1} sol) est nettement supérieur de 42% au RPE des espèces conservatives (1589 mg C-CO_2 kg^{-1} ; Figure 4B, Annexe 5-1).

Les groupes fonctionnels – L'évolution du RPE est contrastée en fonction des groupes fonctionnels sur les quatre mois de l'expérience. L'évolution du priming journalier des légumineuses se distingue nettement des deux autres groupes : de très bas en décembre, il présente le taux de croissance le plus important dès mars et devient le plus élevé en avril (Figure 5C). Les mesures relevées pour les dicotylédones et les graminées suivent des évolutions similaires, d'amplitude distincte : le RPE journalier des dicotylédones est supérieur de 63% en moyenne à celui des graminées. En valeur cumulée, les groupes fonctionnels

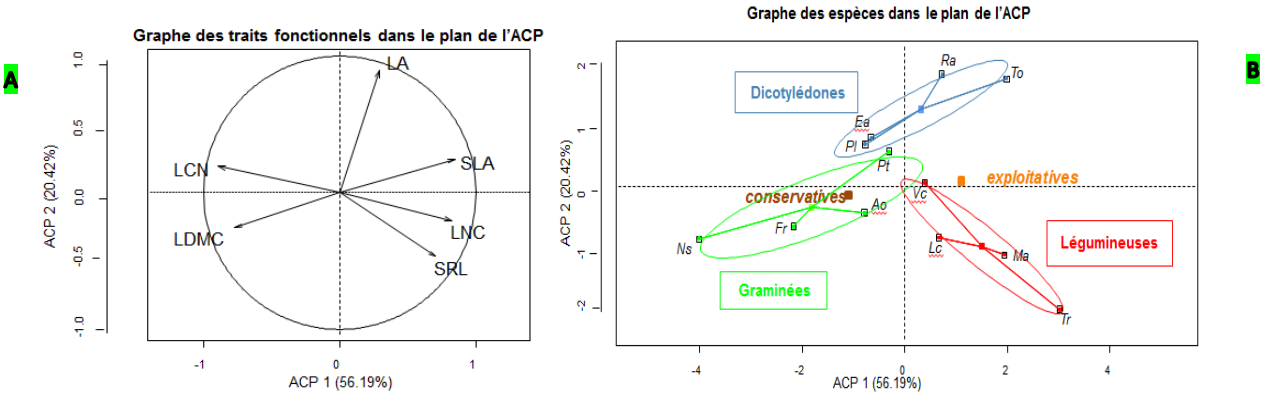
exercent une nette influence sur le priming (p=0.038) : le RPE des dicotylédones est en moyenne supérieur de 52% aux autres GF (Figure 4D, Annexe 5-1). Le RPE cumulé des graminées et les légumineuses présentent des valeurs très proches.



Figures 4. RPE moyen journalier (barres d'erreurs : ± IC à 95%) et RPE moyen cumulé depuis la date de semis des 12 espèces, représentés par PES (4A et 4B) et par GF (4C et 4D) ; indication des résultats des tests d'Anova et de Tukey HSD (a : RPE cumulé significativement supérieur à b)

III.2. Traits fonctionnels et espèces

Les traits fonctionnels – Le premier ensemble de corrélations entre traits fonctionnels (ACP1) explique 56% de la variance (Figures 5A et 5B), il est représenté par un continuum d'espèces allant de celles ayant des traits associés aux stratégies exploitatives c'est-à-dire des valeurs élevées de SLA, SRL et LNC et des valeurs basses de LCN et LDMC (i.e. *Ra, To, Vc, Lc, Ma, Tr*) aux espèces ayant les caractéristiques opposées (*Ns, Fr, Ao, Pt, Pl, Ea*). Ceci suggère qu'ACP1 représente le continuum de stratégies (PES), allant des plantes les plus conservatives à gauche vers les plantes les plus exploitatives à droite, confortant ainsi le choix des espèces en amont de l'expérimentation pour leur stratégie conservative ou exploitative : pour chaque groupe fonctionnel, les conservatives sont toutes situées à gauche des exploitatives selon cet axe. ACP1 discrimine également deux groupes fonctionnels selon leur stratégie (Figure 5B) : légumineuses exploitatives (l'espèce la plus contributive est *Tr*) *versus* graminées conservatives (Ns présente la contribution la plus forte). Le groupe des dicotylédones est centré selon ACP1.



Figures 5. Représentation biplot de l'ACP menée sur les traits fonctionnels (5A) et sur les espèces (5B)

ACP2 explique 20% de la variance (Figures 5A et 5B). Ce deuxième ensemble de corrélations représente une nette opposition entre espèces ayant des valeurs élevées de LA (*Pt*, *Pl*, *Ea*, *To*, *Ra*) et les espèces présentant des valeurs hautes de SRL (*Ao*, *Fr*, *Ns*, *Lc*, *Ma*, *Tr*). *Vc* est centrée selon ACP2. ACP2 discrimine également les dicotylédones aux autres groupes fonctionnels. Quatre des cinq espèces à valeur haute de LA sont des espèces à stratégie intermédiaire d'utilisation des ressources selon ACP1. *A contrario*, les espèces exploitatives et conservatives de légumineuses sont discriminées selon leur SRL, beaucoup plus élevé pour les exploitatives. Ainsi, le SRL est plutôt bien corrélé au PES. Au sein du groupe des graminées, les exploitatives semblent être modérément discriminées des conservatives selon le SRL et le LA.

Ceci suggère qu'ACP2 reflète au sein du continuum de stratégies, un compromis des espèces entre un investissement dans le développement foliaire ou le développement racinaire. Ce compromis est moins marqué pour les monocotylédones.

Les espèces *Pt* et *Ao* centrées autour de zéro sur l'axe 1 montrent, pour des valeurs différentes d'ACP2, une certaine homogénéité dans les valeurs de la composante ACP1. *Vc* est l'espèce la plus proche du centre, pesant peu sur ACP1 et ACP2. Toutefois, ces trois espèces sont modérément bien représentées dans ce plan à deux dimensions ($0.15<\cos^2<0.30$).

La respiration végétale – De décembre à avril, la respiration végétale journalière est multipliée par 7.5 pour toutes les espèces passant en moyenne de 2.9 mg C-CO_2 kg^{-1} j^{-1} (±0.81) à 17 mg C-CO_2 kg^{-1} j^{-1} (±2.2). C'est *Ra*, dont la respiration est déjà élevée en décembre qui présente la plus faible hausse de R_p (160%). *Tr* présente quant à lui la plus forte hausse (1500% ; Annexe 5-2). En valeur cumulée, les respirations végétales présentent des

situations très contrastées (Figure 6, Annexe 5-2) : l'influence des espèces sur Rp cumulé est très significative ($p=7.8e^{-10}$). Les valeurs de Rp cumulé varient de 1 (pour *Ea*) à 6.5 (pour *Ra*).

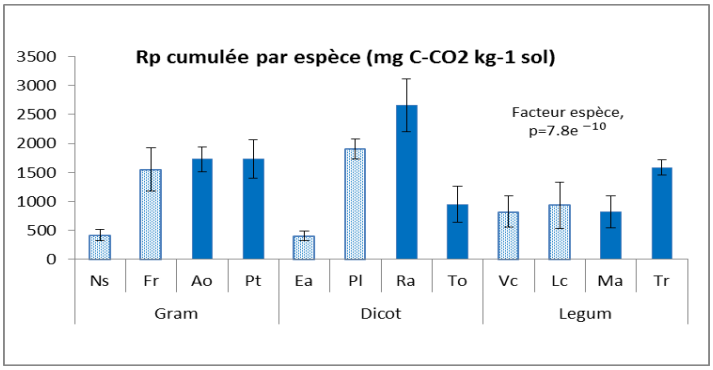


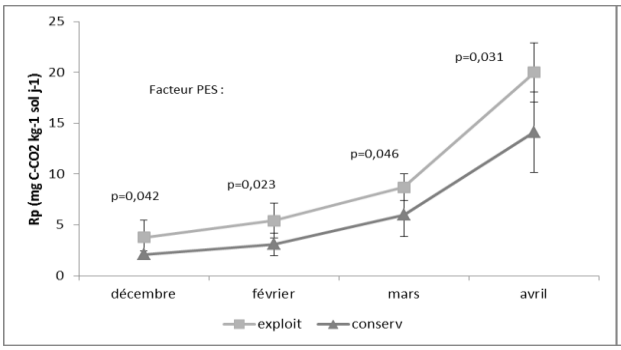
Figure 6. Histogramme des valeurs par espèce du Rp cumulé moyen (± IC à 95%) ; les barres unies représentent les exploitatives et les barres plus claires représentent les conservatives

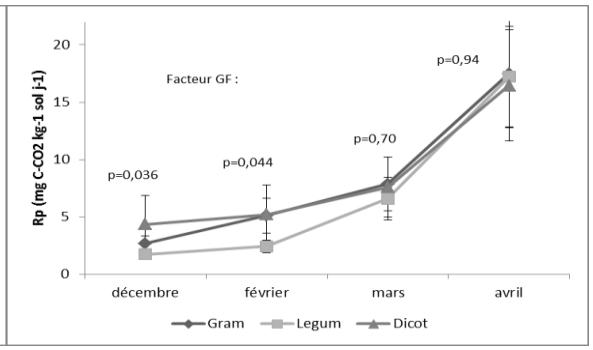
L'évolution de la respiration journalière est comparable entre stratégies conservative et exploitative, bien que le R_p des conservatives soit inférieur de 36% par rapport aux espèces exploitatives (Figure 7A, Annexe 5-2). En valeurs cumulée et journalière, la respiration végétale des espèces exploitatives est la plus haute ($p<0.042$; Annexe 5-2).

En concerne les groupes fonctionnels, R_p cumulé est modérément discriminé entre groupes fonctionnels. Les valeurs de Rp des légumineuses sont inférieures de 30% (4170 mg C-CO_2 kg-1 sol) par rapport aux dicotylédones (5923 mg C-CO_2 kg-1 sol) et de 23% par rapport aux graminées (5421 mg C-CO_2 kg-1 sol) (Annexe 5-2). Ces différences sont toutefois pas significatives (Figure 7D).

L'évolution du R_p journalier est marquée par un changement saisonnier : la hausse du R_p des légumineuses est bien plus prononcée dès mars. En avril, les valeurs journalières du R_p des graminées, des légumineuses et des autres dicotylédones convergent toutes trois vers 17 mg C-CO_2 kg^{-1} sol j^{-1}. Ainsi, l'effet du groupe fonctionnel sur la respiration des plantes en valeur journalière, important en décembre et en février ($p<0.044$), s'estompe dès mars (Figure 7C).

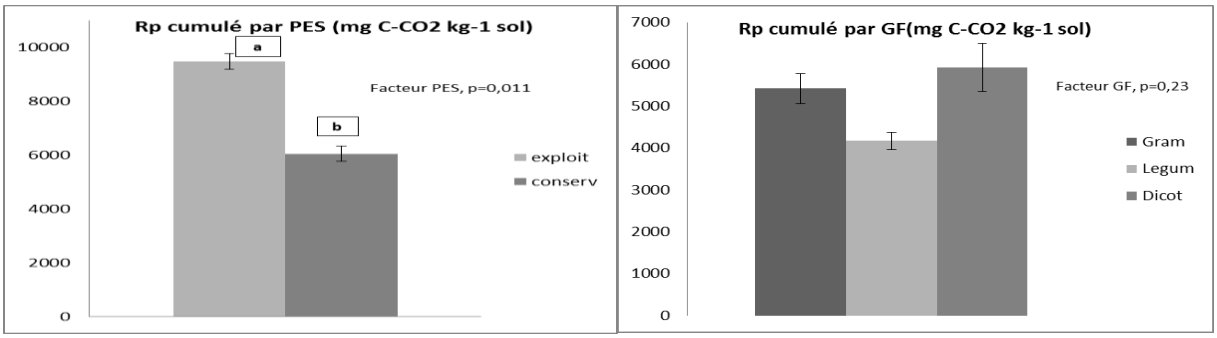
A





C

B D



Figures 7. Respiration végétale moyenne journalière (barres d'erreurs : ±IC à 95%) et moyenne cumulée depuis la date de semis des 12 espèces, représentés par PES (figures A et B) et par GF (figures C et D) ; indication des résultats des tests d'Anova et de Tukey HSD (a : Rp cumulée moyenne significativement supérieure à b)

III.2. Traits fonctionnels et RPE

ACP1 (l'axe du PES) exerce une influence sur le RPE cumulé (p=0.018) en interaction avec le Rp cumulé (Annexe 5-3). Dans ce modèle robuste (R^2=0.57), l'axe du PES n'explique toutefois que 7% de la variabilité du RPE cumulé. En outre, l'effet du PES sur le RPE en valeur journalière est saisonnier : modéré jusqu'en mars, il devient nettement significatif en avril (p=0.0003). A cette date, l'effet de la stratégie d'utilisation des ressources sur le RPE est plus fort pour les exploitatives que pour les conservatives. La forte corrélation entre RPE journalier mesuré en avril et ACP1 est représentée en Figure 8.

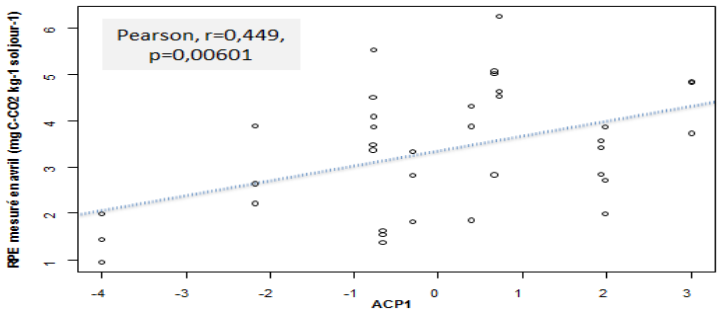


Figure 8. Biplot du RPE en valeur journalière – mesures d'avril – et ACP1 représentant le PES

La respiration végétale cumulée est la variable la plus influente sur le priming, elle explique 92% de la variabilité du RPE cumulé (p=3.4 e^{-10}). Son effet est également très important sur toutes les mesures de priming journalier (Annexe 5-3). Globalement, le RPE augmente très fortement avec la respiration végétale, qu'elle soit exprimée en valeur cumulée (Figure 9) ou en valeur journalière.

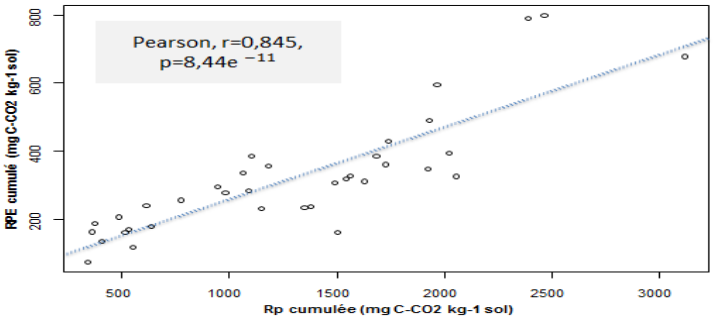


Figure 9. Biplot du RPE en valeur cumulée – et Rp en valeur cumulée

Parmi les traits fonctionnels composant ACP1, le RPE en valeurs cumulée et journalière (mesures d'avril) diminue fortement avec l'augmentation du taux de matière sèche (r=-0.72, p<0.0001 ; Figures 10 et 11).

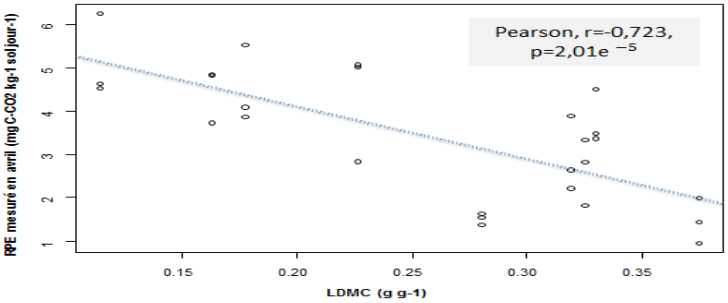


Figure 10. Biplot du RPE en valeur journalière – mesures d'avril – et le trait foliaire LDMC

Le RPE journalier (mesures d'avril) diminue également avec la hausse du ratio foliaire LCN (r=-0.42, p<0.05), et augmente avec le SLA (r=0.41, p<0.05). En interaction avec l'axe du PES, le priming cumulé augmente avec l'axe ACP2 *i.e.* avec la hausse du LA (Figure 11).

variables	LA	LDMC	LNC	LCN	SRL	Rs	Rp avril	Rp cum	RPE avril	RPE cum	ACP1	ACP2
SLA	0.51 **	-0.50 **	0.65 ***	-0.71***	0.39 *	0.41 *	0.39 *	0.32 *	0.41 *	0.28	0.84 ***	0.34 *
LA		-0.39 *	0.02	-0.18	-0.04	-0.04	-0.10	0.17	-0.04	0.26	0.29	0.90 ***
LDMC			-0.62**	0.49 **	-0.35	-0.72 ***	-0.41 *	-0.56 **	-0.72 ***	-0.72 ***	-0.74 ***	-0.26
LNC				-0.69 ***	0.52 **	0.28	0.05	-0.01	0.28	0.05	0.82 ***	-0.20
LCN					-0.71 ***	-0.42 *	-0.45 *	-0.13	-0.42 *	-0.14	-0.88 ***	0.14
SRL						0.17	0.29	-0.1	0.17	-0.14	0.71 ***	-0.46 **
Rs							0.73 ***	0.69 ***	1 ***	0.81 ***	0.45 **	0
Rp avril								0.76 ***	0.73 ***	0.57 ***	0.32 *	-0.12
Rp cum									0.69 ***	0.85 ***	0.16	0.27
RPE avril										0.81 ***	0.45 **	0
RPE cum											0.23	0.37 *

Figure 11. Matrice des coefficients de corrélation (méthode de Pearson) ; ACP1 et ACP2 reflètent les coordonnées des espèces projetées respectivement sur l'axe 1 et l'axe 2 par l'Analyse en Composantes Principales ; les p-values significatives sont indiquées à l'aide d'un astérisque (* p<0.05 **p< 0.01 ***p< 0.001)

IV. Discussion

Parce qu'une plus grande connaissance des mécanismes rhizosphériques contribue à une meilleure compréhension des régulations du cycle du carbone terrestre (Finzi et al., 2015), les facteurs de contrôle du Rhizosphere Priming Effect font l'objet d'un nombre croissant d'études. Toutefois, seule une expérimentation étudie le lien entre traits fonctionnels et RPE (Wang et al., 2016), en utilisant trois légumineuses et une graminée. Kaštovská et al. (2015) analysent les liens entre PES et l'exsudation à l'aide de deux graminées. Ainsi à notre connaissance, notre expérience est la première à étudier le lien entre stratégies des plantes et RPE par l'utilisation d'espèces à l'écologie et aux traits fonctionnels contrastés.

Le facteur espèce – Les facteurs espèce et PES contrôlent le RPE, en lien avec le stade de développement des espèces de chaque groupe fonctionnel.

Le RPE est influencé significativement par l'identité des espèces : le surcroît de décomposition des MOS par rapport aux sols témoins non plantés est variable selon les espèces. *Ns*, une graminée conservative dont la croissance est très lente présente le RPE le plus bas et *Ra*, une dicotylédone exploitative, dont le développement foliaire était l'un des plus précoces, présente le RPE le plus fort. L'amplitude des RPE mesurés dans cette étude est située dans la gamme des valeurs observées au cours d'études précédentes réalisées pour la plupart en conditions contrôlées, allant de -50% à +380% (Cheng et al., 2014 ; Wang et al., 2016 ; Huo et al., 2017).

Les RPE présentés ici sont nettement différenciés selon les espèces alors même qu'elles ont toutes été cultivées dans le même andosol et dans des conditions de lumière, de température et d'humidité identiques. Ce résultat valide notre première hypothèse : le facteur espèce contrôle l'amplitude du RPE.

De décembre à avril lors de la croissance végétative et de l'augmentation de l'activité photosynthétique, le priming ne cesse d'augmenter. Il est au plus haut en avril, lorsque les biomasses aériennes de nos douze espèces sont bien développées, l'épiaison de deux graminées (*Fr* et *Ao*) a débutée et lorsque l'émergence de bourgeons floraux est visible pour deux dicotylédones (*Pl* et *To)* et pour une légumineuse (*Tr)*. Ceci est cohérent avec de précédentes conclusions, le RPE augmente de façon très significative avec le nombre de jours après semis et avec la croissance de la biomasse aérienne (Huo et al., 2017). Le priming est ainsi directement relié à l'activité photosynthétique (Kuzyakov and Gavrichkova, 2010) , et l'importance de la photosynthèse au printemps permet une libération conséquente des exsudats racinaires (Kuzyakov, 2002).

Pour six espèces de plantes exploitatives et autant de conservatives, le priming cumulé des exploitatives est significativement supérieur de 42% à celui des conservatives, et probablement lié à la capacité de photosynthèse supérieure des exploitatives et la plus grande part du carbone issu des photoassimilats qu'elles allouent à l'exsudation (Kaštovská et al., 2015). Cela pourraient induire un RPE plus élevé compte tenu du lien reconnu entre la quantité des exsudats libérés et le taux de décomposition des MOS (Dijkstra and Cheng, 2007). Dès février, le développement du système foliaire de trois exploitatives, à savoir *Ao*, *Ra*, *To* est en avance sur les autres espèces. A l'inverse, quatre conservatives *Ns*, *Ea*, *Vc*, et *Lc*

ont été plus lentes que les autres à développer leur système foliaire, conséquence sans doute d'un taux de croissance potentiel plus faible et d'une allocation de carbone importante à la croissance racinaire (Kaštovská et al., 2015). Ainsi, ce résultat valide notre deuxième hypothèse : le RPE cumulé des exploitatives est significativement supérieur au RPE cumulé des conservatives. *Toutefois, l'effet du facteur PES sur le RPE journalier n'est pas significatif au printemps.* Cette absence d'effet significatif sur le RPE mesuré en mars et en avril pourrait être liée aux stades phénologiques contrastés de nos espèces : de significative en hiver, l'influence des stratégies d'utilisation des ressources sur le RPE devient modérée au printemps, notamment lorsque les différences entre biomasse aériennes s'estompent entre espèces à mesure qu'avance le développement végétatif (Huo et al. (2017).

Notre étude montre également des RPE cumulés significativement différenciés par groupe fonctionnel, le RPE cumulé des dicotylédones étant significativement supérieur de 52% à celui des deux autres groupes fonctionnels. Ce résultat invalide notre quatrième hypothèse qui consistait à supposer le RPE des graminées supérieur à celui des dicotylédones compte tenu des différences morphologiques des systèmes racinaires de ces deux groupes. Les racines des dicotylédones sont de diamètre moyen supérieur à celui des monocotylédones, dont le système souterrain peu ramifié est constitué de nombreuses racines fines et fibreuses (Roumet et al., 2006). Ainsi, les graminées ont un SRL et une biomasse racinaire par volume de sol importants, permettant a priori une meilleure exploitation et une meilleure acquisition des ressources souterraines. Toutefois, la capacité de photosynthèse importante des dicotylédones induit un RPE plus important que celui des graminées. Dans le sol remanié et donc peu compact des microcosmes où les plantes ont été semées quelques mois auparavant, la proportion de racines jeunes absorptives à haut SRL serait favorisée (Freschet et al., 2017), à la fois pour les graminées et pour les dicotylédones dont la proportion de racines absorptives d'ordres 2 et plus a pu augmenter.

L'effet du facteur groupe fonctionnel sur le RPE journalier n'est toutefois pas significatif au printemps : notre troisième hypothèse est confirmée à partir d'avril, le RPE des légumineuses est le plus élevé dès cette date. L'augmentation du RPE des légumineuses est si élevée entre mars et avril, qu'il n'est pas interdit de penser que ce groupe puisse présenter un RPE cumulé supérieur aux dicotylédones et aux graminées à l'issue de l'expérience. Ce changement modère l'influence des dicotylédones sur le RPE journalier et pourrait apporter une dimension saisonnière compte tenu de l'inversion des taux de croissance du RPE entre dicotylédones et légumineuses au milieu du printemps. Cette prédominance du RPE des légumineuses après

mars pourrait être attribuée à la nature symbiotique de leur système racinaire avec des bactéries fixatrices d'azote atmosphérique induisant un RPE supérieur (jusqu'à deux fois) au stade mâture aux espèces sans nodosité (Zhu and Cheng, 2012). Toutefois, la synthèse des tissus racinaires, coûteuse chez les plantes à nodosités (Visser and Lambers, 1983), pourrait se faire au détriment du développement foliaire au stade végétatif. Une fois les nodosités développées, la plante doit en outre allouer une grande quantité de carbone à ses racines pour soutenir la fixation d'azote par les rhizobactéries (Baker and Williams, 1987), augmentant la quantité d'exsudats libérés et augmentant *in fine* le RPE. Etant donné le lien entre la qualité des exsudats (*e.g.* le ratio C:N) et le RPE (Huo et al., 2017 ; Zhu and Cheng, 2012 ; Cheng et al., 2014 ; Wang et al., 2016 ; Kuzyakov, 2002), la teneur en azote organique *a priori* très élevée des exsudats des légumineuses pourrait stimuler l'activité microbienne en levant la contrainte sur la synthèse des exo-enzymes décomposant les MOS (Finzi et al., 2015). La capacité des nodosités des légumineuses à fixer l'azote a pour conséquence une haute teneur des tissus en azote au stade de maturité (Zhu and Cheng, 2012) permettant une activité photosynthétique plus importante.

Les traits fonctionnels – Les douze espèces présentent globalement et au sein de chaque groupe fonctionnel des traits foliaire et racinaire regroupés en un syndrome d'acquisition pour les exploitatives et de conservation pour les conservatives.

Nos douze espèces avaient fait l'objet d'une présélection sur la base de leurs stratégies PES *a priori* connues. Les traits retenus pour cette étude sont pour l'essentiel foliaires à l'exception du SRL. Nous n'avons pas utilisé d'autres traits racinaires par manque de données dans la littérature. L'ensemble des traits fonctionnels corrélés à ACP1 nous confortent dans les choix effectués en amont de l'expérimentation : *nos espèces exploitatives sont caractérisées par les traits fonctionnels associés aux fonctions métaboliques d'acquisition des ressources i.e.* une surface foliaire et une surface racinaire spécifique importantes, une haute teneur en azote des feuilles, une faible teneur foliaire en matière sèche et un faible contenu carboné des feuilles. *Et vice versa pour les espèces conservatives*, caractérisées par un ratio carbone azote important et une forte teneur foliaire en matière sèche, ce dernier étant un indicateur de la conservation des ressources. Ces résultats sont conformes à nos attentes et aux résultats issus d'autres études ayant montré les liens entre d'une part traits foliaires et PES (Bardgett et al., 2014 ; Reich, 2014 ; De Deyn et al., 2008), et d'autre part entre traits racinaires et PES (Roumet et al., 2016 ; Prieto et al., 2015). Les traits foliaires SLA et LNC sont de bons proxys

de la capacité photosynthétique des espèces (Garnier et al., 2001), et associés à LDMC, ils approximent la stratégie foliaire d'utilisation des ressources (Garnier et al., 2001).

Cette correspondance entre valeurs de traits fonctionnels et spectre des stratégies d'utilisation des ressources pour nos douze espèces se retrouve également au sein des trois groupes fonctionnels, discriminant les deux espèces exploitatives (gradients 3 et 4) contre les deux espèces conservatives (gradients 1 et 2).

Le groupe des graminées sélectionnées apparaît en moyenne plus conservatif que les deux autres types fonctionnels et le groupe des légumineuses est *a contrario* le groupe le plus exploitatif. La stratégie du groupe des dicotylédones est intermédiaire et se distingue des autres groupes fonctionnels par un LA élevé et un SRL bas. Cette dichotomie nette selon ACP2 entre dicotylédones et les légumineuses suggère l'existence d'un compromis de performance entre intercepter la lumière *versus* acquérir des ressources souterraines, tant il est impossible d'être efficient dans l'acquisition en même temps de tous les niveaux de ressources (Reich, 2014). La distinction entre les dicotylédones et les graminées selon ACP2 est non significative et en accord avec de précédentes études : sur plus de 400 espèces, Freschet et al. (2017) ont en effet observé une différence de SRL non significative entre ces deux groupes.

Deux espèces de dicotylédones exploitatives à large amplitude écologique *Ra* et *To*, présentent les LA les plus élevés et les SRL les plus bas (Annexe 1) : d'une part ces espèces ont plus tôt dans la saison investi le carbone dans l'élaboration des tissus foliaires sièges de la photosynthèse. D'autre part, la nature épaisse des racines des dicotylédones les rend plus performantes en termes de vitesse et de profondeur d'enracinement que les racines fines des monocotylédones (Govindin, J.C., 2014). Cet avantage permet d'augmenter le potentiel d'acquisition des ressources du sol par la plante et *in fine*, le taux de croissance foliaire. Cet effet sera d'autant plus marqué au cours de la première année d'installation de la plante dans le sol et lorsque la culture en pot limite l'exploration racinaire latérale.

Les légumineuses exploitatives sont caractérisées par un SRL plus important que les autres espèces, en particulier *Tr*. Un SRL élevé indique une capacité importante d'acquisition des ressources souterraines (McCormack et al., 2015). C'est un trait fonctionnel souvent vu comme l'équivalent souterrain du SLA, approximant le potentiel d'acquisition des ressources nutritives du sol en permettant l'exploration d'un plus grand volume de sol par unité de carbone alloué aux racines (Kramer-Walter et al., 2016). Toutefois, le SRL étant construit

comme un rapport de la longueur sur la masse sèche, une valeur élevée de SRL peut résulter, à longueur inchangée, d'une diminution de la teneur en matière sèche racinaire. Enfin, le SRL peut évoluer en réponse aux contraintes environnementales (*e.g.* structure du sol, stress hydrique) rendant son interprétation sur la stratégie d'acquisition des nutriments délicate (Ryser, 2006). Lorsque certaines études ont conclu à l'absence de lien entre SRL et PES pour les dicotylédones (Roumet et al., 2016), d'autres ont montré les liens entre SRL et capacité d'exploitation des ressources (Prieto et al., 2015). Ces résultats contrastés issus de la littérature, combinés au manque de données sur les traits fonctionnels racinaires utilisés dans notre étude et au poids important de *Tr* sur la variance de la composante ACP2, rendent nécessaire une certaine prudence dans notre interprétation de la discrimination des GF par l'axe 2.

La respiration des plantes – Sur les quatre mois de l'expérimentation, le taux de respiration des six espèces de plantes herbacées exploitatives est supérieur de 40% à celui des espèces conservatives.

De décembre à avril, le développement végétatif des plantes s'est accompagné d'une très forte hausse de la respiration végétale. Conformément à nos attentes, *les espèces exploitatives*, métaboliquement plus actives (De Deyn et al., 2008a) *ont un taux de respiration significativement supérieur à celui des espèces conservatives*. Ainsi, les espèces exploitatives présentent des taux de croissance élevés et sont rapides dans l'acquisition de toutes les ressources (SLA et SRL importants ; Reich, 2014). Pour soutenir l'acquisition coûteuse de l'azote, les plantes exploitatives sont métaboliquement très actives : le taux de respiration et la concentration foliaire en azote (LNC) sont élevés. Ce taux de respiration élevé induit en contrepartie d'importantes pertes de carbone par la respiration et des tissus à faible teneur en carbone (LNC). Ce schéma s'inverse pour les espèces conservatives.

Les groupes fonctionnels présentent des respirations nettement différenciées en fin d'hiver où la respiration des légumineuses est la plus faible. Ces différences s'estompent au printemps après que la respiration des légumineuses ait augmentée deux fois plus vite que les autres de février à avril. *In fine, la respiration des plantes n'est pas significativement discriminée par le groupe fonctionnel*, bien que la respiration cumulée des graminées soit inférieure à celle des autres GF. De précédentes études ont suggéré que les graminées, caractérisées par des traits racinaires plutôt conservatifs (faibles SRL, densité et teneur en azote) ont en effet un métabolisme plutôt lent et un taux de respiration racinaire faible (Freschet et al., 2017).

Notre protocole ne nous ayant pas permis de séparer la respiration foliaire de la respiration racinaire, l'hypothèse d'une différence significative de la respiration racinaire par type fonctionnel ne peut pas être écartée. Il a été montré en effet que le taux de respiration racinaire des légumineuses ayant développé des nodosités est souvent plus important que les autres dicotylédones (Roumet et al., 2006).

Les prédicteurs du RPE – Dans des conditions de monoculture contrôlées en sol remanié, pendant 221 jours et à l'échelle individuelle, les plantes de prairie associant une respiration haute à des valeurs hautes de SLA, LNC et SRL, i.e. les plantes plutôt exploitatives, montrent un RPE élevé. A l'opposé, les espèces ayant une faible respiration et des valeurs élevées de LDMC et de LCN, i.e. les espèces plutôt conservatives, induisent un RPE bas.

Notre modèle permet de prédire le priming en fonction de deux facteurs : la respiration de la plante et l'axe du PES. D'une part**,** *la respiration végétale est le meilleur prédicteur du RPE* : bien que les mesures utilisées n'intègrent pas les valeurs de priming mesurées en fin de printemps, notre modèle robuste permet de prédire 92% du priming par l'activité métabolique approximée par la respiration végétale. D'autre part, l'axe du PES permet de prédire 7% du priming, et en particulier le trait *LDMC et de façon plus modérée le LCN, deux traits associés au syndrome de conservation et corrélés de façon significative au RPE*. Ainsi, le RPE augmente avec la respiration des plantes, et diminue avec le LDMC et dans une moindre mesure, avec le LCN. Ces deux facteurs (l'axe du PES et R_p) sont liés car plus une espèce est exploitative, plus sa respiration végétale augmente. Ainsi, le PES est un important prédicteur du priming par l'intermédiaire de la respiration des plantes et donc de leur activité métabolique.

Les quatre graminées de notre expérience sont caractérisées par le syndrome conservatif : leur respiration végétale est faible par rapport aux autres GF, les feuilles riches en tissus lignifiés ont un LDMC et un LCN élevés. Enfin, leur bas RPE suggère que le coût élevé de production d'une plus grande surface foliaire par unité de carbone les contraigne à une performance photosynthétique moindre.

Les quatre dicotylédones présentent un RPE et une respiration végétale cumulés supérieurs aux deux autres groupes et des valeurs élevées de LA. En revanche, ces espèces montrent un ensemble de corrélations de traits peu contrasté selon ACP1. En avril, le RPE de ce groupe fonctionnel est en effet intermédiaire aux deux autres.

Si l'on admet la coordination des traits racinaires et foliaires au niveau de la plante (Roumet et al., 2006), la forte corrélation négative entre RPE et LDMC pourrait induire pour les légumineuses, un compromis racinaire équivalent entre acquisition des ressources par l'élongation racinaire (SRL fort) et teneur en matière sèche des racines.

Dans les deux cas, la synthèse des protéines nécessaires au maintien des fonctions métaboliques impliquées dans l'acquisition du carbone et des nutriments présente un coût métabolique élevé (De Deyn et al., 2008a). Pour les graminées et les dicotylédones exploitatives, ce coût élevé d'acquisition des ressources rend impossible l'augmentation de la densité des tissus (LDMC faible). A ces contraintes s'ajoutent, dans le cas des légumineuses les mécanismes de nodulation avec *Rhizobium* et du processus de réduction du diazote dans les nodosités, tous deux coûteux en énergie (Baker and Williams, 1987). Toutefois les dynamiques de croissance de la respiration et du RPE des légumineuses de février à avril, suggère pour ce groupe une accélération de l'efficacité d'acquisition de l'azote minéral à mesure que la saison végétative avance.

Nous ne pouvons pas écarter l'importance d'autres traits fonctionnels et notamment racinaires sur le RPE, n'ayant pas pu obtenir de mesures supplémentaires au SRL : beaucoup d'incertitudes sont maintenues sur la question des traits fonctionnels les plus influents sur le RPE (Huo et al., 2017). Les mesures de RPE prévues en juin pourront affiner ces résultats.

De même, les prochaines mesures de biomasse microbienne, du carbone du sol et du taux de minéralisation brute de l'azote que nous réaliserons après la récolte destructive en juin, permettront d'évaluer la rhizodéposition et le taux d'activité de priming des espèces.

Cette étude s'est focalisée sur les traits fonctionnels associés au PES. De nombreux autres facteurs impacteraient le RPE (Kuzyakov, 2002 ; Huo et al., 2017). Notamment, l'association symbiotique des racines avec les mycorhizes vésiculo-arbusculaires (*c.a.* 80% des plantes terrestres) qui agit sur l'efficacité d'exploration souterraine et d'acquisition de l'eau et des ressources minérales : le ratio surface/volume plus élevé des mycorhizes permettrait aux plantes d'acquérir des nutriments pour un coût en carbone inférieur à celui des racines (Aerts and Chapin, 1999). Ainsi, cette symbiose pourrait induire un RPE plus faible. Enfin, ces mesures ont été réalisées sur un temps assez court (moins d'une saison) en conditions contrôlées. En conditions naturelles et sur des durées plus longues, il serait intéressant de mesurer les effets des interactions biotiques (communautés d'espèces végétales et de microorganismes, symbioses) et des traits fonctionnels racinaires sur le RPE en fonction des variations spatio-temporelles des ressources, des facteurs abiotiques et de la nature des sols.

V. Références

Aerts, R., and Chapin, F.S. (1999). The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. Adv. Ecol. Res. *30*, 1–67.

Baker, M.J., and Williams, W.M. (1987). White clover (Wallingford, Oxon: C.A.B. International).

Balesdent, J., Dambrine, E., and Fardeau, J.-C. (2015). Les sols ont-ils de la mémoire ? In Editions QUAE, (Versailles, France), pp. 138–139.

Bardgett, R.D., Mommer, L., and De Vries, F.T. (2014). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. Trends Ecol. Evol. *29*, 692–699.

Cheng, W., Parton, W.J., Gonzalez-Meler, M.A., Phillips, R., Asao, S., McNickle, G.G., Brzostek, E., and Jastrow, J.D. (2014). Synthesis and modeling perspectives of rhizosphere priming. New Phytol. *201*, 31–44.

Davidson, E.A., and Janssens, I.A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. Nature *440*, 165–173.

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

Dijkstra, F.A., and Cheng, W. (2007). Interactions between soil and tree roots accelerate long-term soil carbon decomposition. Ecol. Lett. *10*, 1046–1053.

Finzi, A.C., Abramoff, R.Z., Spiller, K.S., Brzostek, E.R., Darby, B.A., Kramer, M.A., and Phillips, R.P. (2015). Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. Glob. Change Biol. *21*, 2082–2094.

Fort, F., Cruz, P., Catrice, O., Delbrut, A., Luzarreta, M., Stroia, C., and Jouany, C. (2015). Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. Environ. Exp. Bot. *110*, 62–72.

Freschet, G.T., Valverde-Barrantes, O.J., Tucker, C.M., Craine, J.M., McCormack, M.L., Violle, C., Fort, F., Blackwood, C.B., Urban-Mead, K.R., Iversen, C.M., et al. (2017). Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. J. Ecol. *49.*

Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelier, P., Ducout, B., Roumet, C., and Navas, M.-L. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. New Phytol. *152*, 69–83.

Govindin, J.C. (2014). Les plantes de service: une alternative au travail du sol dans les systèmes de culture d'ananas. Université des Antilles et de la Guyane.

Grime, J.P., Hodgson, J.G., and Hunt, R. (2007). Comparative plant ecology: a functional approach to common British species (Colvend: Castlepoint Press [u.a.]).

Hanson, P.J., Edwards, N.T., Garten, C.T., and Andrews, J.A. (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. Biogeochemistry *48*, 115–146.

Hobbie (1992). Effects of plant species on nutrient cycling. Tree *7*, 336–339.

Huo, C., Luo, Y., and Cheng, W. (2017). Rhizosphere priming effect: A meta-analysis. Soil Biol. Biochem. *111*, 78–84.

Kaštovská, E., Edwards, K., Picek, T., and Šantrůčková, H. (2015). A larger investment into exudation by competitive versus conservative plants is connected to more coupled plant–microbe N cycling. Biogeochemistry *122*, 47–59.

Kramer-Walter, K.R., Bellingham, P.J., Millar, T.R., Smissen, R.D., Richardson, S.J., and Laughlin, D.C. (2016). Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. J. Ecol. *104*, 1299–1310.

Kutschera, L., and Lichtenegger, E. (1992). Wurzelatlas Mitteleuropaïscher Gründlandpflanzen (Stuttgart, Deutschland: Gustav Fischer).

Kuzyakov, Y. (2002). Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. J. Plant Nutr. Soil Sci. *165*, 382–396.

Kuzyakov, Y. (2006). Sources of CO2 efflux from soil and review of partitioning methods. Soil Biol. Biochem. *38*, 425–448.

Kuzyakov, Y., and Gavrichkova, O. (2010). REVIEW: Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls: TIME LAG BETWEEN PHOTOSYNTHESIS AND CO2 EFFLUX FROM SOIL. Glob. Change Biol. *16*, 3386–3406.

McCormack, M.L., Dickie, I.A., Eissenstat, D.M., Fahey, T.J., Fernandez, C.W., Guo, D., Helmisaari, H.-S., Hobbie, E.A., Iversen, C.M., Jackson, R.B., et al. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. New Phytol. *207*, 505–518.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Aust. J. Bot. *61*, 167.

Prieto, I., Roumet, C., Cardinael, R., Dupraz, C., Jourdan, C., Kim, J.H., Maeght, J.L., Mao, Z., Pierret, A., Portillo, N., et al. (2015). Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. J. Ecol. *103*, 361–373.

Reich, P.B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. J. Ecol. *102*, 275–301.

Roumet, C., Urcelay, C., and Díaz, S. (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. New Phytol. *170*, 357–368.

Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K., and Stokes, A. (2016). Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. New Phytol. *210*, 815–826.

Ryser, P. (2006). The mysterious root length. Plant Soil *286*, 1–6.

Staddon, P.L. (2003). Carbon isotopes in functional soil ecology. Trends Ecol. Evol. *19*, 148–154.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! Oikos *116*, 882–892.

Visser, R., and Lambers, H. (1983). Growth and the efficiency of root respiration of Pisum sativum as dependent on the source of nitrogen. Physiol. Plant. *58*, 533–543.

de Vries, F.T., and Bardgett, R.D. (2016). Plant community controls on short-term ecosystem nitrogen retention. New Phytol. *210*, 861–874.

Wang, X., Tang, C., Severi, J., Butterly, C.R., and Baldock, J.A. (2016). Rhizosphere priming effect on soil organic carbon decomposition under plant species differing in soil acidification and root exudation. New Phytol. *211*, 864–873.

Wardle, D.A. (2004). Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. Science *304*, 1629–1633.

White, R.P., Murray, S., and Rohweder, M. (2000). Pilot analysis of global ecosystems: grassland ecosystems (Washington, DC: World Resources Institute).

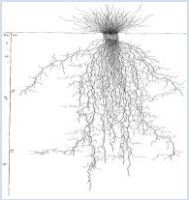
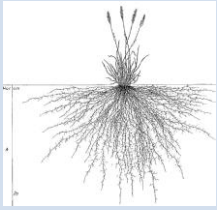
Zhu, B., and Cheng, W. (2012). Nodulated soybean enhances rhizosphere priming effects on soil organic matter decomposition more than non-nodulated soybean. Soil Biol. Biochem. *51*, 56–65.

VI. Annexes

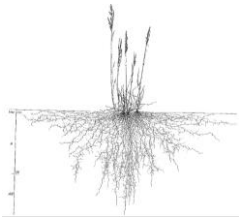
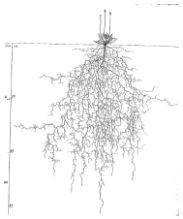
Annexe 1. Tableau descriptif des douze espèces étudiées

Genre Esp	GF [13]	PES E/C [14]	grad	HCT[15]	CSR [16]	Caractéristiques[17]
Vicia cracca	L	**C**	**1**	H	**C / CSR**	**Plante à rhizomes[18]et racines à mycorhizes vésiculo-arbusculaires (VAM)** **Habitat / Ecologie** : présente sur des sols mésophiles[19], relativement fertiles et humides : prairies denses et non fauchées, bords de rivières, pentes d'éboulis végétalisés, friches rudérales, haies bocagères, prairies alluviales ; a besoin de support d'autres espèces pour pousser ; absente des pâturages
Lotus corniculatus	L	**C**	**2**	H	**S / CSR**	**longue racine pivotante à VAM avec de nombreuses racines secondaires** **Habitat / Ecologie** : très commune surtout en prairies calcaires, friches et carrières ; grande amplitude écologique : sols infertiles (où sa capacité à fixer l'azote est un atout) à modérément fertiles, pH 4 à 8 ; disparaît des sols amendés en azote ; souvent en association avec *Festuca rubra* ; peu tolérante à la sécheresse et intolérante à l'ombre ; phase lente d'enracinement
Melilotus albus	L	**E**	**3**	NA	**NA**	**plante à rhizomes courts et racines profondes qui s'élargissent de façon importante en automne de l'année d'établissement (croissance vigoureuse l'année suivante)** **Habitat / Ecologie** : large variation d'habitats, sols peu acides ; tolérante à l'ombre et à la sécheresse
Trifolium repens	L	**E**	**4**	H / C	**CSR / CR**	**racines peu profondes à VAM ; les racines peuvent atteindre la même profondeur que les graminées tempérées, mais elles ont moins de racines dans la couche supérieure du sol, de 0 à 20 cm, des poils de racine plus courts et de plus petits diamètres racinaires ; peut photosynthétiser et accumuler des hydrates de carbone dans les stolons[20]; puissants stolons capables de reproduction végétative active** **Habitat / Ecologie** : abondante dans les sols fertiles, humides et non acides ; intolérante à l'ombre, au gel et à la sécheresse ; pousse souvent avec *Lolium perenne ;* tolérante à l'herbivorie (se régénère par ses stolons + feuilles contenant des glucosides cyanogènes légèrement toxique pour les ruminants)

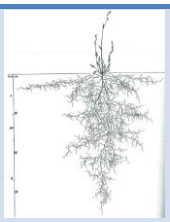
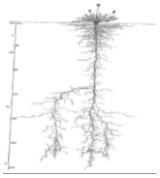
[13] Groupe Fonctionnel : **L** Légumineuses, **G** Graminées, **AD** Autres Dicotylédones
[14] **E** Exploitative **C** Conservative
[15] **H** Hémicryptophyte (plante dont les méristèmes sont situés au niveau du sol), **C** Chaméphyte (plante dont les méristèmes sont situés jusqu'à 0,5m au-dessus du sol), **T** Thérophyte (plantes survivant à l'hiver sous la forme de graines, les parties reproductives étant desséchées) – selon classification de Raunkiaer
[16] **C** Competitive **S** Stress tolerator **R** Ruderal, principales stratégies des plantes selon les 2 catégories de facteurs externes affectant leur croissance (stress et perturbations), définies par Grime et al. (2007) ; classement issu de cette même référence
[17] **H/P/EL** **H**auteur aérienne/**P**rofondeur et **E**xtension **L**atérale du système racinaire (Kutschera L. & Lichtenegger E., 1992)
[18] Rhizomes : tiges souterraines horizontales d'où émergent racines et pousses, stockant des réserves nutritives et permettant la reproduction asexuée de la plante
[19] Sols mésophiles : sols à température et humidité modérées
[20] Stolons : tiges aériennes émanant d'autres tiges aériennes

Genre Esp	GF [13]	PES E/C [14]	grad	HCT[15]	CSR [16]	Caractéristiques[17]
Nardus stricta	G	**C**	**1**	H	**S / CS**	**rhizomes courts, chaque rhizome produisant de nombreux talles ; racines à VAM ; régénération par ramification du rhizome ; H/P/EL = 15/80/62 cm**  **Habitat / Ecologie** : commune en montagne jusqu'à l'étage subalpin ; se développe sur une large gamme de textures de sols, souvent sur une épaisse couche de MOS mal décomposée ; optimum sur sols secs ; limitée aux sols très pauvres en nutriments (en particulier P, espèce oligotrophe) ; commune aussi dans les dans les prairies pâturées acides (pH<4) et les landes sèches à humides ; absentes d'habitats ombragés et inondés ; plante longévive ; tolérante au froid ; croissance lente (*c.a.* 20 mm / an)
Festuca rubra	G	**C**	**2**	H	**CSR**	**rhizomes rampants et puissants (utilisée pour la stabilisation des milieux anthropisés); racines à VAM ; H/P/EL = 17/55/91 cm ; plante à régénération par clonage (rhizomes)** **Habitat / Ecologie** : plante à très grande amplitude écologique, caractéristique des prairies, bords de route, pâturages, friches et habitats rocailleux ; plante commune dans les sols humides, sablonneux et les tourbières, jusqu'à l'étage subalpin ; absente des sols acides (pH<5), présente dans les pelouses mésoxérophiles[21], mésophiles, acidiclines[22], neutroclines ; plante à croissance lente ; bas niveaux d'azote dans les feuilles ; caractérise les sols pauvres et disparaît en cas de fertilisation organique ; accompagne *Anthoxanthum orodatum* en terrain humide
Anthoxanthum odoratum	G	**E**	**3**	H ou T	**SR / CSR**	**racines à VAM ; H/P/EL = 30/45/73 cm**  **Habitat / Ecologie** : abondante sur de larges variétés d'habitats et optimale à l'étage collinéen et montagnard, présente en particulier dans les pelouses et

[21] Sols mésoxérophiles : sols moyennement secs et peu profonds
[22] Sols acidiclines : sols légèrement acides

Genre Esp	GF[13]	PES E/C[14]	grad	HCT[15]	CSR[16]	Caractéristiques[17]
						prairies mésoxérophiles ou mésophiles ou acidiclines, pâturages, friches et landes ; distribuée sur les sols faiblement productifs et modérément perturbés ; peu longévive, avec 2 pics de croissance végétative (printemps et automne) ; peu tolérante à la défoliation et à l'ombre ; espèce fourragère
Poa trivialis	G	**E**	**4**	C ou H	**R / CSR**	**stolons rampants, racines peu profondes ; H/P/EL = 33/32/69 cm**  **Habitat / Ecologie** : plante mésophile à mésohygrophile[23] de grande amplitude écologique à habitats humides et riches en éléments nutritifs : prairies, pâturages, rives de rivières, tourbières ; plante intolérante à la sécheresse ; coexiste souvent avec *Urtica dioica* ; espèce fourragère dont la taille varie en fonction de la disponibilité en eau et en éléments minéraux
Epilobium angustifolium	AD	**C**	**1**	H	**NA**	**se reproduit végétativement par rhizomes une fois installée ; racines fibreuses** **Habitat / Ecologie** : pionnière, colonise et domine rapidement les milieux perturbés ; indicative de sols riches en nutriments; peu tolérante à la sécheresse et à l'ombre
Plantago lanceolata	AD	**C**	**2**	H	**CSR**	**rhizomes courts, racines à VAM ; H/P/EL = 19/93/91 cm ; racines superficielles et quelques racines profondes**  **Habitat / Ecologie** : très large amplitude écologique ; commune jusqu'à l'étage subalpin ; fréquente dans les milieux ouverts mésoxérophiles et mésohygrophiles et sur tous types de sols : très abondante dans les prairies, pâturages, carrières, friches, pelouses sèches et prairies fauchées ; tolérante au froid et à la sécheresse, longévive, associée aux sols pauvres et peu présente dans les sols riches en azote ; espèce pionnière ; très large amplitude de variations morphologiques entre espèces cultivées
Rumex acetosa	AD	**E**	**3**	H	**CSR**	**colonisation moyenne des racines par les mycorhizes à VAM ; H/P/EL = 47/106/112 cm**

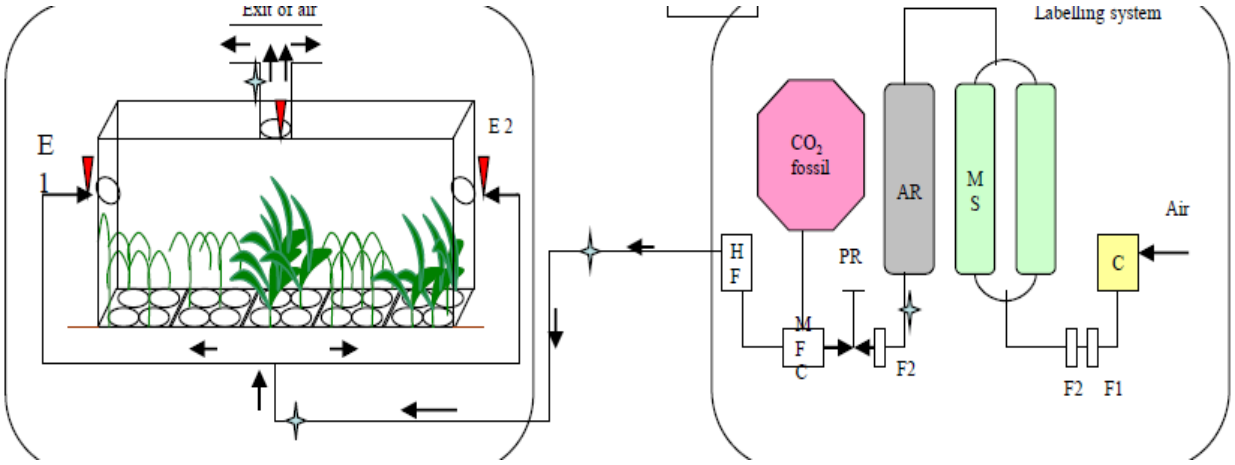
[23] Plante mésohygrophile : poussant sur les sols humides voire inondés pendant une partie de l'année

Genre Esp	GF 13	PES E/C 14	grad	HCT[15]	CSR 16	Caractéristiques[17]
						 **Habitat / Ecologie** : caractéristique des prairies et des pâturages ; présente en altitude jusqu'à 500m et plus souvent sur des sols plutôt acides (pH 5 à 7) ; abondante partout et particulièrement dans les sols avec peu de perturbation et une fertilité peu réduite ; feuilles légèrement toxiques pour les ruminants (contiennent de l'oxalate)
Taraxacum officinale	AD	**E**	**4**	H	**R / CSR**	**racines à VAM et souche à racine pivotante ; H/P/EL = 31/240/117 cm, capable de reproduction végétative ; racines solidement ancrées permettent d'exploiter des sols recouverts de pierres et de débris et d'accéder aux ressources en eau du sous-sol**  **Habitat / Ecologie** : habitats très variés ; commune jusqu'à l'étage subalpin et surtout en sols mésoxérophiles à hygrophiles[24], souvent piétinés ou rudéralisés[25], fertiles, perturbés et artificiels ; présente dans de nombreuses prairies pâturées ; débute sa croissance tôt ; grandes capacités de dispersion de ses graines faisant de cette plante une colonisatrice efficace de sols mis à nu

Synthèse des principales caractéristiques morphologiques racinaires et préférences écologiques (habitat) des 12 espèces étudiées – Sources : Grime et al., 2007 ; Tela botanica (http://www.tela-botanica.org/site:botanique) ; Conservatoire Botanique National du Massif Central, base de données Chloris (http://www.cbnmc.fr/index.php/fr/flore) ; Food and Agriculture Organisation of the UN – FAO of Grassland Species (http://www.fao.org/ag/agp/AGPC/doc/Gbase/Default.htm) – Images : (Kutschera and Lichtenegger, 1992)

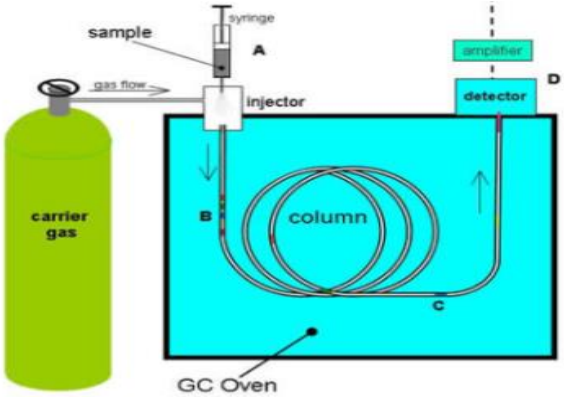
[24] Sols hygrophyles : sols humides voire inondés tout au long de l'année
[25] Sols rudéralisés : sols minéraux superficiels et régulièrement remaniés

Annexe 2. Circuit de marquage en continu

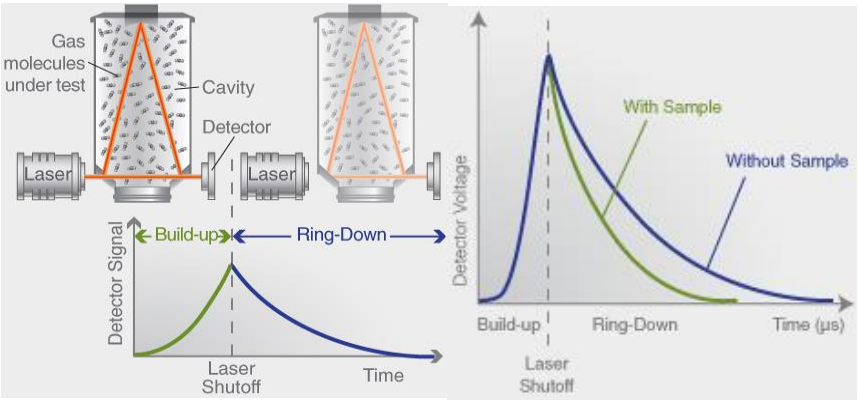


A droite : C : Compressor, MS : Molecular Sieve ; AR : Air Reservoir. A gauche : l'air à l'entrée (E1 et E2) est renouvelé toutes les *c.a.* 2 minutes ; les sorties d'air permettent de maintenir constants les niveaux de CO_2 marqué, d'oxygénation et de pression à l'intérieur de la chambre, ainsi que la concentration en CO_2 à 380 ppm. La température y est régulièrement relevée – Image: T. Shahzad (2012)

Annexe 3. Chromatographie en phase gazeuse et Spectrométrie laser



Les mesures de chromatographie sont basées sur les différences d'affinité des composés de l'échantillon gazeux avec la phase stationnaire (liquide) et la phase mobile (gaz inerte vecteur : hélium). L'appareil est composé de plusieurs parties. Un injecteur (partie A) une chambre traversé par le gaz vecteur et où l'échantillon est inséré. Une colonne (partie B) passant dans un four et où les différents composés de l'échantillon portés par le gaz inerte vont se séparer selon leur affinité avec la phase stationnaire. Une sortie de colonne (partie C) et un système de détection (partie D) permettant *via* la mesure du signal émis par les composés, de les identifier. Le chromatogramme représente les intensités de chaque composant en fonction de leur temps de rétention dans la phase stationnaire. Ces gaz sont représentés sous la forme d'une courbe dont l'intégration des différents pics permet de déterminer les quantités de CO2 dans l'atmosphère prélevée après calibrage préalable – Image: United States Department of Agriculture https://www.srs.fs.usda.gov/idip/spb_ii/gcead_what.html



Ce spectromètre de masse associé à un laser mesure le temps de vie des photons piégés dans une cavité optique. La lumière projetée par le laser se met en résonnance *via* les miroirs de la cavité optique, et son temps d'absorption naturelle en situation de vide est le « ring down » ou déclin (en bas à gauche); en présence d'un échantillon gazeux, l'appareil mesure le temps d'absorption de la lumière par les diverses molécules d'un échantillon gazeux selon leur longueur d'onde d'absorbance, et accélère le déclin naturel de la lumière du laser (en haut à gauche). La mesure de ce deuxième temps de « ring down » permet de déduire celle des molécules de l'échantillon (à droite) – Image: Picarro http://www.picarro.com/technology/cavity_ring_down_spectroscopy

Annexe 4-1. Préparation des parties aériennes et du sol et mesures : mode opératoire I

Après coupe de la plante au collet, les tubes de pvc sont tronçonnés en 3 parties en fonction de la profondeur : horizon H1 de 0 à 20 cm sous la surface du sol ; H2 de 20 à 40 cm ; H3 de 40 à 60 cm. Pour les trois horizons, les racines sont séparées du sol en désagrégeant la motte de terre et en la secouant doucement puis de façon plus énergique. Chaque partie de la plante (aérienne et souterraine) et le sol font l'objet d'une série de mesures.

I. Les parties aériennes – La hauteur (de la feuille la plus haute) est mesurée, la biomasse plante entière et le taux de croissance relative (RGR) sont mesurés selon Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Plusieurs échantillons sont prélevés par pot: trois feuilles mâtures sont tout d'abord pesées pour déterminer leur poids frais. La surface foliaire (LA) de ces feuilles est ensuite mesurée à l'aide d'un planimètre optique afin de calculer le SLA. Le poids sec des feuilles est également mesuré après passage à l'étuve 60°C (pendant 48h) afin de calculer le LDMC. Seules les folioles sont conservées pour les feuilles composées (le pétiole et la tige reliant les folioles sont écartés pour ces mesures). Les échantillons sont ensuite conservés dans un sopalin humide et dans une barquette fermée et stockée au froid pour les mesures ultérieures de la teneur en azote organique des feuilles (LNC), du ratio carbone azote foliaire (LCN) et du $\delta^{13}C$. L'abondance en ^{13}C des feuilles (notéeA_p^{13}, *confer* eq4) permet le calcul de R_s, étant supposé que les fractionnements produits au cours des processus métaboliques autres que la photosynthèse sont négligeables (*e.g.* respiration, transport des photoassimilats par le phloème), *i.e.* que la signature isotopique de la plante est similaire à celle de ses feuilles.

II. Le sol – Le sol est tamisé afin de récupérer les racines cassées puis réparti en plusieurs sous échantillons pour les mesures suivantes : concentration en azote minéral (extraction par une solution de chlorure de potassium KCl), pH et biomasse microbienne (C_{mic} & N_{mic}). Cette dernière est déterminée par la méthode de fumigation (au chloroforme $CHCl_3$) – extraction, par différence de concentration entre deux sous échantillons, l'un fumigé et l'autre non fumigé, donnant la quantité de carbone et d'azote extractible microbien. La biomasse microbienne est directement proportionnelle à cette quantité. C_{org}, Nt et $\delta^{13}C$ du sol seront également mesurés à l'aide d'un Analyseur élémentaire (AE) couplé à un SMRI afin de quantifier le carbone « nouveau » du sol (issu de la plante) et ainsi estimer le niveau de rhizodéposition.

Des mesures de processus de flux de C & N du sol sont également réalisées par incubation des échantillons de sol en conditions contrôlées (80% de CAC, 20°C) durant 24h. D'une part l'estimation du flux de CO_2 issu de la minéralisation du carbone natif du sol et acquis par la rhizodéposition est réalisée par mesure de la concentration en CO2 de la chambre et de son rapport $\delta^{13}C$, d'autre part, le processus de minéralisation brute d'azote organique du sol est estimé grâce à la technique «^{15}N Isotope-Dilution ». Cette technique est basée sur l'ajout d'un marqueur sous forme de ^{15}N minéral, suivie d'une mesure de la dilution du pool d'azote minéral durant l'incubation. Après vaporisation de la solution de ^{15}N ammoniacal, l'azote minéral du sol est extrait après 2 et 24h dans une solution de KCl. L'azote minéral est ensuite dosé et l'azote ammoniacal est transféré sur un support solide par microdiffusion afin de pouvoir mesurer le $\delta^{15}N$. Après piégeage de l'ammonium NH_4^+ dans l'acide (7 jours d'incubation), le filtre est séché à l'étuve et encapsulé dans de l'étain pour mesure du $\delta^{15}N$ *via* un circuit couplé EA – SMRI.

Annexe 4-2. Préparation des racines et mesures de traits racinaires d'herbacées de prairie : mode opératoire II

I. Echantillonnage des racines

Afin d'étudier l'ensemble des caractéristiques du système racinaire des espèces, nous pratiquerons trois échantillonnages distincts : (i) un échantillon « moyen » pour les traits morphologiques mesurés de manière standard, (ii) un échantillon « système racinaire entier » pour les traits architecturaux, (iii) un échantillon « apex » pour les mesures de traits spécifiques de cette zone des racines, source principale de l'exsudation racinaire.

Après prélèvement des feuilles pour les mesures de traits foliaires, les limbes sont coupés au collet à 3-4 cm du sol. La première tranche de sol (0-20 cm) est séparée de la colonne entière, le reste (20-40 & 40-60 cm) étant mis en chambre froide (5°C) en attente de traitement. Le sol et les racines de l'horizon de surface (0 à 20 cm) sont séparés : le sol est désagrégé et les racines sont secouées délicatement pour ôter le sol non rhizosphérique, puis secouées plus énergiquement pour ôter une quantité maximale de sol rhizosphérique. Le sol est ensuite tamisé (2 mm).

Sur l'horizon de surface (0-20 cm), caractérisé par une forte abondance racinaire des herbacées, un échantillonnage « système racinaire entier » est tout d'abord réalisé. Un individu par pot pour les dicotylédones et trois individus (3 talles) pour les graminées sont prélevés en utilisant le collet comme repère spatial. Ces individus sont constitués du système racinaire complet et correspondent à une racine mère d'ordre 1 et à ses racines filles d'ordres 2, 3 et plus. Ces échantillons sont jugés à l'œil morphologiquement représentatifs des autres individus du pot (diamètre moyen de la talle pour les graminées). Le nombre de talles est dénombré par pot pour les graminées ainsi que le nombre d'individus pour les dicotylédones afin de pouvoir extrapoler les mesures pour le pot entier. Les collets sont ensuite pesés séparément après séchage avec le reste de la biomasse aérienne.

Toujours sur l'horizon de surface (0-20 cm), un échantillon « moyen » est également prélevé sur 3 zones distinctes le long du profil afin d'être le plus représentatif du système racinaire superficiel et ainsi obtenir un trait « moyen ». Sur chaque zone, 4 à 5 morceaux de racines de 10-15 cm de longueur sont découpés aux ciseaux. Seules les racines de diamètre inférieur à 2 mm sont conservées, en excluant notamment les pivots des dicotylédones

Enfin, sur la tranche de sol profond (40-60 cm) traitée ultérieurement, un échantillon « apex » est prélevé à l'extrémité inférieur des racines. Trois apex distincts sont découpés aux ciseaux au niveau de la 1e ramification.

Après lavage, chacun des trois sous-échantillons est placé dans un sopalin humide et dans une barquette plastique fermée et stockée au froid avant pesée. Ils sont ensuite épongés et pesées séparément pour déterminer leur masse à humidité saturée. Ils sont enfin congelés en attendant leur traitement par numérisation au scanner.

Le reste des racines des différents horizons (0-20, 20-40 et 40-60 cm) est lavé, mis dans un sopalin humide et dans une barquette plastique fermée et stockée au froid avant pesée puis placé dans un sac papier étiqueté, séché (48h, 60°C) puis pesé pour déterminer la masse sèche par horizon. Par règle de trois, la masse sèche totale est calculée par horizon et par pot en faisant la somme des masses des trois horizons. La répartition de la masse sèche par horizon sera calculée par le ratio entre la masse de l'horizon sur la masse totale et la distribution des racines sera calculé selon Jackson et al. (1996).

II. Numérisation des racines au scanner

Mesures échantillon moyen (« traits morphologiques »):

Après décongélation, les racines prélevées sont réparti en 3 sous-échantillons analysés en 3 scans distincts. Les racines sont colorées au bleu de méthylène (5 g pour 1 l d'eau osmosée) pour un meilleur contraste au scanner. Les 3 sous-échantillons sont mis dans un bain de bleu de méthylène (10 min) puis rincés dans 2 récipients remplis d'eau (au tiers) : une barquette plastique pour ôter l'essentiel du colorant et un large bac plastique blanc pour étaler les racines et en observer la structure. Les nodosités présentes sur les racines des légumineuses sont ôtées avant de scanner, dénombrées puis pesées séparément. Dans toutes les manipulations des racines, il est important qu'elles ne se déshydratent pas.

Les trois sous-échantillons rincés sont répartis dans 3 cuves en verre dans lesquelles est versé un fond d'eau. Les racines sont écartées les unes des autres afin d'éviter tout chevauchement. Une feuille transparente (ajustée à la taille de la cuve) est posée sur les racines et le film d'eau. L'excédent d'eau de la cuve est retiré avec une seringue. Les racines sont placées au centre de la cuve pour éviter les effets de bord. De même, les cuves et les feuilles transparentes ne présentent ni rayures ni marques pouvant être confondues avec une racine par le scanner.

Les scans sont réalisés avec un scanner (V700 Photo, Epson) par transparence (deux sources lumineuses, au-dessus et en-dessous de la cuve) pour optimiser la netteté de l'image, nécessaire pour les racines les plus fines (< 0,1 mm).

Le bleu de méthylène ayant servi à colorer les racines est récupéré dans un entonnoir sur lequel est mise une toile à bluter humidifiée pour une réutilisation du colorant. Les liquides de rinçage sont filtrés par le même procédé pour récupérer les racines non scannées (les plus petites, cassées) ; ces racines « restantes » et les racines de chaque scan seront ensuite placées séparément dans un support passant à l'étuve pour peser des poids secs. Les mesures de traits morphologiques seront ainsi rapportées à la masse racinaire sèche (RDMC, SRL, RTD,…).

Mesures sur système racinaire entier (« traits architecturaux ») : Après comptage des apex (d'ordres 1, 2 et plus) et pesée du poids frais (pivot et racines « filles » séparément pour les dicotylédones), les racines sont colorées au bleu de méthylène pour analyse numérique des images par WinRhizo avec le même mode opératoire que précédemment. Des mesures de traits architecturaux complètent le diamètre moyen et la longueur totale racinaire : RV, RLD, RA, diamètre des apex, longueur et diamètre par ordre, distance inter-ramification, RBI.

Mesures « traits apex »

Les trois apex sont regroupés pour un même scan avec le même mode opératoire que précédemment. Les mesures suivantes sont réalisées après traitement des images numériques (WinRhizo) : RDm, SRL, longueur de la zone apicale non ramifiée, SRA, RDMC.

III. Traitement des images avec le logiciel WinRhizo

Les mesures des traits racinaires morphologiques moyens (diamètre, longueur, volume, ramifications,…) se font par analyse numérique à l'aide du logiciel WinRhizoPRO (version 2012b, Régent Instruments, Ca).

Etape de calibration : l'unité des pixels doit être déterminée par une étape de calibration. Une grille ayant des carrés de 1cm^2 est scannée dans la même configuration que les racines. Cette calibration sera ensuite utilisée lors de l'analyse des images (« calibration/new calibration »). Avant de démarrer les analyses, il est nécessaire de

définir les intervalles des classes de diamètre qui permettront d'affiner l'interprétation des mesures. Cette distribution des diamètres par classes indique la proportion de racines très fines, supposées principalement dédiées à l'absorption des nutriments et de l'eau, et permet d'observer la variabilité de formes selon les espèces. En outre, c'est une approche plus fonctionnelle mieux appropriée aux comparaisons de traits entre espèces.
Pour un diamètre de 0 à 1 mm, 10 classes sont retenues (intervalles de 0.1 mm). Les diamètres de 1 à 2 mm sont distribués en 2 classes (intervalles de 0.5 mm). Toute racine fine de diamètre supérieur à 2 mm est considérée comme une racine pivot (pour les dicotylédones). Les graminées ayant des racines plus fines que les dicotylédones, les valeurs obtenues par intervalle peuvent si nécessaire, se cumuler pour ces dernières.

Analyse des images : le principe est basé sur la mesure du nombre de pixel (dont la taille dépend de la densité de l'image, ici de 800 dpi ou dot per inch). WinRhizo mesure le diamètre moyen grâce à la longueur totale et la surface totale projetée, ainsi que le nombre d'extrémités (ou tips). La méthode d'analyse utilisée pour ces mesures est la méthode automatique, qui calcule correctement les diamètres mais a tendance à sous-estimer les longueurs en ne prenant pas toujours en compte les parties les plus fines des racines, augmentant ainsi artificiellement le nombre d'extrémités (mesure non pertinente et non valable pour l'échantillon moyen car les racines ont été préalablement échantillonnées coupées). Le seuillage de l'image est donc vérifié avant de lancer l'analyse par balayage de l'image zoomée : les racines qui ne sont pas colorées peuvent être mesurées après augmentation du seuillage. Cet accroissement se fait toutefois au détriment de l'exactitude des mesures de diamètre : les diamètres des racines les plus grosses augmentent. Le compromis se situe dans un delta maximum de *c.a.* 10 000 de valeur de seuil, la modification retenue, notée à chaque analyse, sera similaire entre images d'une même espèce.
Les autres erreurs d'interprétations (rayures, bords, poussières, bulles d'eau …) qui ne sont pas filtrées (le filtre du logiciel permet d'exclure les débris et les bulles d'eau d'une certaine taille) sont ensuite exclues de l'image. Chaque retouche lance l'analyse.

IV. Récupération des données - Calculs des traits

Pour chaque scan, les traits sont calculés. La longueur totale et le volume total sont calculés par la somme des longueurs, la somme des surfaces totales et la somme des volumes pour l'ensemble des classes de diamètre. La longueur spécifique des racines (SRL, m g^{-1}) correspond au ratio entre longueur totale et masse sèche ; la surface spécifique des racines (SRA, m^2 g^{-1}) correspond au ratio entre surface totale et masse sèche ; la densité des tissus (RTD, g cm^{-3}) correspond au ratio entre masse sèche et volume total ; la teneur en matière sèche (RDMC, g g^{-1}) correspond au ratio entre masse sèche et masse fraiche; le diamètre moyen (RDm, mm) ; l'intensité de ramification racinaire (RBI, tips m^{-1}) correspond au ratio entre le nombre d'extrémités et longueur racinaire totale; la densité de longueur racinaire (RLD, m m^{-3}) correspond à la longueur racinaire totale par volume de sol; pourcentage de longueur par classe de diamètre.

Annexe 5. Valeurs des traits fonctionnels, de la respiration végétale et du RPE par espèce

espèces	SLA	LA	LDMC	LNC	LCN	SRL	Rp cumulé	RPE cumulé	RPE avril	RPE avril en %
Ns	10,2	105,56	0,38	14,9	31	23720	419,90	124,05	1,02	50,1
Fr	17,7	281,95	0,32	17,4	21,7	24132,69	1548,90	272,69	3,01	100,3
Ao	26,7	653,81	0,33	20,2	16,4	75681,17	1724,48	401,13	2,80	130,1
Pt	31,3	1455,5	0,33	34,3	21,4	34781,42	1727,68	266,20	2,68	91,5
Ea	18,9	2098	0,28	26	18	NA	405,04	185,21	1,47	51,9
Pl	22,4	1116,1	0,18	21,1	21,4	16259,7	1909,02	473,07	4,37	154,4
Ra	28,1	2148,7	0,11	33,4	20,7	12729,08	2660,06	755,21	3,76	176,5
To	37,3	2791,7	NA	29,3	15,1	213000	949,19	249,23	3,16	98,0
Vc	25,9	NA	NA	39,7	NA	50600	823,74	230,18	1,54	115,1
Lc	29,3	203,71	0,23	32,8	14,4	98000	935,34	303,81	3,44	148,1
Ma	NA	316	NA	51,5	NA	170000	824,18	259,36	2,08	112,9
Tr	28,8	495,66	0,16	43,5	10,5	510000	1586,37	329,91	3,58	153,5

Valeurs moyennes des traits fonctionnels, de la respiration des plantes et du RPE cumulés (mg C-CO2 kg-1 sol) depuis la date de semis soit sur 221 jours, du RPE mesuré en avril en mg C-CO2 kg^{-1} sol j^{-1} et en % ; unités des traits fonctionnels : SLA m^2 g^{-1}, LA mm^2, LDMC g g^{-1}, LNC mg g^{-1}, LCN g g^{-1}, SRL cm g^{-1} ; NA indique une valeur manquante pour l'espèce donnée

Annexe 5-1. RPE – résultats des mesures et p-values des tests statistiques

	décembre		février		mars		avril		cumul depuis la date de semis	
	RPE	SE	RPE	SE	RPE	SE	RPE	SE	RPE cumulé	SE
Ns	0,0352	0,0905	0,6835	0,1518	1,0224	0,3326	1,4566	0,2974	124,05	25,56
Fr	0,3544	0,0917	0,8201	0,3028	3,0079	0,2917	2,9179	0,5053	272,69	37,51
Ao	0,8091	0,1389	1,8763	0,1651	2,8007	0,4761	3,7852	0,3654	401,13	48,18
Pt	0,5405	0,2155	0,7336	0,1961	2,6822	0,4944	2,6637	0,4435	266,20	53,08
Ea	0,4285	0,1148	0,8009	0,0987	1,4678	0,0248	1,5094	0,0728	185,21	12,70
Pl	0,5404	0,1220	2,2400	0,4554	4,3720	0,3783	4,4918	0,5179	473,07	62,61
Ra	2,3973	0,3507	3,9543	0,3658	3,7600	0,2054	5,1364	0,5554	755,21	38,64
To	0,1052	0,1218	0,7693	0,1254	3,1593	0,5388	2,8514	0,5444	249,23	46,09
Vc	0,3363	0,0637	0,7636	0,1374	1,5450	0,5941	3,3506	0,7571	230,18	56,36
Lc	0,1866	0,0182	0,6904	0,2540	3,4441	1,0386	4,3099	0,7367	303,81	68,33
Ml	0,2247	0,0662	1,1277	0,0138	2,0822	0,1723	3,2849	0,2230	259,36	12,90
Tr	0,1590	0,0340	0,9976	0,0655	3,5760	0,2089	4,4665	0,3706	329,91	16,29
sol nu	0,0000	0,0866	0,0000	0,0555	0,0000	0,1017	0,0000	0,1534	0,00	13,82
Exploitatives	0,7060	0,2031	1,5765	0,2815	3,0101	0,1897	3,6980	0,2595	2261,00	45,74
Conservatives	0,3136	0,0503	0,9997	0,1625	2,4765	0,3480	3,0060	0,3450	1589,00	28,34
Graminées	0,4348	0,1047	1,0284	0,1738	2,3783	0,2954	2,7058	0,3060	1064,10	32,68
Legumineuses	0,2267	0,0294	0,8948	0,0825	2,6618	0,3705	3,8530	0,2926	1123,30	12,87
Dicotylédones	0,8678	0,2842	1,9411	0,4142	3,1898	0,3581	3,4972	0,4720	1662,70	74,42

Mesures du RPE en j94, j158, j192 et j221 après semis obtenues pour les 36 microcosmes et pour les 4 sols contrôle, et valeurs cumulées depuis la date de semis ; mesures moyennées par espèce, par PES et par groupe fonctionnel et erreurs standard associées ; les mesures journalières sont exprimées en mg C-CO2 kg^{-1} sol j^{-1}, les valeurs cumulées sont exprimées en mg C-CO2 kg^{-1} sol

RPE	Facteur sp		Facteur PES		Facteur GF		interaction PES*GF	
nb jours après semis	F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value
94	18,6	3,77E-07	4,2	0,047	3,9	0,03	1,6	0,205
158	18,1	5,29E-09	3,7	0,063	4,8	0,015	0,2	0,788
192	4,7	0,0006	1,7	0,195	1,4	0,263	0,1	0,924
221	5,6	0,0002	2,7	0,107	2,6	0,087	0,6	0,553
cumul	14,1	6,60E-08	4,7	0,038	3,4	0,047	0,7	0,5

Résultats des tests Anova pour le RPE journalier et le RPE cumulé en fonction des facteurs expérimentaux

Annexe 5-2. Respiration de la plante – résultats des mesures et p-values des tests statistiques

	décembre		février		mars		avril		cumul depuis la date de semis	
	Rp	SE	Rp	SE	Rp	SE	Rp	SE	Rp cumulée	SE
Ns	1,3836	0,0579	1,5735	0,1464	1,5311	0,5316	4,7269	0,8285	419,90	51,50
Fr	2,7404	0,3292	5,7072	1,5932	9,9154	0,5782	20,3077	1,9096	1548,90	188,41
Ao	2,4123	0,1506	6,0470	0,8205	10,6348	1,7242	25,8321	0,5403	1724,48	108,36
Pt	4,2301	0,6209	7,1330	0,9970	9,4093	0,9158	19,0902	1,2276	1727,68	168,68
Ea	1,2670	0,0832	1,4639	0,1676	1,3674	0,2512	5,0264	0,7222	405,04	41,04
Pl	3,3567	0,3400	5,9169	1,1269	12,9431	0,4425	26,7152	1,7206	1909,02	87,33
Ra	11,3865	0,9539	11,3441	2,3986	9,4162	0,8435	18,7433	2,1031	2660,06	232,02
To	1,4708	0,1750	2,1788	0,3678	6,6644	1,7457	15,3412	2,4383	949,19	159,93
Vc	2,1727	0,1597	1,8351	0,2560	3,9083	1,0237	12,7300	2,4756	823,74	136,79
Lc	1,5876	0,2269	2,0440	0,4347	6,2845	1,8712	15,2284	3,2715	935,34	204,75
Ml	1,4017	0,2222	2,0574	0,2592	5,1151	0,3667	13,3389	3,4477	824,18	139,65
Tr	1,7927	0,0439	3,8072	0,4920	11,0104	0,8255	27,5806	2,7002	1586,37	69,69
sol nu	0,9491	0,0576	0,8229	0,0576	0,6748	0,0578	0,5239	0,0648	180,02	10,33
Exploitatives	3,7824	0,8726	5,4279	0,8776	8,7084	0,6558	19,9877	1,4774	9471,94	155,58
Conservatives	2,0847	0,2001	3,0901	0,5484	5,9917	1,0859	14,1224	2,0299	6041,95	143,49
Graminées	2,6916	0,3437	5,1152	0,7729	7,8727	1,1988	17,4892	2,4086	5420,95	181,61
Legumineuses	1,7387	0,1152	2,4359	0,2886	6,5796	0,9502	17,2195	2,2287	4169,63	105,78
Dicotylédones	4,3703	1,2651	5,2259	1,3118	7,5978	1,3451	16,4565	2,4775	5923,32	289,34

Mesures de respiration de la plante en j94, j158, j192 et j221 après semis obtenues pour les 36 microcosmes et pour les 4 sols contrôle, et valeurs cumulées depuis la date de semis ; mesures moyennées par espèce, par PES et par groupe fonctionnel et erreurs standard associées ; les mesures journalières sont exprimées en mg C-CO2 kg^{-1} sol j^{-1}, les valeurs cumulées sont exprimées en mg C-CO2 kg^{-1} sol

Rp	Facteur sp		Facteur PES		Facteur GF		interaction PES*GF	
nb jours après semis	F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value
94	55,4	2,52E-14	4,5	0,042	3,7	0,0366	2,6	0,091
158	9,3	3,31E-06	5,7	0,023	3,5	0,044	0,5	0,628
192	12,5	1,99E-07	4,3	0,046	0,4	0,7	0,6	0,568
221	12,4	2,28E-07	5,1	0,0306	0,1	0,94	1	0,389
cumul	21,7	7,81E-10	7,3	0,011	1,5	0,235	0,4	0,704

Résultats des tests Anova pour la respiration de la plante en valeur journalière et en valeur cumulée en fonction des facteurs expérimentaux

Annexe 5-3. RPE et traits fonctionnels : p-values des tests statistiques

RPE	Facteur ACP1		Facteur Rpcum		interaction ACP1*Rpcum	
nb jours après semis	F	p-value	F	p-value	F	p-value
94	0,2	0,695	30,9	3,90E-06	1,3	0,258
158	0,5	0,476	38,5	3,98E-07	1,2	0,276
192	8,1	0,0075	33,2	2,18E-06	0,6	0,459
221	16	0,0003	31,4	3,37E-06	0	0,985
cumul	6,2	0,018	79,5	3,47E-10	0,7	0,4

Résultats des tests Anova pour le RPE journalier et le RPE cumulé en fonction des facteurs ACP1 et Rp cumulée

RESUME / ABSTRACT

La présence de racines vivantes des plantes peut fortement accélérer le taux de décomposition des matières organiques du sol. Ce phénomène, appelé Rhizosphere Priming Effect (RPE), est contrôlé par la libération d'exsudats par les racines, dont la qualité et la quantité sont très variables selon les espèces végétales. L'influence des traits fonctionnels sur le RPE reste méconnue. Dans cette étude, nous avons étudié l'effet sur le RPE de douze espèces de plantes de prairie tempérée, à stratégies écologiques (exploitative et conservative) et de groupes fonctionnels contrastés (graminées, légumineuses et autres dicotylédones). Les plantes ont été cultivées pendant 221 jours sous atmosphère appauvrie en ^{13}C afin d'obtenir un marquage des plantes permettant de séparer la respiration végétale de la minéralisation des matières organiques du sol. L'effet de l'identité des espèces sur le RPE est évalué par l'intermédiaire de leurs traits fonctionnels foliaires et racinaires en lien avec les stratégies d'exploitation et de conservation des ressources. Nos résultats confirment que le facteur espèce contrôle le RPE. Les plantes dites exploitatives *i.e.* à stratégie d'exploitation des ressources, présentant des valeurs élevées à la fois du taux de respiration, de surface spécifique foliaire, de longueur spécifique racinaire et de teneur foliaire en azote, et *a contrario* des valeurs faibles de teneur foliaire en matière sèche et de ratio foliaire en carbone azote, induisent un RPE élevé. Et inversement pour les espèces à stratégie de conservation. Les dicotylédones induisent un RPE significativement supérieur aux autres groupes fonctionnels en valeur cumulée. Au printemps, les légumineuses caractérisées par une longueur spécifique racinaire plus élevée que les autres espèces, induisent un RPE plus important que les dicotylédones.

The presence of living plant roots can strongly accelerate the decomposition rate of soil organic matter up to 380%. This phenomenon, called Rhizosphere Priming Effect (RPE), is controlled by the release of root exudates, of which the quality and the quantity depend on species. The influence of functional traits on RPE is still largely unknown. This study examines the effect of twelve species of temperate prairie plants with ecological strategies and contrasting functional groups (grasses, legumes and forbs) on the RPE. The plants were grown for 221 days in a ^{13}C-depleted atmosphere in order to obtain plant labeling to separate plant respiration from mineralization of organic matter in the soil. The effect of species identity on RPE is assessed through their foliar and root traits in relation to resource strategies (exploitation or conservation). Our results confirm that species identities control RPE. Plants species from the resource-acquisitive part of the traits spectrum, with high values of respiration rate, specific leaf area, specific root length, and leaf nitrogen content and *a contrario* low values of foliar dry matter content and foliar nitrogen carbon ratio, induce a high RPE. And *vice versa* for species with conservation strategy. Forbs induce significantly higher RPE than the other functional groups in cumulative value. In the spring, legumes with a higher root-specific length than other species induce a greater RPE than forbs.

Mots clefs : Rhizosphere Priming Effect, traits fonctionnels, stratégies d'acquisition et de conservation des ressources, groupes fonctionnels