



HAL
open science

Manteau neigeux et pratiques agricoles - Impacts sur le fonctionnement biogéochimique des prairies subalpines

Jean-Christophe Clément

► **To cite this version:**

Jean-Christophe Clément. Manteau neigeux et pratiques agricoles - Impacts sur le fonctionnement biogéochimique des prairies subalpines. Biodiversité et Ecologie. Université de Grenoble, 2012. tel-01684052

HAL Id: tel-01684052

<https://hal.science/tel-01684052>

Submitted on 15 Jan 2018

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.



Mémoire
En vue d'obtenir
L'HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES (BIOLOGIE)

**Manteau neigeux et pratiques agricoles
Impacts sur le fonctionnement biogéochimique des prairies
subalpines**

Présenté à
L'Université de Grenoble, Université Joseph Fourier

Par

J.C. Clément

Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR CNRS 5553
Université Joseph Fourier, BP 53
38041 Grenoble Cedex 9, France
jean-christophe.clement@ujf-grenoble.fr

Soutenance le 19 octobre 2012 à 10h, Salle André Rassat, UFR Chimie-Biologie

Composition du Jury :

Pr. Christiane Gallet – Laboratoire d'Ecologie Alpine, Univ. De Savoie - Examineur
Dr. Eric Garnier – Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Montpellier - Examineur
Dr. Sandra Lavorel – Laboratoire d'Ecologie Alpine, CNRS/Univ. Grenoble 1 - Examineur
Pr. Pierre Marmonier - Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, Univ. Lyon 1 - Rapporteur
Pr. Yvan Moëgne-Loccoz – Laboratoire d'Ecologie Microbienne, Univ. Lyon - Rapporteur
Dr. Franck Poly – Laboratoire d'Ecologie Microbienne, Univ. Lyon – Rapporteur

Avant-Propos

A quoi sert l'Habilitation à Diriger des Recherches? Voilà une question qui vient immédiatement à l'esprit lorsqu'on entend parler de ce diplôme pour la première fois. Cette HDR permet de devenir autonome dans l'encadrement de ses propres thésards, d'accéder à la qualification au poste de Professeur des Universités pour pouvoir y concourir, et parfois même d'être le porteur officiel de ses propres projets. A mon sens, ce diplôme ultime a aussi un petit quelque chose du Baccalauréat et du diplôme de Maîtrise encore parfois délivré aux étudiants bac+4 du système LMD. En effet, comme le Bac, il ne donne pas accès à grand-chose, sauf au droit d'encadrer officiellement ses doctorants, mais il est indispensable pour évoluer dans sa carrière. Comme le diplôme de Maîtrise, il est une réminiscence d'un ancien système (thèse de 3^{ème} cycle et thèse d'Etat) que notre institution n'a pas réussi à complètement oublier. Enfin, l'HDR peut aussi entraîner un dédoublement de personnalité chez les plus fragiles, car enfin comment comprendre et faire comprendre que l'on se retrouve à la fois enseignant du Supérieur et étudiant ? J'ai essayé de l'expliquer au guichet du cinéma...sans succès!

Bref, face à cet état de faits, certains MCF espèrent secrètement une abrogation de ce diplôme, certains préfèrent l'ignorer, d'autres s'inscrivent mais repoussent chaque année l'échéance en repayant des droits d'inscription, et d'autres enfin se jettent à l'eau. C'est ce que j'ai choisi de faire mais il faut alors apprendre à nager car bien d'autres questions se bousculent : comment s'inscrire? Qui autorise cette inscription? En quoi cela consiste-t-il? Quel en est le contenu? Le format? Comment constituer le jury? Quel sont les délais? Et on s'aperçoit très vite qu'aucune règle claire et universelle n'existe ; chaque université, et même chaque composante ou UFR, possède ses propres règles, parfois strictes, parfois plus souples.

Une fois lancé, le mieux est certainement de considérer l'HDR comme un exercice de style qui peut permettre de faire le point sur un ensemble de travaux pour leur donner de la cohérence. C'est ce que j'ai tenté de faire ici et, pour cela, j'ai dû faire des choix. Certaines de mes activités de recherche ne seront pas abordées, ni certains projets auxquels j'ai participé ou que j'ai dirigé. Pourtant, je ne les considère pas avec moins d'intérêt et peut-être en parlerais-je lors de mon exposé oral.

Dans ce manuscrit, l'emploi du "je" fut difficile et rare car les travaux présentés ici sont en réalité le résultat de nombreuses collaborations sans lesquelles rien n'aurait été possible. Je tiens donc à remercier d'abord Sandra Lavorel pour m'avoir accueilli dans son équipe de recherche et laissé participer à de nombreux projets. Merci aussi aux membres passés ou présents de cette équipe (Philippe, Wilfried, Christiane, Roberto, Karl, Jean-Marc, Sébastien, Marie-Pascale, Cindy, Bruno, Irène, Serge, Jacky, Bello, Lucile) de m'avoir tous aidé, à un moment ou à un autre, au cours de mes activités de recherche au LECA. Je n'oublie pas non plus les membres des autres équipes (Pierre, Christian, Ludovic, Carole, Eric, François, Christelle, Delphine, Laurence, Stéphane, Muriel, Michel,

Patrick, Armelle, Sylvie, Olivier, Stéphane, Bernard et Rolland) avec qui d'autres activités de recherche ou d'enseignements se sont développées. Sans les personnels administratifs et techniques du LECA, ou de la Station Alpine, beaucoup des travaux présentés ici n'auraient même pas existés ; merci donc à Olivier, Florence, Thierry, Nancy, Kim, Pascal, Amandine et Richard pour leur aide logistique sans faille.

Un très grand merci aussi, et surtout, aux bras armés de nos projets ; sans eux pas de recherche ni de laboratoire. Je pense bien sûr d'abord aux étudiants que j'ai encadré en thèse (Nicolas, Jonathan et Federico) et en Master (Romain, Sandrine, Charlotte, Hayley, Mathieu, Gabriel, Raphael, Mason), mais aussi à ceux avec qui j'ai simplement collaboré (Cécile, Pénélope, Hanna, Flore, Florence, Lucie, Tarafa, Claire, Bahar, Sophie, Julien, Pierre, Coline, Maud, Emilie, Wasim). Merci aussi aux post doctorants avec lesquels les échanges furent souvent riches et fructueux (Matt, Patrick, Fabrice, Francesco, Marie-Lise), ils ont été souvent de véritables forces motrices pour notre équipe.

Je souhaite aussi remercier les collègues d'autres structures de recherche avec qui j'ai pu collaborer sur des projets passés ou présents au cours de la période 2005-2012: Florent, Joël et Samuel (GGE et CEN) ; Franck, Xavier, Thomas, Maxime et Amélie (LEM) ; Richard et Catherine (Lancaster Univ.) ; Philippe, Servane, Sylvain et Emmanuelle (EVA) ; Jean (LTHE) ; Pierre (LEHNA) ; Gilles (ECOBIO) ; Stéphane (ONEMA) ; Claudine (SAD) ; Patrick (SAS) ; Ulrike, Michael, Georg, Klaus et Ute (Innsbruck Univ.) ; Erika, Christian et Nicole (Basel Univ.) ; Salvador (Barcelona Univ.) ; Michael et Eva (Munich Univ.) ; Joan, Beth et Manisha (Rutgers Univ.) ; Peter et Junu (Princeton Univ.).

Merci, évidemment, aux membres du jury (Christiane, Sandra, Pierre, Frank, Eric et Yvan) d'avoir accepté d'y participer et, pour trois d'entre eux, de rapporter ce manuscrit.

Merci enfin à Gwenaëlle de m'avoir soutenu et d'avoir relu ce texte aux phrases souvent trop longues et pleines de jargon. J'espère que le résultat final sera plus digeste pour les courageux qui le liront.

Pour terminer, petite mention spéciale à Gabrielle, 6 ans et demi et en CP, qui illumine toutes mes journées même si parfois j'ai beaucoup de mal à travailler à la maison ;)

SOMMAIRE

1. Déroulement de carrière	P5
2. Expériences professionnelles	P5
3. Formation	P5
4. Domaines d'expertise	P5
5. Publications	P6
6. Conférences et Communications	P9
7. Encadrements	P10
8. Enseignements	P11
9. Projet de Recherche	P12
10. Memberships, Distinctions et autres activités Scientifiques	P12
11. Relations avec le monde socio-économique	P13
12. Responsabilités Administratives	P13
13. Contexte général de mes travaux	P14
Partie 1 : Neige – Fonte et apports de nutriments azotés	P20
Partie 2 : Fonctionnement des prairies agricoles subalpines et diversités fonctionnelles végétale et microbienne	P39
14. Conclusion Générale et Perspectives	P54
15. Références	P57

JEAN-CHRISTOPHE CLEMENT
Maître de Conférences
NUMEN 08S0528441PYR

Né le 29/08/1972
Nationalité Française
Marié, 1 enfant

Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR CNRS 5553
Université Joseph Fourier, BP 53
38041 Grenoble Cedex 9, France
☎: (33)-04-76-51-45-43. Fax: (33)-04-76-51-42-79
jean-christophe.clement@ujf-grenoble.fr

19 Chemin du Chapitre
38100 Grenoble
☎ 06.28.05.46.86

<http://www.researcherid.com/rid/C-8589-2011>

1- Déroulement de Carrière

Biogéochimiste de formation, ma thématique de recherche concerne l'étude de la régulation des flux de nutriments dans le paysage. Plus particulièrement, je m'intéresse à la dynamique de l'azote (N) à différentes échelles spatiales (du m² au bassin versant) et à ses interactions avec d'autres variables biotiques et abiotiques (pratiques agricoles, diversité et dynamique végétale, climat, hydrologie, autres cycles biogéochimiques).

Après mon doctorat à l'Université de Rennes I en 2001, j'ai travaillé 4 ans aux Etats-Unis en tant que Chercheur Associé puis Assistant Professeur.

Depuis 2005, je suis Maître de Conférences au LECA où j'ai adapté mes activités de recherche et d'enseignement au contexte local dominé par les écosystèmes de montagne.

2- Expériences Professionnelles

2012-13 – Délégation CNRS	Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553 CNRS/UJF
Depuis Sept. 2005 – Maître de Conférences	Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553 CNRS/UJF Classé A ⁺ par l'AERES en 2010 Equipe "FYSE" (Classée A ⁺ par l'AERES en 2010)
2005 - Visiting Assistant Professor	Biology Dept., West Virginia University Morgantown, WV 26506, USA
2001-2004 - Research Associate	Dept. Ecology, Evolution & Natural Resources Rutgers University, New Brunswick, NJ 08901, USA Princeton University, NJ, USA
2001 – Ingénieur de recherche	S.A.G.E. Vilaine, France

3- Formation

Oct. 2012 – Habilitation à Diriger des Recherches	UFR CHIMIE-BIOLOGIE Université Grenoble 1, Grenoble 38041, France
1998-2001 – Doctorat en Biologie	ECOBIO, UMR 6553 Université de Rennes, Rennes 35042, France (Directeur de thèse: Dr. G. Pinay, CNRS) Bourse Européenne
1997 - DEA en Sciences Environnementales	Université d'Orléans et INAP-G, France Bourse INRA et CNRS
1996 – Maîtrise en Chimie et Biologie Végétale	Université de Rennes, France Bourse Ministère

4- Domaines d'expertise

Cycle de l'azote	➤ Sciences du sol	➤ Dénitrification
Ecologie des Zones Humides	➤ Hydrologie et Qualité de l'eau	➤ Dynamique de la végétation
Déposition atmosphérique	➤ Diversité fonctionnelle	➤ Isotopie stable

Articles de Rang A

Nb de références Web of Science = 20 (dont 1 proceedings), Nb citations = 581, H-index = 11, Impact Factor de 1.6 à 5.8

- 1- Grigulis K., Lavorel S., Krainer U., Legay N., Baxendale C., Dumont M., Kastl E., Arnoldi C., Bardgett R., Poly F., Pommier T., Schloter M., Tappeiner U., Bahn M. & Clement J.C. 2012. *Relative contributions of plant traits and soil microbial properties 1 to mountain grassland ecosystem services*. **Journal of Ecology**. (IF=5.04, 17/131 in Ecology). **In Press**
Commentaire: Premier article du Work Package 3 que j'ai coordonné dans le cadre du projet VITAL. A partir d'un jeu de données conséquent et d'une approche statistique adaptée, nous avons validé à grande échelle des relations entre traits végétaux et microbiens d'une part et fonctions des écosystèmes prairiaux d'autre part.
- 2- Saccone P., Morin S., Baptist F., Bonneville J.M., Colace M.P., Domine F., Faure M., Geremia R., Lochet J., Poly F., Lavorel S. & Clément J.C. 2012. *The Effects of snowpack properties on litter decomposition during winter in subalpine meadows*. **Plant & Soil**. (IF=2.7, 2/33 Soil Science). DOI 10.1007/s11104-012-1307-3.
Commentaire: Premier article du projet NEVE que j'ai coordonné et qui a permis de faire travailler ensemble des écologues du LECA, des microbiologistes du LEM (Lyon) et des nivologues du LGGE (Grenoble). La décomposition des litières sous le manteau neigeux subalpin a été suivie à forte résolution temporelle au cours de l'hiver. Au-delà de la quantité de neige, c'est aussi la qualité du manteau neigeux qui contrôle le bilan thermique au niveau du sol et qui influence le turn-over de la matière organique. Un second article sur les activités microbiennes du cycle de l'azote (nitrification et dénitrification) est en préparation.
- 3- Baptist F., H. Secher-Fromell, F. Viard-Cretat, I. Aranjuelo, J.C. Clement, A. Creme, M. Desclos, P. Laine, S. Nogues & S. Lavorel. 2012. *Carbohydrate and nitrogen stores in Festuca paniculata under mowing explain dominance in subalpine grasslands*. **Plant Biology**. (IF=2.4, Rank=54/190 in Plant Sciences). **In press**.
Commentaire: Cet article montre l'évolution temporelle des stocks d'azote et de carbone chez *Festuca paniculata*, graminée dominante des prairies subalpines acides où la fauche est abandonnée. Ces teneurs, ainsi que les caractéristiques du sol (humidité, nitrate, ammonium), ont été mesurées et comparées pour des prairies fauchées ou abandonnées. Il en ressort que la fauche limite la croissance de la fétuque en diminuant à terme la disponibilité de l'azote à la fois dans le sol et dans les réserves de la plante.
- 4- Taberlet P., S. Prud'homme, E. Campione, J. Roy, C. Miquel, W. Shehzad, L. Gielly, D. Rioux, P. Choler, J.C. Clément, C. Melo de Lima, F. Pompanon, E. Coissac. 2012. *Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies*. **Molecular Ecology** (IF=5.52, 8/131 in Ecology, 47/289 in Biochemistry & Molecular Biology). 21 (8): 1816-1820.
Commentaire: Cet article est issu d'un projet interne au LECA qui visait à tester une nouvelle méthode d'échantillonnage et d'extraction d'ADN du sol en vue d'un métabarcoding permettant d'accéder à l'ensemble des espèces. Les sols utilisés proviennent de quatre communautés végétales distinctes de la zone du Galibier (Roche Noire). J'ai analysé ces sols pour en décrire les caractères physico-chimiques généraux. Ma contribution à la rédaction a consisté en la préparation du tableau synthétisant les résultats collectés. Nous avons bon espoir que cet article soit très largement cité à l'avenir
- 5- Clément J.C., T.M. Robson, Guillemain R., Saccone P., Lochet J., Aubert A. & S. Lavorel. 2012. *The effects of snow-N deposition and snowmelt dynamics on soil N-cycling in marginal terraced grasslands in the French Alps*. **Biogeochemistry** (IF=3.1, 35/205 in Environmental Sciences). 108 :297-315.
Commentaire: Cet article présente les résultats d'une étude sur la dynamique du manteau neigeux subalpin à la sortie de l'hiver et sur son impact sur le recyclage de l'azote dans ces sols. Il s'appuie sur les travaux d'un Master 2 UJF (R. Guillemain) que j'ai dirigé, ainsi que sur les analyses d'un doctorant UJF (J. Lochet) que j'ai co-encadré. Je suis premier auteur car j'ai rédigé l'article.
- 6- Shrestha J., J.C. Clément, J.G. Ehrenfeld & P.R. Jaffé. 2011. *Effects of vegetation removal and urea application on Iron and nitrogen redox chemistry in riparian forested soils*. **Water, Air & Soil Pollution**. (IF=1.62, 24/78 in Water Resources). 220:213-223.
Commentaire: Cet article est issu de mes travaux de post-doc au cours duquel j'ai co-encadré la doctorante qui est premier auteur. Je suis second auteur car j'avais rédigé et soumis une première version de cet article en 2006. Après rejet, celui-ci a été transformé par la doctorante qui y a intégré de nouvelles données. Il fait suite à un autre article publié en 2007 et présente cette fois des résultats de terrain appuyant la thèse d'une nitrification anaérobie liée au cycle du fer.
- 7- Mouhamadou B., C. Molitor, F. Baptist, L. Sage, J.C. Clément, S. Lavorel, A. Monier & R. A. Geremia. 2011. *Differences in fungal communities associated to Festuca paniculata roots in subalpine grasslands*. **Fungal Diversity**. (IF=4.8, 2/24 in Mycology). 47: 55-63. DOI: 10.1007/s13225-011-0091-3.
Commentaire: Cet article est issu de travaux récents sur l'impact de la fauche des prairies à Fétuque sur le cortège fongique qui les accompagnent. Nous soupçonnons les endophytes de la fétuque de produire des alcaloïdes qui limitent la présence d'autres espèces végétales. J'ai contribué à l'échantillonnage et à la rédaction.
- 8- Amoroso A., F. Domine, G. Esposito, S. Morin, J. Savarino, M. Nardino, M. Montagnoli, J.M. Bonneville, J.C. Clément, A. Ianniello & H.J. Beine. 2010. *Microorganisms in dry polar snow are involved in the exchanges of reactive nitrogen species with the atmosphere*. **Environmental Science & Technology** (IF=5.2, 3/45 in Engineering/Environmental). 44: 714-719.
Commentaire: Cet article est issu d'une collaboration avec le LGGE qui possédait des données suggérant l'émission de gaz azotés par des activités biologiques dans le manteau neigeux. J'ai participé très activement à la rédaction de la partie « biologie » de l'article.

- 9- Robson T.M., F. Baptist, J.C. Clément & S. Lavorel. 2010. *Past and current land use in subalpine grasslands affect N cycling via changes in plant community and soil microbial uptake dynamics*. **Journal of Ecology** (IF=5.04, 17/131 in Ecology). 98: 62-73.
Commentaire : Cet article est issu des travaux de post-doctorat de M. Robson avec qui j'ai beaucoup collaboré. Il présente la dynamique du cycle de l'azote en été dans les prairies subalpines. L'outil isotopique a été indispensable dans ce travail afin de tracer l'azote et de le quantifier dans tous les compartiments (sol, microorganismes, végétation). F. Baptist était une doctorante qui fit appel à mes compétences pour la mesure de la biomasse microbienne des sols. J'ai participé significativement à la rédaction.
- 10- de Bello F., W. Thuiller, J. Lepš, P. Choler, J.C. Clément, P. Macek, M. T. Sebastiá & S. Lavorel, 2009. *Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence*. **Journal of Vegetation Science**. (IF=2.8, 3/59 in Forestry) 20: 475-486.
Commentaire : Cet article fait suite à un journal club initié par F. de Bello, post-doctorant italien très prolifique avec qui j'ai partagé mon bureau. Loin d'être un spécialiste de cette thématique, j'ai été sollicité pour apporter mes commentaires de "candid" sur les différentes versions de cet article.
- 11- Baptist F., L. Zinger, J.C. Clément, C. Gallet, R. Guillemain, J.M.F. Martins, L. Sage, B. Shahnava, P. Choler & R. Geremia, 2008. *Tannin impacts on microbial diversity and the functioning of alpine soils: a multidisciplinary approach*. **Environmental Microbiology** (IF=5.8, 14/112 in Microbiology) 10: 799-809.
Commentaire : Cet article est issu d'une ANR blanche au cours de laquelle j'ai dirigé un Master 2 (R. Guillemain) sur des expérimentations et apporté mon expertise sur l'analyse des résultats sur l'azote aux 2 doctorantes qui sont en tête de liste. Enfin, j'ai rédigé les sections concernant le cycle de l'azote.
- 12- Lefebvre S., J.C. Clément, G. Pinay, C. Thenail & P. Marmonier, 2007. *¹⁵N-Nitrate signature in low-order streams: a multi-scale integration of land-cover and agricultural practices*. **Ecological Applications** (IF=5.1, 10/205 in Environmental Sciences and 14/131 in Ecology). 17 (8) 2333-2346.
Commentaire : Cet article fait suite à une collaboration avec S. Lefebvre qui était doctorant et que j'ai formé à la mesure de l'abondance naturelle des isotopes stables de l'azote dans les eaux douces. Nous avons utilisé ce signal isotopique dans les eaux de surface comme marqueur des activités agricoles à l'échelle d'un bassin versant. J'ai contribué très significativement à la rédaction.
- 13- Robson T. M., S. Lavorel, J.C. Clément & X. Le Roux, 2007. *Neglect of mowing and manuring leads to slower nitrogen cycling in subalpine grasslands*. **Soil Biology & Biochemistry** (IF=3.5, 1/33 in Soil Science). 39: 930-941.
Commentaire : Cet article est issu des travaux de post-doctorat de M. Robson avec qui j'ai beaucoup collaboré. Il présente les évolutions du cycle de l'azote dans les sols subalpins en réponse aux changements d'utilisation des terres agricoles. J'ai participé significativement à la rédaction.
- 14- Clément J.C., J. Shrestha, J.G. Ehrenfeld & P.R. Jaffé. 2005. *Ammonium oxidation coupled to dissimilatory reduction of iron under anaerobic conditions in wetlands soils*. **Soil Biology & Biochemistry** (IF=3.5, 1/33 in Soil Science). 37: 2323-2328.
Commentaire : Cet article est issu de mes travaux de post-doc au cours duquel j'ai co-encadré techniquement une doctorante qui est ici seconde auteur. Il présente, pour la première fois, des résultats expérimentaux appuyant l'hypothèse d'une activité nitrifiante anaérobie liée au cycle du fer dans des sédiments de sols hydromorphes. Cet article a été cité entre autres dans Nature Geoscience, Nature Reviews Microbiology.
- 15- Hefting, M., J.C. Clément, P. Bienkowski, D. Dowrick, C. Guénat, A. Butturini, S. Topa, & G. Pinay. 2005. *The role of vegetation and litter in the nitrogen dynamics of riparian buffer zones in Europe*. **Ecological Engineering** (IF=3.1, 12/45 in Engineering/Environmental) 24: 465-482.
Commentaire : Cet article est issu du projet Européen dans lequel s'intégraient mes travaux de thèse. Il s'agit d'une comparaison du rôle des litières végétales en zones humides riveraines dans la rétention de l'azote dans des sols hydromorphes répartis en Europe. J'ai contribué significativement à la rédaction.
- 16- Hefting M., J.C. Clément, D. Dowrick, A. C. Cosandey, S. Bernal, C. Cimpian, A. Tatur, T. P. Burt, & G. Pinay. 2004. *Water table elevation controls on soil nitrogen cycling in riparian wetlands along a European climatic gradient*. **Biogeochemistry** (IF=3.1, 35/205 in Environmental Sciences) 67:113-134.
Commentaire : Cet article est issu du projet Européen dans lequel s'intégraient mes travaux de thèse. Il présente une méta-analyse des résultats obtenus sur les liens entre fonctionnement hydrologique et recyclage de l'azote en zone humide de fonds de vallées. J'ai contribué très significativement à la rédaction. Ce travail est largement référencé (>60).
- 17- Clément J.C., R.M. Holmes, B. Peterson & G. Pinay, 2003. *Isotopic investigation of denitrification in a riparian ecosystem in northwest France*. **Journal of Applied Ecology** (IF=5.04, 16/131 in Ecology). 40 (6): 1035-1048.
Commentaire : Cet article est issu de mes travaux de thèse. J'ai collaboré avec des chercheurs du Woods Hole Ecosystems Laboratory pour maîtriser la technique d'extraction et de mesure du $\delta^{15}\text{N}$ dans les eaux de nappes à faibles concentrations. Cette méthode nous a permis de démontrer que la dénitrification était bien le processus responsable de la disparition des nitrates sur nos sites d'étude bretons.
- 18- Clément J.C., L. Aquilina, O. Bour, K. Plaine, T. Burt & G. Pinay, 2003. *Hydrological flowpaths and nitrate removal within a riparian floodplain along a 4th order stream in Brittany (France)*. **Hydrological Processes** (IF=2.5, 6/78 in Water Resources) 17: 1177-1195.
Commentaire : Cet article est issu de mes travaux de thèse sur le fonctionnement hydrologiques de zones humides riveraines et son implication dans la rétention des pollutions azotées diffuses d'origine agricole. Lors de ce travail j'ai co-encadré une étudiante de DEA sur les mesures de battements de nappes et sur leur cartographie. Ce travail est largement référencé (>40)

- 19- Sabater S., A. Butturini, J.C. Clément, T. Burt, D. Dowrick, M. Hefting, V. Maitre, Pinay G., C. Postolache, M. Rzepecki & F. Sabater, 2003. *Nitrogen removal by riparian buffers along a European climatic gradient: patterns and factors of variation*. **Ecosystems** (**IF=3.5, 30/131 in Ecology**) 6: 20-30.
Commentaire : Cet article est issu du projet Européen dans lequel s'intégraient mes travaux de thèse. Il présente une méta-analyse de la variance des capacités tampons des zones rivulaires le long d'un gradient climatique européen. J'ai contribué très significativement à la rédaction. Ce travail est largement référencé (>80).
- 20- Clément J.C., G. Pinay & P. Marmonier, 2002. *Seasonal dynamics of denitrification along topohydrosequences in three different riparian wetlands*. **Journal of Environmental Quality** (**IF=2.3, 61/205 in Environmental Sciences**) 31: 1025-1037.
Commentaire : Cet article est issu de mes travaux de thèse. Il présente une étude approfondie des variations spatiales et temporelles de la dénitrification dans trois zones humides rivulaires se distinguant par leur végétation. Ce travail est largement référencé (>80).
- 21- Pinay G., J.C. Clément & R. J. Naiman, 2002. *Basic principles and ecological consequences of changing water regimes on nitrogen cycling in fluvial systems*. **Environmental Management** (**IF=1.74, 90/205 in Environmental Sciences**) 30 (4): 481-491.
Commentaire : Cet article est une review écrite avec deux des meilleurs chercheurs de cette thématique. J'ai contribué activement à la rédaction. Ce travail est largement référencé (>50).
- 22- Burt T.P., G. Pinay, F.E. Matheson, N.E. Haycock, A. Butturini, J.C. Clément, S. Danielescu, D.J. Dowrick, M.M. Hefting, A. Hillbricht-Ilkowska & V. Maitre, 2002. *Water table fluctuations in the riparian zone: Comparative results from a pan-European experiment*. **Journal of Hydrology** (**IF=2.7, 4/78 in Water Resources**) 265: 129-148.
Commentaire : Cet article est issu du projet Européen dans lequel s'intégraient mes travaux de thèse. Il présente une méta-analyse de la variabilité des comportements hydrologiques de zones rivulaires le long d'un gradient climatique européen. J'ai contribué activement à la rédaction. Ce travail est largement référencé (>50).

Soumis

- 23- Benot M.L., Saccone P., Reydet E., Vicente R., Colace M.P., Grigulis K., Clément J.C. & Lavorel S. *Management, not summer climate manipulation, drives changes in biodiversity and functioning of a subalpine grassland*. **Oecologia** (3.5, 30/130 Ecology) ; Revised version submitted.
- 24- Binet MN, Sage L, Malan C, Clément J.C., Redecker D, Wipf D, Geremia R, Lavorel S, Mouhamadou B. *Effects of mowing on fungal endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi in subalpine grasslands*. **Plant and Soil**. Major revisions.

Proceedings et Publications de Rang B

- 1- Pinay G. & J.C. Clément, 2003. *Le rôle des ripisylves dans la régulation des pollutions azotées*. **Forêt Méditerranéenne**. t. XXIV, 3: 291-296.
- 2- Aquilina L., J.C. Clément, O. Bour, K. Plaine, G. Pinay, G. Gruau & Dia A. 2001. *Evaluation of the role of a wetland (Pleine-Fougères, Brittany-France) in the control of the nitrate fluxes through a coupled hydrogeologic and hydrochemical approach*. In R. Cidu Proc. (Swets and Zeitlinger Eds) **10th Water-Rock Interaction International Symposium**. 2 : 1031-1034 (**indexé sur ISI**).
- 3- Pinay G., J.C. Clément & H. Décamps, 2000. *Role of riparian zones in regulating nitrogen diffuse pollutions: Capacities and limits*. **Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France**. 86 (7): 85-95.
- 4- Pinay G., J.C. Clément & M. Trémolières, 1999. *Rôle des ripisylves dans la régulation des pollutions azotées diffuses*. **Actes de l'A.I.C.E.F.**, Conférence : "La Forêt source d'équilibre ?" 25-26 Nov. 1999, Dijon. pp 110-117

Ouvrages Scientifiques édités et Rapports d'activités

1. Clément J.C., 2001. *Les Zones Humides de Fonds de Vallée et la Régulation des Pollutions Azotées Diffuses*. **Mémoire de Doctorat** de l'Université des Sciences de Rennes 1
2. Clément J.C. 2001. *Guide d'Orientation Méthodologique pour l'Inventaire des Zones Humides sur le Bassin de la Vilaine*. **S.A.G.E. Vilaine**
3. Pinay G., J.C. Clément, C. Regimbeau & O. Troccaz. 2000. *Influence de la structure du paysage et des zones humides de bas-fonds sur les flux d'azote en bassin versant agricole*. Rapport final **Bretagne Eau Pure 2** (Volet 2, Groupe 1)
4. Pinay G., J. Bidois, J.C. Clément, P. Durand, C. Regimbeau & O. Troccaz. 2000. *Zones humides ripariennes et régulation des flux d'azote* » in **TY-FON: Typologie fonctionnelle des zones humides de fonds de vallée en vue de la régulation de la pollution diffuse**. **PNRZH** : 43-50
5. Clément J.C., 1997. *Capacités Tampons des Zones Humides de Bas-fonds sous Différents couverts Végétaux et sous Différentes entrées de Nutriments*. **Mémoire de DEA** Université d'Orléans

Vulgarisation

2010. **France Inter**. « La tête au carré » de Mathieu Vidard. Visite à La station Alpine Joseph Fourier, au Col du Lautaret. Reportage de Brigitte Patient. 10 juin 2010. <http://sites.radiofrance.fr/franceinter/em/lateteaucarre/index.php?id=92360>

Articles en préparation

1. Legay N, Grassein F, Personeni E, Bataillé MP, Robson TM, Lavorel S & Clément JC : *Nitrogen uptake competition after snowmelt between plant and soil communities in subalpine grasslands*.
2. Legay N. et al. *Linking aboveground and belowground plant traits to microbial community at the field scale*.
3. Grassein F., Legay N., Lainé P., Arnoldi, C. Lavorel S., Segura. R. & J.C. Clément. *The leaf economic spectrum captures the whole plant functioning of species*.
4. Roy J, Albert C H, Ibanez S, Saccone P, Zinger L, Choler P, Clément J.C., Lavergne S, Geremia R A. *Alpine cushion plant as ecosystem engineers: new insights from microbial diversity*.
5. Thébault A., Ibanez S., Clément J.C., Roy J., Géréma R., Pérez C. A., Faugeron S., Estienne Y., Buttler A. & S. Lavorel. *Nitrogen limitation at treeline in the Darwin Cordillera, Tierra del Fuego, Chile*.
6. Obojes et al. *Climate versus vegetation controls on the water balance of mountain grasslands across the Alps*.
7. Inauen N. et al. *Biocatch*.
8. Monteil. C. et al. *Pseudomonas syringae*. *Environmental Microbiology*

6- Conférences & Communications

1. C. Baxendale, R. Bardgett, N. Legay, U. Krainer, S. Lavorel, K. Grigulis, M. Bahn, J.C. Clément, M. Schloter, F. Poly, U. Tappeiner. The role of aboveground and belowground plant traits in driving microbial abundance and activity. **Joint Meeting of British Ecological Society, the Biochemical Society and the Society of Experimental Biology**. London, UK, 8-10 October 2012, *Talk*.
2. S. Lavorel, K. Grigulis, U. Krainer, N. Legay, C. Turner, M. Dumont, E. Kastl, C. Arnoldi, R. Bardgett, F. Poly, T. Pommier, M. Schloter, U. Tappeiner, M. Bahn, & J.-C. Clément*. How plant functional traits cascade to microbial function and ecosystem services in mountain grasslands. **European Geosciences Union - General Assembly 2012**. Vienna, AU, 22-27 April 2012, *Talk* (* = speaker).
3. N. Legay, S. Lavorel, E. Personeni, MP. Bataillé, TM. Robson, & J.C. Clément. Temporal variation in the nitrogen uptake competition between plant community and soil microbial community. **European Geosciences Union - General Assembly 2012**. Vienna, AU, 22-27 April 2012, *Poster*.
4. Arnoldi C., Colace M.P. & J.C. Clément. Le plateau technique « Analyses environnementales » du LECA. **Journée Ateliers « Sols » de l'OSUG**. Grenoble, FR 30 mars 2012. *Talk*.
5. Clément J.C. *Zone Atelier Alpes - Dynamiques couplées des écosystèmes de montagne, de leurs usages et du climat*. **1^{er} Colloque des Zones Ateliers CNRS**. Rennes, FR, 4-7 Oct. 2011, *Talk*.
6. Lochet J., H. Jones, Delorme S., Clément J.C. & Lavorel S. *Land use effects on evapotranspiration of subalpine grasslands*. **1^{er} Colloque des Zones Ateliers CNRS**. Rennes, FR, 4-7 Oct. 2011, *Poster*.
7. Legay N., Clément J.C., Poly F., Pommier T., Kastl E & S. Lavorel. *Chemical vs. structural root traits as drivers of the microbial traits in grasslands*. **1^{er} Colloque des Zones Ateliers CNRS**. Rennes, FR, 4-7 Oct. 2011, *Poster*.
8. Benot M.L., Saccone P., Grigulis K., Reydet E., Vicente R., Clément J.C. & S. Lavorel. *Resistance of a subalpine grassland after two years of seasonal climate change and an extreme event*. **54th Symposium of the International Association for Vegetation Science**. Lyon, FR, 20-24 June 2011. *Talk*
9. Saccone P., Collomb C., Geremia R., Bonneville J.M., Domine F., Poly F. & J.C. Clément. *Effects of snow depth on litter decomposition from contrasted plant species in subalpine meadows*. **54th Symposium of the International Association for Vegetation Science**. Lyon, FR, 20-24 June 2011. *Talk*
10. Obojes, N., Bahn, M., Tasser, E., Inauen, N., Hiltbrunner, E., Saccone, P., Clément, J.C., Lavorel, S., Tappeiner, U. & Körner, C. *Plant functional diversity effects on water balance in mountain grasslands across the Alps*. **International GMBA-DIVERSITAS conference "Functional significance of mountain biodiversity"**. Chandolin, CH, 27-30 July 2010. *Talk*
11. Lochet J., H. Jones, Delorme S., Clément J.C. & Lavorel S. *Land use effects on evapotranspiration of subalpine grasslands*. **International GMBA-DIVERSITAS conference "Functional significance of mountain biodiversity"**. Chandolin, CH, 27-30 July 2010. *Poster*
12. Clément J.C. & P. Lamarque. *VITAL - Ecosystem service provision from coupled plant and microbial functional diversity in managed grasslands*. **First BiodiversA Project Leader's Workshop**. Lisbon, Portugal, 21-22 Sept. 2009. *Talk*.
13. Clément J.C., S. Aubert & S. Lavorel. *Climate & land-use changes impacts on water resources & plant diversity in mountains*. **US-France Young Engineering Scientists Symposium 2007**. Washington D.C., USA, 22-24 Oct. 2007. *Talk*
14. Cécillon L., Clément J.C., R. Denoits, Campbell M, Aubert S. & S. Lavorel. *Application SPIR dans le projet BioCatch : Influence des pratiques pastorales sur la qualité de la matière organique du sol*. **6^{èmes} Rencontres HélioSPIR : La spectroscopie proche infrarouge en Sciences du Sol**. Grenoble, France, 25-26 Oct. 2007. *Talk*
15. Clément J.C, Robson T. M. & S. Lavorel. *$\delta^{15}N$ natural abundances highlight mechanisms behind changes in functional composition of plant communities in adjacent subalpine grasslands under contrasting management regimes*. **The British Ecological Society**. Glasgow, England, 10-12 Sept. 2007. *Poster*
16. Marmonier P., Lefebvre S., Clément J.C., Pinay G., Thenail C. & P. Durand. *Signature isotopique du nitrate en ^{15}N dans des petits cours d'eau : Intégration à plusieurs échelles de l'utilisation des terres*. **50^{ème} Congrès Association Française de Limnologie**, Toulouse, 13-15 November 2007. *Talk*
17. Walbridge M. R. , Huang X., Frederick H., Dress W., McGoff N., McGroddy M., Kelly S., Navaratnam J., Whitmire S. & J.C. Clément. *The Biogeochemistry of Floodplain Forests in the Southern United States*. **The Society of Wetlands Scientists 27th International Conference**. Cairns, Australia, 9-14 July 2006. *Talk*
18. Pinay G., T.P. Burt, M.M. Hefting, S. Sabater & J.C. Clément. *The hydroecology of riparian buffer zones: lessons from a pan-European study*. **HydroEco'2006**. Karlovy Vary, Czech Republic, 11-14 September 2006. *Talk*
19. Gallet C., F. Baptist, M. Buffet, P. Choler, J.C. Clément, R. Geremia, R. Guillemin, J. Martins., L. Sage, B. Shahnnavaz & L. Zinger. *Alpine soil properties are influenced by from *Dryas octopetala* tannins*. **XXIIIth International Conference on Polyphenols**. Winnipeg, Canada, 22-25 Aout 2006. *Talk*
20. Guillemin R., J.C. Clément, M.T. Robson & S. Lavorel. *Déposition atmosphérique et dynamique de l'azote dans les écosystèmes subalpins*. **VIII^{ème} Journées de l'Ecologie Fonctionnelle**. Nouan-le-Fuzelier, France, 6-9 Mars 2006. *Poster*.
21. S. Yu, J.C. Clément & J. G. Ehrenfeld. *Dynamics of Soil Nitrogen Cycling Affected by Moisture Levels in Wetlands of the New Jersey Pinelands (USA): a laboratory incubation experiment*. **ASA-CSSA-SSSA International Annual Meetings** Salt Lake City, Utah, USA. 6-10 November, 2005. *Talk*
22. G. Pinay, J.C. Clément & R. Lensi. *Scaling up denitrification activity in heterogeneous landscapes*. **ASA-CSSA-SSSA International Annual Meetings**. Denver, Colorado, USA. 2-6 November 2003. *Talk*
23. Ehrenfeld J.G., J.C. Clément, J. Shrestha & P.R. Jaffe. *Effects of roots and nitrates on redox chemistry of wetland soils*. **The 88th Annual Meeting of the Ecological Society of America**, Savannah, Georgia, USA. 3-8 August 2003. *Poster*
24. Pinay G., J.C. Clément & R. Lensi. *Scaling up denitrification activity in heterogeneous landscapes*. **CARY Conference "Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes"**, Institute of Ecosystems Studies, Millbrook, New York, USA. April 29th - May 1st 2003. *Poster*
25. Clément J.C. *Hydrology, ^{15}N and Denitrification in a Riparian in Northwest France*. Short Seminar. **Institute of Ecosystems Studies**, Millbrook, New York, USA. 13th March 2003. *Talk*
26. M. Hefting, J. Verhoeven, J.C. Clément, D. Dowrick, C. Guénat, E. Nin, S. Topa. *Decomposition and N dynamics in riparian buffer zones along a climatic gradient*. **7th International Symposium on the Biogeochemistry of Wetlands**, Duke University Wetland Center, Durham, North Carolina, USA. 17-20 June 2001. *Talk*.
27. M. Kruk, J.C. Clément & K. Podbielska. *N and P transformations during its through flow by freshwater wetlands of type pothole*. **2nd European Symposium on Water Sciences**. Toulouse, France. , 8-12 July 2001. *Poster*.
28. Holmes R.M., G. Pinay, J.C. Clément & B.J. Peterson. *Isotopic investigation of denitrification in a riparian wetland in Northwest France*. **47th Annual Meeting of the North American Benthological Society**. Duluth, MN, USA. 25-28 May 1999. *Talk*.
29. Aquilina L., J.C. Clément, O. Bour, K. Plaine, G. Pinay, G. Gruau & Dia A. *Evaluation of the role of a wetland (Pleine-Fougères, Brittany-France) in the control of the nitrate fluxes through a coupled hydrogeologic and hydrochemical approach*. In R. Cidu Proc. (Swets and Zeitlinger Eds) **10th Water-Rock Interaction International Symposium**, June 10-15th, 2001. Villasimius, Italy. Vol. 2, p. 1031-1034.
30. Aquilina L., O. Bour, J.C. Clément, G. Pinay, A. Dia, G. Gruau & K. Plaine. *Transfert de nitrates au sein d'une zone humide : approche couplée hydrogéologique et hydrochimique*. **International Hydrogeologists Association**. Avignon, France. 24-25 Nov. 2000. *Talk*.
31. Clément J.C. *Riparian wetlands and nitrogen retention*. **1^{ères} Journées de l'Ecologie Fonctionnelle**. Montpellier, France. 15-17 March 1999. *Talk*.
32. Baudry, J., G. Pinay, J.C. Clément, O. Troccaz, V. Forget & C. Grimaldi (1999). *Landscape structure and nitrogen fluxes in western France farming environment*. **International Association for Landscape Ecology Congress**, Snowmass, CO, USA. *Talk*

7- Encadrements

Co-direction de thèse

Jonathan Lochet (Doctorant MNST, LECA) - projet BIOCATCH (Fonds CNRS).

Sujet : *Impact des changements climatiques et de pratiques agricoles sur la diversité végétale fonctionnelle et sur la ressource en eau.*

Début : Septembre 2008 / **Fin** : Décembre 2012 (Note : J. Lochet a eu un grave accident de voiture en Sept. 2009 (coma) et a repris ses activités en Mars 2010. Le décès de sa sœur en Août 2010 puis un AVC en Sept. 2010 sont venus à nouveau perturber ses travaux. En décembre 2011, Jonathan Lochet a décidé d'arrêter sa thèse. **Pourcentage d'encadrement** : 75% (Co-directeur HDR : S. Lavorel). Le jeu de données reste en grande partie à exploiter, je souhaite m'y atteler grâce à une **délégation CNRS d'un an** obtenue en 2012-13.

2 articles en 2012, 2 articles sont en préparation.

Nicolas Legay (Doctorant ANR-CNRS, LECA) - projet VITAL (EU-EraNet – Biodiversa).

Sujet : *Relation entre la diversité fonctionnelle végétale, la diversité des communautés microbiennes du sol, et du cycle de l'azote dans les prairies subalpines.* **Début** : Septembre 2009 / **Fin** : Décembre 2012. **Pourcentage d'encadrement** : 75% (Co-directeur HDR : S. Lavorel). **1 article en 2012, 4 articles en préparation.**

Federico Quintans (Doctorant Uruguayen), Sección Limnología, Facultad de Ciencias. Universidad de la República (UdelaR). Iguá 4225. Montevideo 11400, Uruguay.

Sujet: *Nitrogen and denitrification dynamics on wet prairies at a coastal lagoon: effects of soil management.*

Début : Septembre 2011 / **Fin** : Décembre 2013. **Pourcentage d'encadrement** : 50% (Co-directeur : D. Conde)

Participations à des comités de thèse :

2011 et 2010 - **Arnaud Dehédin** – UMR-CNRS 5023 Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux, Lyon 1 – Dir. P. Marmonier

Sujet : *Effets des assèchements des zones humides sur la biogéochimie et la composition des communautés d'invertébrés interstitiels.*

2011 - **Ezequiel Zamora-Ledezma** – UMR-CNRS 5175 CEFÉ, Montpellier – Dir. E. Garnier & C. Roumet – Sujet: *Linking above and belowground functional diversity along a soil resource gradient in grassland communities.*

2010 - **Anaïs Saenger** – CEMAGREF de Grenoble – Dir. J.J. Brun - Sujet : *Caractérisation et suivi de la matière organique des sols en zone de montagne calcaire : vers le développement d'indices synthétiques de qualité du sol.*

Encadrements M1, M2 et Postdoc au LECA :

2010-11: **E. Schwoertzig** (M2 Recherche, Strasbourg)

2009-10: **S. Delorme** (M1 et M2 Recherche BEE, Grenoble)

2008-09: **H. Jones** (M1 BEE, Erasmus Grenoble – York University)

2008-09: **C. Collomb** (M2 Recherche BEE, Grenoble)

2008: **P. Saccone** (Postdoctorant CNRS, LECA Grenoble) sur le projet BioCatch.

2007: **R. Denoits** (Master 2 - Ingénieur, ENITA - Clermont-Ferrand)

2007: **M. Campbell** (Master Honors Student, Canberra University, Australia)

2006: **R. Guillemin** (M2 Recherche BEE, Grenoble)

8- Enseignements

Responsabilités pédagogiques

Je dirige le **Master 2 Professionnel "Biodiversité, Ecologie, Environnement"** depuis 2006.
Il a été **classé A** par l'AERES en 2010. Le taux d'insertion professionnel est de **82%**.
J'ai mis en place un **réseau/annuaire** actif des 97 anciens diplômés, reconnu par la Cellule Vie Etudiante de l'UJF.
Nous avons créé un **carnet de 270 adresses** de structures professionnelles réservé à ce réseau.

Je suis responsable de **4 UE de Master 2 Professionnel** :

Direction de YBIO5321 "Diagnostic et Gestion des Milieux Naturels" (6 ECTS)

Création et Direction de YBIO5322 "Etude de cas et Mise en situation sur le terrain" (6 ECTS)

Création et Direction de YBIO5319 "Droit de l'environnement appliqué à la protection du milieu naturel et à la biodiversité" (6 ECTS)

Direction de YSTG541 "Stage Professionnel en Environnement" (30 ECTS)

NOTE : *La gestion de ce Master 2 Pro constitue un réel engagement car il m'a fallu (n'étant pas originaire de la région) m'intégrer au tissu professionnel régional extrêmement dense de la gestion des espaces naturels afin de mieux positionner la formation. Je poursuis encore aujourd'hui cet effort. La maintenance de l'annuaire des anciens est aussi un travail de veille important. Il commence d'ailleurs à porter ces fruits puisque d'anciens diplômés en poste prennent en stage les nouveaux étudiants. Le réseau permet la circulation d'offres de stage et d'emploi et favorise encore l'insertion des nouveaux diplômés. Pour renforcer cette dynamique, d'autres projets sont en cours : bibliothèque en ligne des rapports de stage pour les rendre accessible au réseau, mettre en réseau tous les Master Environnement de France... Pour ce dernier point ma participation à la gestion du **réseau EcoDiff** de la Société Française d'Ecologie va dans ce sens.*

Je dirige depuis 2005 l'UE **BIO122** "Biologie des Organismes" en L1 (~450 étudiants, 27hCM, 70hTP, 4 Amphis, 16 groupes de TP).

Services d'enseignements

2005/06 = 217 hEqTD	2006/07 = 233 hEqTD	2007/08 = 306 hEqTD,
2008/09 = 251 hEqTD	2009/10 = 301 hEqTD	2010/11 = 263 hEqTD

L1/L2 Science de la Vie:

- CM et TP de Biologie Végétale en BIO122
- TP sur les couleurs en TRA122
- CM et TD sur les Cycles Biogéochimiques et Ecosystèmes en BIO245
- TD en BIO110

L3: - CM sur Agriculture et Pollutions

L3 Pro Gestion et Aménagement du Paysage:

- CM sur les Bases de Pédologie & sur les Sols en zones urbaines

M1 Sciences de la Vie et de la Terre:

- CM sur les Cycles de Biogéochimiques en BIO41a
- TP sur les Zones Humides en BIO41a

M1-BEE:

- CM de Pédologie en BIO417
- CM et TD sur la Biodiversité et le Fonctionnement des Ecosystèmes en BIO42d
- Jury d'évaluation du niveau B2 en Anglais
- Jury de Stage de fin d'année

M2-BEE:

- CM et TD sur les Zones Humides en BIO5321
- Tuteur académique de 2-3 étudiants/an et Jury de Stage de fin d'année (YSTG541)

Formation Continue à l'ENGREF: *CM sur les Zones Humides Riveraines et la gestion des pollutions*

9- Projets de Recherche (2005-2011)

Projets de recherche en cours ou achevés

- VITAL (UE, Biodiversa)
- NEVE (Fonds OSUG/LECA)
- BIOCATCH (Fonds LECA et Pôle CSCVB)
- REGARDS (UE, Biodiversa 2)
- LABEX OSUG@2020
- VALIDATE (ANR SECALP / GICC)
- ECOVER (Fonds LECA)
- DARWIN (Fonds GICC et CNRS)
- Rhizosphère (CIBLE 2011)
- MICROALPES (ANR Blanche)
- FETUQUE (Fonds INEE)
- AZOTE (Fonds spécifiques CNRS)

Projet soumis en 2010-2012

- NATEAU (ANR-Blanche)

Ce projet déposé à l'ANR VMCS a été classé 2^{ème} sur liste d'attente en 2009.

Niveau d'implication

Work Package Leader – 5 articles en préparation

Coordinateur – 2 articles publiés – 1 en préparation

Responsable local – 3 articles en préparation

Work Package Leader

Participant

Participant – 1 article en révision

Participant – 1 article soumis

Participant – 1 article en préparation

Participant – en cours

Participant – 1 article publié

Partenaire – 1 article publié – 1 article en révisions

Participant – 2 articles publiés

Niveau d'implication:

Coordinateur

Responsable du Projet Isotopic Ratio Mass Spectrometer (il s'agit d'acquérir un spectromètre de masse de 150 KEUR en collaboration avec un autre laboratoire (LGGE) pour l'installer sur la plateforme d'analyse que je gère) :

Demande de financement

- CNRS INEE (DIALOG-DIPEE)
- ANR SCE - NATEAU

Statut

Acceptée (14 000€)
En attente

10- Memberships, Distinctions et autres activités scientifiques

2012-2013 **Obtention d'une délégation CNRS**

2009-2012

- Membre de l'**European Geosciences Union** (EGU, 2012)
- Membre de la **Société Française d'Ecologie** (SFE, 2010-12)
- Co-gestionnaire **Ecodiff** (liste de diffusion d'offres d'emplois de la SFE, 2012)
- Membre de la **British Ecological Society** (BES, 2007)
- Membre de la **Society of Wetlands Scientists** (SWS, 2005)
- Membre du comité d'organisation et Chair Person de la Journée Ateliers « Sols » de l'**OSUG** - 2012.

2004

Prix "Initiative Postdocs" - Académie des Sciences

Reviewer (Journaux de Rang A, Fondations, Conférences) :

- *Nature Biogeoscience*
- *NSF - National Science Foundation*
- *Proceedings of International Conference W3M*
- *Biogeochemistry*
- *Ecosystems*
- *Applied Geochemistry*
- *Journal of Hydrology*
- *Journal of Applied Ecology*
- *Wetlands*
- *Illinois Water Research Center*
- *Hydrological Processes*
- *Journal of Environmental Quality*
- *Water, Air & Soil Pollution*
- *INSU 2013 "Océan-Atmosphère"*

Collaborations :

- Cemagref de Grenoble (S. Gaucherand)
- INRA de Caen (P. Lainé)
- LGGE – Grenoble (F. Domine, J Savarino)
- Géosciences, Rennes I (L. Aquilina)
- Barcelona Univ. Espagne (S. Sabater, S. Nogues)
- Rutgers Univ. USA (J Ehrenfeld)
- West Virginia Univ. USA (M Walbridge)
- Utrecht Univ, Pays-Bas (M Hefting, J. Verhoeven)
- Lancaster Univ. Angleterre (R. Bardgett)
- Basel Univ. Suisse (C. Körner, E. Hiltbrunner)
- CEFE-CNRS de Montpellier (C. Roumet, E. Garnier)
- Lab. Ecologie Microbienne UCB Lyon 1 (F. Poly, T. Pommier)
- LTHE – Grenoble (J. Nemery)
- INRA SAS et SAD, Rennes (J Baudry, P Mérot)
- Woods Hole Inst. USA (RM Holmes)
- Princeton Univ. USA (P Jaffe)
- Durham Univ. Angleterre (T. Burt)
- CIFOR, Madrid, Espagne (M Robson)
- Innsbruck Univ. Autriche (M. Bahn, U. Tappeiner)
- Montevideo Univ. Uruguay (D. Conde)

11- Relations avec le monde socio-économique

Travaux d'Expertise entre 2007 et 2011 :

- Comité Scientifique des Réserves Naturelles de Haute-Savoie (Conservatoire ASTERS).
- Comité Scientifique de pilotage « Inventaire des Zones Humides en Isère » au CG 38 (2006-11).
- Comité Scientifique de pilotage « Observatoire Apicole en Isère » au CG 38 (2008-11).
- Expert pour les Assurances AXA.

Collaborations avec Institutions, bureaux d'études et gestionnaires :

- Chambres d'Agriculture (Bretagne, Pays de Loire, Rhône-Alpes, Isère)
- Conseil Régional Rhône-Alpes (DADR)
- Avenir, Conservatoire des espaces naturels d'Isère.
- Asters, Conservatoire des espaces naturels de Haute-Savoie.
- ADARA (Ass. Develop. Apiculture Rhônalpine)
- ASCOPARG (Ass. Contrôle Préservation Air Région Grenobloise)
- Agence de l'Eau Loire Bretagne, SAGE Vilaine
- Conseil Général 38.
- DDAF (44, 35)
- Biocénose
- Ecosphère
- Cabinet Gay Environnement
- Comité des Marais de Redon (35)
- Institut d'Aménagement de la Vilaine

12- Responsabilités Administratives

Élu du CNU 67 (Qualifications, Promotions et CRCT des MCF, Evaluation des MCF) (**second mandat 2012-2015**)

Élu du CNU 67 (Qualifications, Promotions et CRCT des MCF) (**premier mandat 2007-2011**)

2011 –2021 Commission “Formation” du LABEX OSUG@2020

2005-2011 **Responsable du Plateau Technique** d'Analyses Environnementales du LECA (1 AI, 1 IE, 3 salles)

- Achat de 2 équipements (Flash EA et Flow-IV)
- Mise en place de protocoles et la réorganisation de la plateforme.
- Montage d'un dossier pour l'acquisition d'un IRMS (voir ci-dessus).
- Recrutement et formation de 2 Assistants Ingénieurs en CDD.
- Participation à 2 jurys de concours pour recruter notre actuel Assistant Ingénieur -UJF.
- Entretien d'activité de notre Assistant Ingénieur-UJF.

2004-2005 **Remplacement PI (Principal Investigator) d'un projet NSF** (West Virginia University, Morgantown, WV, USA)

- Responsabilité administrative de l'équipe et du projet NSF de 900 k\$ (signature des BC et OM, rédaction des rapports annuels, Rédaction des demande de prolongation NSF, Rédaction de Grants (SGER), Réunion gestion intra-Labo, Participation aux interviews de candidats aux postes d'Assistant Pr...)
- Gestion de l'équipe de recherche (1 Postdoc, 1 PhD student, 1 Master, 1 Technicienne, 5-6 stagiaires) et Animation scientifique de l'équipe de recherche (Réunion de projet, Journal Club, Planning de manip...)

13- Contexte général de mes travaux :

Le cycle des nutriments (azote = N, phosphore = P, eau) et leur disponibilité dans les écosystèmes déterminent en premier lieu la productivité primaire, mais aussi la composition, la diversité, la dynamique et les interactions des communautés végétales, animales et microbiennes (Vitousek 2004). Parmi les nutriments azotés, il existe des formes « réactives », présentes dans la solution du sol sous formes dissoutes, facilement utilisables par les végétaux et les microorganismes (bactéries et champignons) : les ions ammonium (NH_4^+) et nitrate (NO_3^-). Ces deux formes azotées sont produites au cours de 2 étapes clefs du cycle de l'azote : la minéralisation (ou ammonification) de l'azote organique et la nitrification de l'ammonium respectivement. Ces processus sont accomplis par des microorganismes du sol lors de la minéralisation, au sens large, de la matière organique.

L'azote atmosphérique (N_2) représente le plus grand réservoir d'azote mais seuls certains microorganismes, libres dans l'eau et le sol ou en association avec des végétaux (Fabacées, Bétulacées, Ericacées, Myricacées...), peuvent l'assimiler. Enfin, l'azote organique (N_{org}) des sols (protéines, peptides, acides aminés), provenant de la décomposition des matières organiques, est plus difficilement assimilable sous cette forme. Il représente cependant la source principale d'azote dans les écosystèmes terrestres ; c'est en effet sa minéralisation qui produira les formes réactives assimilables (Harrison, Bol & Bardgett 2007).

Le rôle majeur de la disponibilité des nutriments sur la productivité primaire est parfaitement connu et illustré par l'utilisation massive des engrais, minéraux ou organiques, en agriculture depuis le milieu du XX^{ème} siècle afin d'en augmenter les rendements (Chapin, Matson & Mooney 2002). A l'échelle planétaire, et au même titre que pour le phosphore et le carbone, les activités humaines ont ainsi modifié profondément le cycle de l'azote : 1) en fixant artificiellement l'azote atmosphérique (N_2) pour la fabrication d'engrais azotés (NO_3^- , NH_4^+ , urée), 2) en cultivant des légumineuses (fixation de N_2), et 3) en utilisant des combustibles fossiles qui libèrent des formes azotées gazeuses (protoxyde d'azote = N_2O , NO_x ...) pouvant se recombinaison dans l'atmosphère et retourner au sol sous forme d'ions NO_3^- . Depuis 50 ans, l'agriculture, mais aussi l'industrie, les transports et l'urbanisation, ont finalement doublé les apports d'azote dans l'ensemble des écosystèmes (Vitousek *et al.* 1997 ; Matson, Lohse & Hall 2002). Les projections pour 2050, prévoient un doublement de la demande alimentaire et de l'utilisation d'engrais azotés (Fedoroff & Cohen 1999), multipliant par 3 la déposition d'azote atmosphérique (Tilman *et al.* 2001) (Fig. 1).

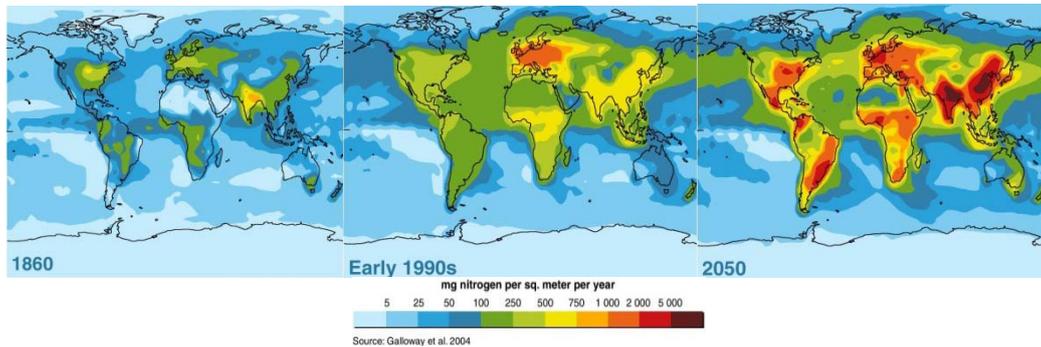


Figure 1 : Evolution de la déposition atmosphérique d'azote qui compte en moyenne pour 12 % des quantités totales d'azote réactif rentrant dans les écosystèmes, mais ce chiffre peut être bien supérieur dans certaines régions (ex. 33 % aux USA). D'après Galloway *et al.* (2004).

Le transport atmosphérique et la déposition d'azote vont donc impacter un nombre croissant d'écosystèmes, y compris dans des bassins versants éloignés des sources tels que dans les zones alpines et subalpines (Mayewski *et al.* 1990 ; Eugster *et al.* 1998 ; Fenn *et al.* 2003a ; Nanus *et al.* 2003). De ce fait, nombre d'organismes et d'écosystèmes reçoivent, ou recevront, des quantités de nutriments azotés bien supérieures aux flux naturels, risquant ainsi d'altérer leur fonctionnement et les services écosystémiques que nous en retirons. L'augmentation de la charge azotée des sols et des cours d'eau est susceptible d'entraîner des changements de diversité fonctionnelle végétale et microbienne qui peuvent, à leurs tours, avoir des effets de feed-back sur les cycles biogéochimiques (Bardgett & Wardle 2010) (Fig. 2).

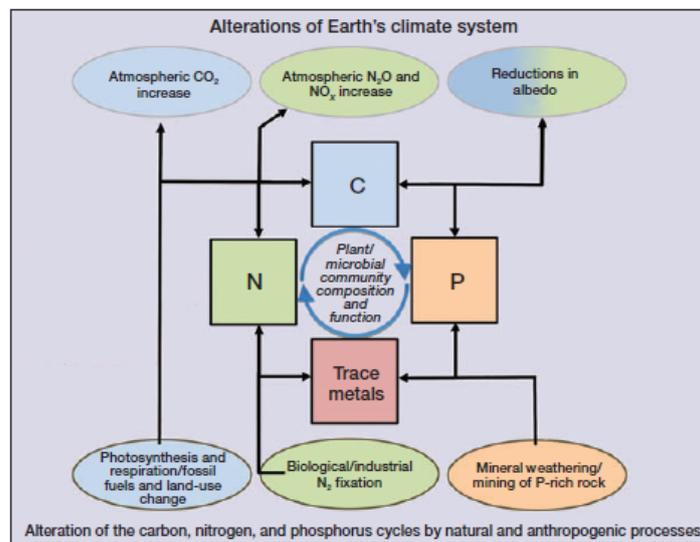


Figure 2 : Représentation schématique des impacts des activités humaines sur le climat de la planète et sur les cycles biogéochimiques du carbone (C), de l'azote (N) et du phosphore (P). Bien que les activités humaines modifient ces cycles de façon individuelle (émissions de CO₂, fixation d'azote, extraction de phosphore), l'altération de l'un de ces cycles entraîne souvent des modifications des autres cycles. Par conséquent, il y a des interactions complexes entre le fonctionnement de la biosphère et les activités humaines. Ces interactions sont significativement influencées par la composition et les fonctions des communautés végétales et microbiennes. D'après Finzi *et al.* (2011).

Mes travaux de recherche ont trait à la compréhension de la dynamique des flux de nutriments dans les paysages et des processus biotiques et abiotiques participant à leurs régulations. Je m'intéresse plus particulièrement aux mécanismes de contrôle des flux d'azote dans le continuum atmosphère-plantes-sols-eaux, à leurs liens avec la biodiversité végétale et microbienne, et à leurs conséquences sur le fonctionnement global des écosystèmes et sur les services qu'ils rendent.

Au cours de ma thèse et de mon postdoctorat j'ai travaillé sur ces questions à diverses échelles (paysage, parcelle, microcosme) en utilisant les zones humides de fonds de vallée en zone agricole intensive comme écosystème modèle. Je co-encadre actuellement les recherches d'un doctorant Uruguayen (Federico Quintans) sur le fonctionnement de zones humides littorales face aux flux d'azote agricoles. Cependant, j'ai choisi de ne présenter, dans ce manuscrit d'HDR, que mes activités liées aux écosystèmes d'altitudes.

A mon arrivée dans l'équipe de S. Lavorel au LECA, en septembre 2005, j'ai poursuivi ma thématique de recherche relative à la mesure des flux biogéochimiques dans le contexte des écosystèmes subalpins et alpins du Col du Lautaret (~ 1700 - 2600 m, Hautes-Alpes, Fig. 3).



Figure 3 : Localisation de l'adret de Villar d'Arène à proximité du Col du Lautaret.

Lorsqu'un Breton découvre ces paysages pour la première fois, il est forcément frappé par les quantités de neige accrochées aux reliefs et par la durée de cet enneigement. Lorsque ce breton est biogéochimiste et écologue, il se demande aussi comment ce manteau neigeux influence les écosystèmes sous-jacents ? Que se passe-t-il à l'intérieur ? En-dessous ? Le sol et la végétation sont-ils gelés ? Les activités microbiennes ou enzymatiques sont-elles stoppées ? La neige apporte-t-elle des nutriments en plus de l'eau ? Le manteau neigeux lui-même abrite-t-il des microorganismes ? Et au moment de la fonte, quel est l'impact de toute cette eau et des éventuels nutriments qui l'accompagnent ? Quel poids peut avoir l'agriculture face à de telles contraintes abiotiques ? Bien sûr de nombreux ouvrages de références m'ont apporté des éléments de réponse (Fisk, Schmidt & Seastedt 1998 ; Jones & Pomeroy 1999 ; Korner 2003 ; Ohte *et al.* 2004 ; Campbell *et al.* 2005 ; Hiltbrunner, Schwikowski & Korner 2005 ; Edwards, Scalenghe & Freppaz 2007) ; leur transposition à ma nouvelle zone d'étude, l'adret de Villar d'Arène, restait à étudier.

Ces zones d'altitude moyennes sont fortement contraintes et structurées, d'abord par un ensemble de *variables physiques*, et ensuite par les activités humaines. En premier lieu, le climat impose un filtre abiotique intense caractérisé par un hiver long et froid, une couverture neigeuse abondante et une saison de végétation réduite. Ensuite, la topographie, l'exposition, l'incidence des UV, la nature de la roche mère et l'érosion viennent compléter ce canevas physique qui agence les étages de végétation en favorisant les espèces arborescentes de résineux dans le subalpin et les espèces de pelouse dans l'alpin. Enfin, les activités humaines, et en particuliers les pratiques agricoles dans ces paysages (fauche, pâturage ovin ou bovin, cultures vivrières, fertilisation organique), ont profondément modifié la nature des couverts en éliminant la strate arborescente du subalpin pour laisser place aux cultures et aux prairies (Fig. 4).



Figure 4 : Le paysage de l'adret de Villar d'Arène en été et en hiver.

Cette combinaison de facteurs physiques, biologiques et humains a favorisé le maintien, jusqu'à aujourd'hui, de sols relativement pauvres en nutriments et porteurs d'une très forte diversité végétale (Körner 2004 ; Seastedt *et al.* 2004 ; Girel *et al.* 2010). Ces caractéristiques permettent aux prairies alpines et subalpines d'assurer des services écosystémiques importants : contrôle de l'érosion et de la ressource en eau, valeur patrimoniale, production agricole, stockage de carbone... Cependant, ces écosystèmes sont aussi sensibles aux changements climatiques (précipitations, températures, déposition atmosphérique...) et aux changements de pratiques agricoles (abandon, intensification).

L'étude de la réponse de ces systèmes face à ces changements globaux est donc devenue pour moi une nouvelle thématique et j'ai exploré plusieurs questions de recherche relatives au fonctionnement biogéochimique des écosystèmes subalpins et alpins. Pour ce faire, j'ai mis en œuvre les connaissances et les techniques acquises lors de mes travaux de doctorat et de postdoctorat. J'ai favorisé les approches expérimentales pour la mesure des pools et des flux d'azote, le plus souvent *in situ* à l'échelle de la parcelle et au cours des saisons. Grâce à mes collaborations et au cours de divers projets, j'ai privilégié

des études pluridisciplinaires mêlant biogéochimie (isotopie, science du sol...), dynamique de la végétation (traits fonctionnels, composition...), écologie microbienne (activités, abondances...) et nivologie (structure et dynamique du manteau neigeux). Je me suis d'abord intéressé au cycle de l'azote pendant la période hivernale où le manteau neigeux apporte et piège des nutriments tout en isolant les sols. J'ai tenté plus spécifiquement de répondre aux questions de recherche suivantes :

- **Quelles quantités de neige et d'azote se déposent sur les terrasses subalpines de l'adret de Villar-d'Arène au cours de l'hiver ?**
- **Quels sont les effets directs et indirects du manteau neigeux sur la dynamique de l'azote dans ces sols ? Et en particuliers lors de la fonte des neiges ?**
- **Quelle est la dynamique de la décomposition de la litière sous la neige ?**
- **Quel est l'impact de la structure physique du manteau neigeux et de l'origine de la litière sur cette dynamique ?**
- **Comment évoluent les activités microbiennes du cycle de l'azote dans les sols sous différentes modalités d'enneigement ?**

La présentation des hypothèses, des approches utilisées et des résultats obtenus concernant ces travaux fera l'objet de la **première partie de ce manuscrit** qui sera conclue par mes perspectives de recherche.

La période de végétation en zone subalpine, bien que brève, permet aux pratiques agricoles d'impacter durablement les assemblages sol-végétation et les relations entre diversités fonctionnelles végétales et microbiennes. Les conséquences de ces impacts peuvent aller d'une augmentation de la diversité fonctionnelle végétale sur les parcelles fertilisées par apports organiques (fumiers de bergerie) à la dominance d'espèces à touradon comme la fétuque paniculée (*Festuca paniculata*) sur des parcelles où la fauche a été abandonnée. Ces relations entre trajectoires (ou historique) d'usage des terres et cortèges floristiques typiques sur les prairies subalpines ont été mises à jour par les travaux de Quétier *et al.* en 2007. Le changement de fertilité liée aux pratiques agricoles a été suggéré comme étant un levier de forçage essentiel de cette structuration des communautés végétales, mais sans être explicitement investigué.

Ainsi, au cours de plusieurs projets en collaboration avec d'autres chercheurs, j'ai approfondi les connaissances sur les relations existantes entre pratiques agricoles, pools et flux d'azote, végétation et activités microbiennes. Les questions de recherche principales sur lesquelles j'ai travaillé étaient :

- **La baisse de fertilité des prairies subalpines suggérée par l'évolution des communautés végétales après déprise agricole est-elle confirmée par des changements qualitatifs et quantitatifs des stocks d'azote ?**
- **Comment les activités microbiennes du cycle de l'azote répondent-elles ?**
- **Quelles parts relatives les communautés végétales et microbiennes ont-elles dans ces changements ?**
- **Peut-on identifier des patrons d'interactions, entre les diversités fonctionnelles végétale et microbienne, valides à une échelle plus globale?**

Je présenterais donc les résultats concernant ces problématiques dans une **seconde partie** dans laquelle j'exposerais aussi les perspectives de travail avant de conclure.

Neige – Fonte et apports de nutriments azotés

(Clement *et al.* 2012, Saccone *et al.* 2012, Amoroso *et al.* 2010)

Cette première partie est une synthèse de travaux effectués et publiés en collaboration avec des chercheurs du LECA (S. Lavorel, M. Robson, R. Geremia, J.M. Bonneville), de la Station Alpine Joseph Fourier (S. Aubert), du Laboratoire de Glaciologie et de Géophysique de l'Environnement (F. Domine, J. Savarino), du Centre d'Etude de la Neige (S. Morin) et du Laboratoire d'Ecologie Microbienne de Lyon (F. Poly). Au cours de ces travaux j'ai encadré un post doctorant (P. Saccone) et plusieurs étudiants en thèse (J. Lochet) ou Master 2 (R. Guillemain, M. Faure). Les campagnes de terrain ont eu principalement lieu en 2006 et 2009.

Déposition atmosphérique d'azote et écosystèmes froids

Les activités humaines (agriculture, industrie, transport et urbanisation) du demi-siècle dernier ont doublé les apports d'azote, en particulier de NO_3^- , dans les écosystèmes terrestres à l'échelle mondiale (Vitousek *et al.* 1997 ; Matson, Lohse & Hall 2002). Les teneurs en ions NO_3^- archivées dans les neiges éternelles des Alpes étaient de 100 ng.g^{-1} en 1925 avec une augmentation de $2 \text{ ng.g}^{-1}.\text{an}^{-1}$ jusqu'en 1960, puis de $8,5 \text{ ng.g}^{-1}.\text{an}^{-1}$ de 1960 à 1980, pour atteindre aujourd'hui $\sim 400 \text{ ng.g}^{-1}$ (Schwikowski 1997 ; Preunkert *et al.* 2000). Au cours des dernières décennies, les flux atmosphériques de déposition d'azote en Europe du nord variaient de 5 à $60 \text{ kgN.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ (Singh & Tripathi 2000 ; Aber *et al.* 2003 ; Rogora *et al.* 2006), avec une moyenne de $17 \text{ kgN.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ en Europe Centrale d'après Stevens *et al.* (2004). Par conséquent, même les écosystèmes relativement isolés de bassins versants d'altitude sont touchés par une déposition atmosphérique croissante d'azote sous forme sèches (poussières) ou humides (neige, pluie, brouillard) (Mayewski & Legrand 1990 ; Nickus *et al.* 1997 ; Eugster *et al.* 1998 ; Fenn *et al.* 2003b ; Nanus *et al.* 2003). Face à ce constat, la compréhension des effets des dépôts d'azote sur les écosystèmes de montagne et de leurs conséquences pour le maintien des services qu'ils procurent a été identifiée comme l'une des plus pertinentes questions pour les écologistes du XXI^{ème} siècle (Sutherland *et al.* 2006). Plus généralement, les écosystèmes froids (longue période sous la neige et/ou avec des températures moyennes journalières négatives, Fig. 7a), en altitude ou en zone boréale, constituent une bonne part des **stocks de carbone et d'azote dans leurs sols**, et leurs devenir face aux changements globaux (déposition, changement climatique..) demeurent un thème de recherche crucial de l'écologie.

Le manteau neigeux : dépôt d'azote et isolation des sols

Le paysage subalpin de l'adret entre Villar d'Arène et le Col du Lautaret (45.04°N 6.34°E , 1820-1880-m) est recouvert chaque année par un manteau neigeux, d'épaisseur variable dans le temps et dans l'espace, transportant et piégeant des nutriments tout en apportant de l'eau (Kuhn *et al.* 1998)

(Fig. 7C). Ces apports par la neige ont différentes origines : noyaux de nucléation (Domine & Rauzy 2004), composés gazeux tel HNO_3 (acide nitrique) dissous dans la glace (Domine *et al.* 2007a), composés organiques volatiles adsorbés à la surface des cristaux de glace ou aérosols capturés lors des précipitations (Franz & Eisenreich 1998). Ces apports « humides » restent cependant souvent minoritaires face à la déposition sèche d'aérosols piégés dans la porosité du manteau neigeux (Harder, Warren & Charlson 2000 ; Domine *et al.* 2004). La couverture neigeuse peut donc retenir des particules et des solutés d'origine atmosphérique qui sont par la suite libérés lors de la fonte sous forme d'un « pulse » ionique vers le sol et les exutoires (Williams & Melack 1991b). Ces apports exogènes sont susceptibles de modifier la structure des communautés végétales des écosystèmes froids, comme pour les toundras alpines des Rocheuses, de même que la minéralisation de l'azote ou son lessivage (Bowman 1992 ; Welker, Bowman & Seastedt 2001). Toutefois, l'impact de ces flux allochtones en zone subalpine reste pas ou peu étudié. Je me suis donc intéressé à la dynamique de l'azote sur les prairies subalpines de Villar d'Arène au cours de l'hiver et plus particulièrement aux relations avec le manteau neigeux selon sa distribution spatiale, la dynamique de la fonte et les nutriments qu'il véhicule (Clement *et al.* 2012).

L'adret de Villar d'Arène est un site d'étude attractif car les pratiques agricoles y ont façonné de nombreuses prairies subalpines **en terrasses** (500-1000 m²), créant ainsi un paysage en escalier pour les sols et le manteau neigeux (Girel *et al.* 2010). L'exposition au rayonnement solaire et surtout au vent empêche la neige de se maintenir en bordure de terrasse alors qu'elle s'accumule contre les talus (Fig. 5). Il en résulte un épaississement du manteau neigeux allant du bord de la terrasse vers le talus. Ce gradient d'enneigement naturel, répété sur chaque terrasse, nous offre un dispositif idéal pour étudier le manteau neigeux et ses relations avec les caractéristiques du sol et les fonctions de l'écosystème liées au cycle de l'azote.



Figure 5 : Les prairies en terrasses de l'adret de Villar d'Arène en été et en hiver.

Enfin, à ce gradient d'enneigement correspond un gradient de fonte. Ce dernier maintient la neige plus longtemps vers le talus et peut influencer les propriétés du sol et les activités biologiques à l'interface sol-neige. Il en est de même pour les écosystèmes alpins (Litaor *et al.* 2005 ; Baptist, Yoccoz & Choler 2010) ou la toundra arctique (Buckeridge & Grogan 2010).

Le manteau neigeux sur l'adret de Villar d'Arène – Aspects physiques

Pour apporter des éléments de réponse, nous avons d'abord étudié la dynamique de l'enneigement et des variables édapho-climatiques au cours de l'hiver 2006 sur trois terrasses identiques en termes de pratiques agricoles (fauche et pâturage) et subdivisées en zones d'enneigements distinctes : Talus, Bordure et Intermédiaire (Fig. 6).

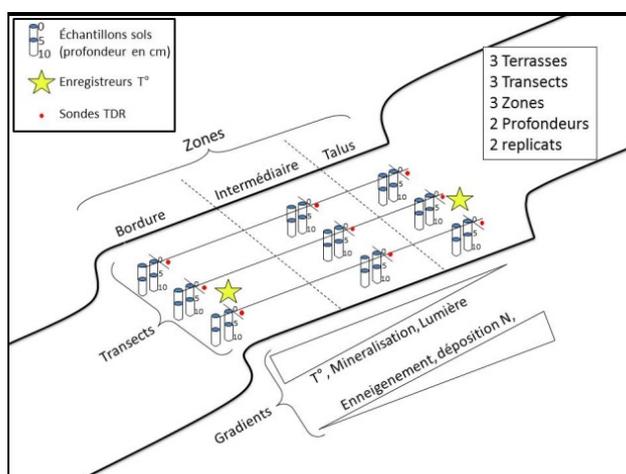


Figure 6 : Dispositif expérimental pour le suivi de l'enneigement et des variables édapho-climatiques sur les terrasses de Villar d'Arène. Les gradients attendus sont représentés.

Nos mesures d'enneigement sur les terrasses au cours de l'hiver ont dévoilé des variations de 0 à 77 cm pour les bordures et de 0 à 200 cm pour les talus. Les profondeurs de neige du talus étaient significativement plus élevées, exceptées en période de fonte (Fig. 7B). Le gradient d'enneigement observable à l'œil nu était donc confirmé.

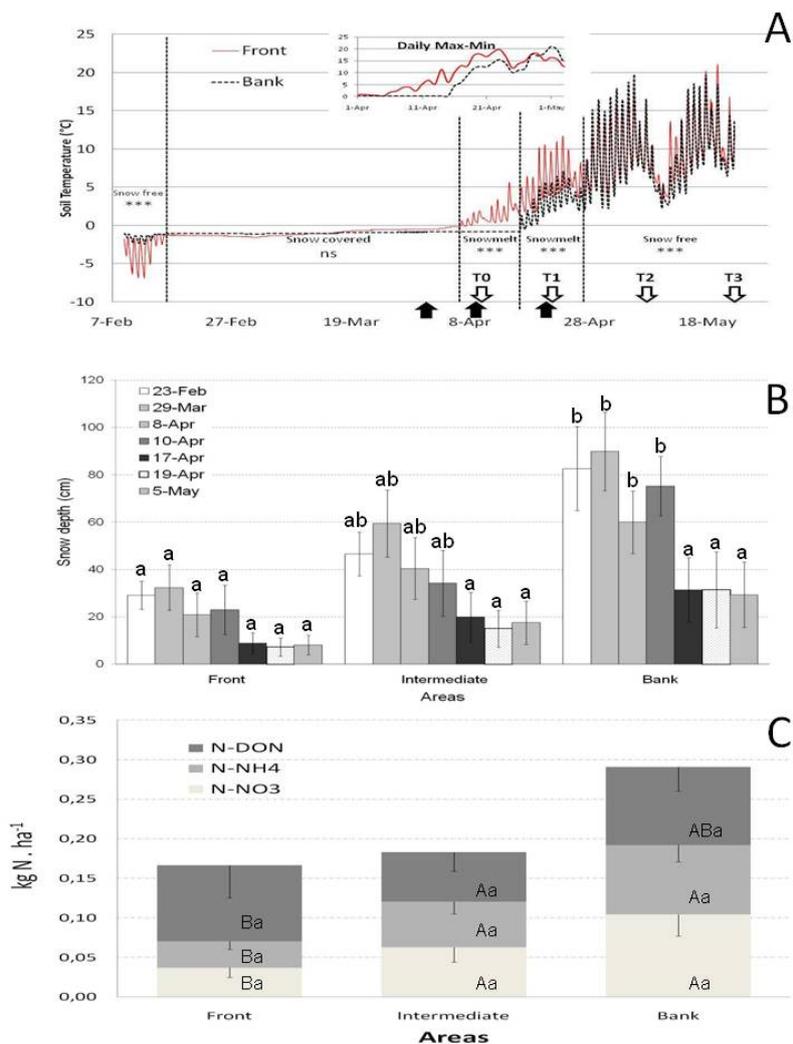


Figure 7 : **A.** Evolution temporelle des moyennes horaires de la température du sol (10 cm de profondeur) des zones de talus (noir) et de bordure (rouge) sur trois terrasses au cours de l'hiver 2006. Les flèches blanches et noires indiquent les dates d'échantillonnage du sol et de la neige respectivement. Les lignes pointillées verticales délimitent les périodes utilisées pour les t-tests Wilcoxon non-paramétriques (***) $p < 0.001$; ns non significatif). L'insert présente les moyennes journalières de l'amplitude thermique au cours de la période de fonte (snowmelt). **B.** Chronoséquence de l'enneigement moyen ($n=9$, $\pm ES$) mesuré à sept dates au cours de l'hiver. Différentes lettres indiquent des enneigements significativement différents ($p < 0.005$) entre les stations (Mann-Whitney). **C.** Quantités moyennes ($n=27$, $\pm ES$) d'azote organique (DON), ammoniacale (NH₄) et nitrique (NO₃) contenu dans le manteau neigeux. Pour chaque forme d'N, les différences significative ($p < 0.005$) entre stations ($n=9$, $\pm ES$) en termes de quantités (majuscules) et de concentrations (minuscules) ont été testées à l'aide du test de Mann-Whitney.

Lors d'une autre étude au cours de l'hiver 2008-09 sur les mêmes terrasses, nous avons mesuré ponctuellement des données physiques en collaboration avec les collègues du Laboratoire de Glaciologie et de Géophysique de l'Environnement (LGGE) et du Centre d'Etude de la Neige (cristallographie, T° , densité, conductivité thermique) le long des profils de neige en zone de talus et de bordure. Il s'agissait, *in fine*, de modéliser la dynamique temporelle fine des propriétés physiques de l'enneigement subalpin (Saccone *et al.* 2012). Ces simulations confirment les conditions contrastées d'enneigement entre talus (bank) et bordure (front). Par exemple, la résistance thermique (R_T), mesurée ou simulée en 2009, était bien supérieure pour le manteau neigeux du talus ; ceci confirme son pouvoir isolant plus important face aux températures externes (Fig. 8a, b, c, d).

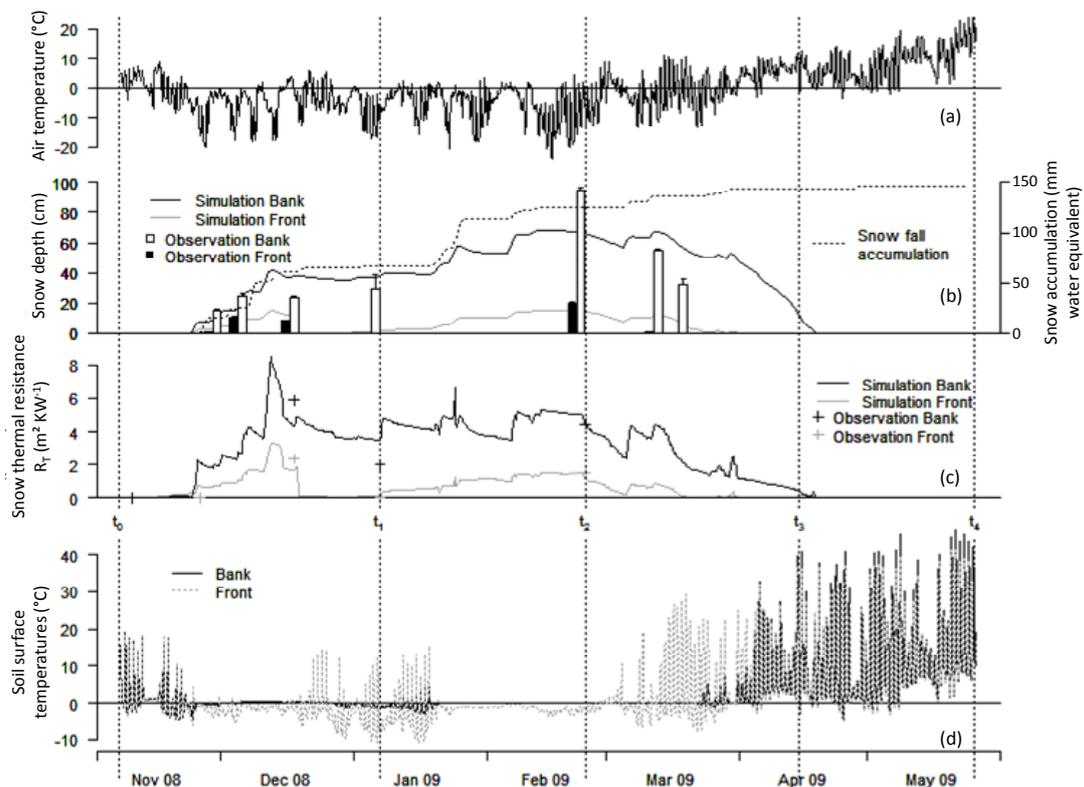


Figure 8. (a) Température de l'air moyennée toutes les 3 heures (Station Météo-France), (b) Profondeurs de neige mesurées manuellement (histogrammes noirs et blancs, moyenne \pm SE) ou simulée numériquement (tracés gris et noir), accumulation des chutes de neige (Station Météo-France, tracé en pointillés) (c) résistance thermique de la neige simulée ou observée, (d) température moyenne à la surface du sol mesurée par i-boutons insérés dans des sacs de litière sur 3 stations de bordure et 3 stations de talus (tracés gris et noir respectivement).

En effet, la couverture neigeuse peut agir comme un isolant permettant à certains processus écologiques de rester actifs pendant l'hiver grâce au maintien d'une température proche de zéro à l'interface neige-sol (Zhang 2005). Des études ont montré qu'une part significative de la **décomposition des litières** ou du recyclage de l'azote et du carbone avaient lieu au cours de l'hiver en zone alpine (Baptist *et al.* 2008 ; Baptist, Yoccoz & Choler 2010), de plaine (Campbell *et al.* 2005) ou de toundra arctique (Hobbie & Chapin 1996). Cet effet isolant dépend bien sûr de l'épaisseur de neige mais pas uniquement ; il dépend également de la distribution des propriétés physiques dans le manteau neigeux (R_T , densité, type de neige) gouvernées par les conditions météorologiques et les processus internes variant à l'échelle locale et au cours de l'hiver (Brun *et al.* 1992 ; Domine *et al.* 2007b). Les précipitations (pluie + neige), la température et l'humidité relative de l'air, la vitesse du vent et la lumière incidente sont les variables majeures de la constitution du manteau neigeux au cours de l'hiver (Brun *et al.* 1992). Les relations entre propriétés physique du manteau neigeux et **décomposition des litières** dans le contexte d'un changement climatique ont été étudiés en zones alpine et arctique (Gavazov 2010). Les réponses obtenues sont très variables en raison de la diversité des effets d'un changement de climat sur l'enneigement. Par exemple, un manteau neigeux moins épais, suite à de plus faibles chutes de neige, associé à une augmentation de la fréquence des épisodes de

réchauffements hivernaux (Christensen *et al.* 2007), ou des cycles de gel-dégel (Bokhorst *et al.* 2012), entraînent de fortes variations de températures. Celles-ci modifient les communautés de microorganismes du sol (bactéries et champignons) et les processus qui en dépendent (Schimel, Balsler & Wallenstein 2007 ; Yergeau & Kowalchuk 2008 ; Haei *et al.* 2011). Bien entendu, en zone subalpine, le manteau neigeux est différent, il présente des propriétés physiques de type "maritimes" selon la classification de Sturm, Holmgren and Liston (1995). En effet, par opposition au couvert neigeux alpin plus sec où peu de pluie-sur-neige et de fonte de surface ont lieu pendant l'hiver, le manteau neigeux subalpin est exposé à de fréquentes pluies. Ces dernières facilitent la formation de couches de regel diminuant significativement la R_T du manteau neigeux (Morin *et al.* 2010).

Dans notre étude de 2006, les relevés de températures des sols à 10-cm de profondeur, aux extrémités du gradient, ont montré que ce phénomène de perte de pouvoir isolant du manteau neigeux était limité au cours de l'hiver. Nous avons scindé cette période en cinq phases (Fig. 7A) :

- i) Dans un premier temps, début février, des cycles de gel-dégel sont observés et ce de façon significativement plus limitées pour la zone du talus. Au niveau de la zone de bordure, la neige est balayée par le vent et se retrouve bloquée contre le talus où elle s'accumule, isolant légèrement le sol des fluctuations de température de l'air ; le sol de la bordure n'est quant à lui nullement protégé.
- ii) La seconde phase, de février à avril, est caractérisée par des températures du sol faiblement négatives et constantes, sur les deux zones, illustrant parfaitement le pouvoir isolant du manteau neigeux bien en place sur l'ensemble de la terrasse.
- iii) Début avril, les températures commencent à fluctuer dans le sol en bordure : la neige fond alors que les sols de talus sont encore isolés sous la neige plus épaisse.
- iv) Fin avril, la neige des talus ayant suffisamment fondu, la température du sol suit à nouveau les cycles diurnes. En parallèle, les sols de bordures présentent des températures plus chaudes et des amplitudes thermiques journalières plus importantes (Fig. 7A insert).
- v) Enfin, début mai, une fois la neige totalement disparue, les températures du sol des deux zones présentent les mêmes variations.

En 2009, le même type de profil est observé pour des températures mesurées cette fois à l'interface sol-neige avec un décalage plus important entre talus et bordure en ce qui concerne la reprise des fluctuations diurnes de températures (Fig. 8d).

Il en ressort que le manteau neigeux subalpin est capable d'isoler le sol et l'interface sol-neige des fluctuations de températures extérieures pour une grande partie de l'hiver ; ce pouvoir isolant est généralement plus important et plus prolongé pour la zone de talus. Cependant, nos résultats invalident la relation simple entre épaisseur de neige et isolation proposée par Cline (1995) et

selon laquelle 30-cm de neige suffisent à découpler les températures de l'air et du sol. Lors de nos travaux, nous avons mesuré des températures du sol stables, en bordure, malgré une épaisseur de neige inférieure à 20-cm (Fig. 8 b et d). De plus, la modélisation de la relation entre R_T et profondeur du manteau neigeux confirme une très forte variabilité de R_T pour une même épaisseur de neige, résumant ainsi la complexité du manteau neigeux subalpin (Fig. 9). **Il est donc nécessaire, pour mieux prédire l'impact du manteau neigeux sur le fonctionnement des écosystèmes, d'intégrer ses dimensions spatiale (épaisseur), temporelle (durée et permanence), et physique (R_T).**

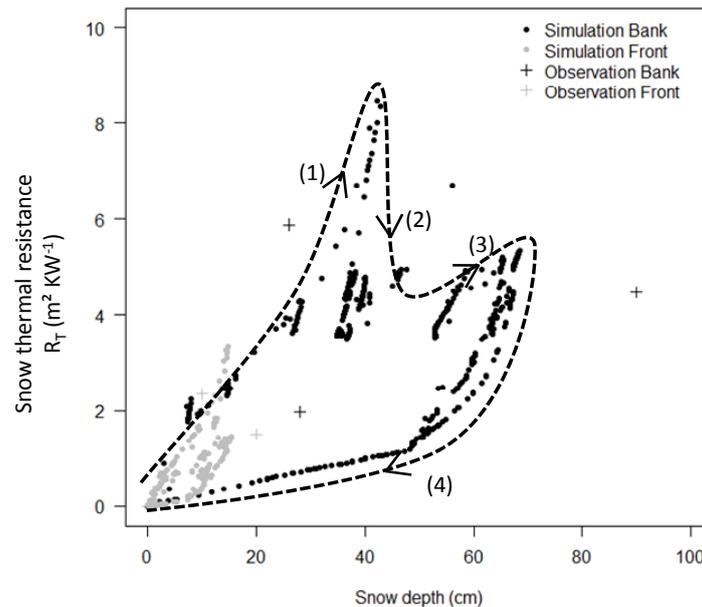


Figure 9. Diagramme des résistances thermiques observées (+) et simulées (●) en fonction de la profondeur du manteau neigeux en bordure (gris) et en talus (noir) illustrant la relation non-triviale entre les deux variables et des patrons similaires entre stations. Les flèches en pointillées représentent le temps qui débute en bas à gauche avec la première chute de neige. (1) Au début de l'hiver, la profondeur de neige sèche et homogène augmente avec la résistance thermique. (2) Au cours de l'hiver, les couches de neige se densifient et évoluent vers des types de neige à plus forte conductivité thermique entraînant une diminution de la résistance thermique malgré une épaisseur de neige relativement constante. (3) Chaque chute de neige significative au cours de l'hiver entraîne un épaississement temporaire du manteau neigeux, jusqu'à (4) la fonte qui induit une baisse simultanée de l'épaisseur de neige et de la résistance thermique, mais selon une pente différente de celle présente au début de l'hiver.

Le manteau neigeux sur l'adret de Villar d'Arène – Aspects chimiques

En terme de déposition d'azote, le manteau neigeux en contient bel et bien et ce sous diverses formes : azote organique dissous (DON) (~42 %), NH_4^+ (~27 %) et NO_3^- (~31 %), et dans des gammes de concentrations (DON : 0.00 - 2.35-mg.L⁻¹, NO_3^- : 0.02 - 0.19-mg.L⁻¹, NH_4^+ : 0.02 - 0.09-mg.L⁻¹) cohérentes avec d'autres études exceptée pour le DON dont les concentrations sont plus élevées dans notre étude (Nickus *et al.* 1998 ; Kuhn 2001 ; Hiltbrunner, Schwikowski & Korner 2005 ; Edwards, Scalenghe & Freppaz 2007 ; Williams, Seibold & Chowanski 2009). L'origine de ces éléments reste à éclaircir mais est suspectée d'être à la fois locale (fertilisation, transport) et régionale avec les industries des plaines de Grenoble et du Pô (Williams & Melack 1991a ; Fenn *et al.* 2003a ; Schmitt *et al.* 2005). La proportion d'azote organique dissous (DON) dans la neige apparaît donc particulièrement élevée mais s'explique logiquement par l'absence de filtration des échantillons de neige fondue pour

limiter les risques de contamination. Ils intègrent donc la déposition d'azote sous formes humide et sèche, cette dernière incluant des particules de matières organiques qui peuvent constituer une part importante de la déposition d'azote. En effet, au Colorado, cette déposition sèche contribue 25 à 33 % de la déposition totale d'azote (Burns 2004). Dans les manteaux neigeux arctiques et subarctiques (Franz & Eisenreich 1998 ; Taillandier *et al.* 2006 ; Wadham *et al.* 2006), ces dépôts secs d'azote correspondent à des nitrate organiques ou à des acides organiques que l'on pourra rechercher aussi dans la neige des terrasses de Villar d'Arène. Cependant, des transformations biotiques et abiotiques de l'azote peuvent avoir lieu dans le manteau neigeux et y changer les teneurs des différentes formes de l'azote : volatilisation, nitrification, dénitrification ou photochimie (Fig. 10).

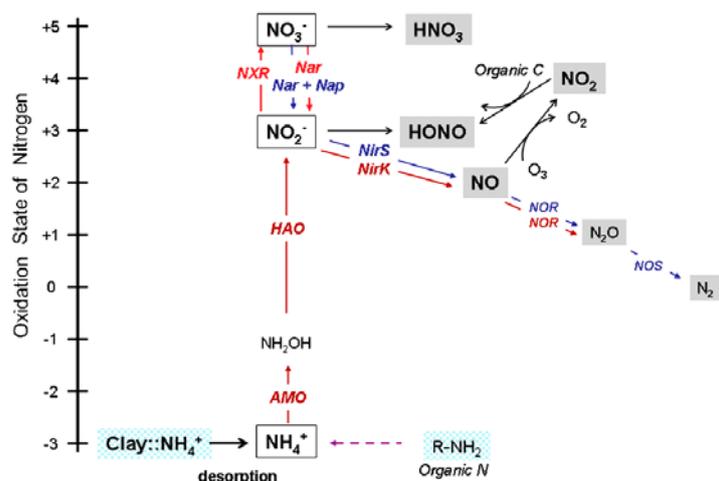


Figure 10 : Proposition de processus non photochimiques dans le manteau neigeux entraînant une libération de NO₂, NO, HONO et HNO₃ vers l'atmosphère. Boîtes grises = formes gazeuses, boîtes blanches = formes ioniques métabolisées par les microorganismes, boîtes bleues = formes particulaires piégées dans la neige. Les flèches colorées correspondent à des réactions biochimiques catalysées par trois bactéries : marron = *Nitrosomonas europaea* (AOB), rouge = *Nitrobacter winogradskyi* (NOB), bleue = *Pseudomonas stutzeri* (dénitrifiant). Les noms des enzymes correspondants sont en italique : AMO = ammonium oxygénase, HAO = hydroxylamine oxydoréductase, NXR = nitrite oxydoréductase. Les flèches bleues correspondent à la dénitrification (*Nap* et *Nar* = nitrate réductase ; *NirK* et *NirS* = nitrite réductase ; *NOR* = nitrous oxyde réductase ; *NOS* = nitrous oxyde réductase). NO et N₂O peuvent être produite par les dénitrifiants ou les nitrifiants. Les flèches noires concernent des réactions abiotiques : selon le pH, NO₂⁻ et NO₃⁻ peuvent être libérés sous formes de HONO et de HNO₃, NO peut être oxydé en quelques minutes en NO₂ par l'O₃ à l'intérieur du manteau neigeux ; HONO peut aussi être produit à partir de NO₂ et de la matière organique. HONO, NO et NO₂ peuvent donc être émis par la neige de façon non photochimique.

Ces transformations n'ont pas encore été étudiées sur notre site d'étude, elles ne peuvent donc pas être ignorées. En effet, lors d'une étude réalisée en collaboration avec des collègues du LGGE, l'outil isotopique nous a permis de démontrer que des émissions de NO, NO₂ et HONO (acide nitreux), par la couverture neigeuse près de la base de recherche arctique Ny-Ålesund en Norvège, pouvaient en plus de réactions physico-chimiques être également dues à des activités bactériennes (Fig. 11).

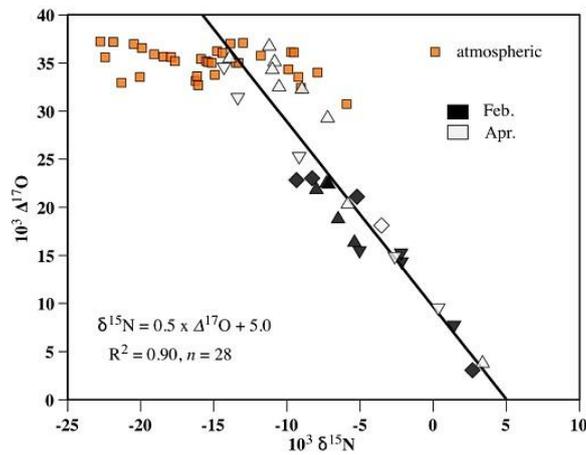


Figure 11. $\delta^{15}\text{N}$ et $\Delta^{17}\text{O}$ de N_{RS} (nitrate + nitrite) dans l'atmosphère et dans la neige de Ny-Ålesund. Les données atmosphériques sont représentées par des triangles orange. N_{RS} est distinguée en fonction de la profondeur dans le manteau neigeux (triangle pointe en haut = surface ; losange = subsurface ; triangle pointe en bas = bas. Les symboles noirs et blancs représentent les échantillons collectés en février et avril respectivement. Les variations de composition isotopique de N_{RS} sont interprétées comme résultant du mélange entre un réservoir atmosphérique et un réservoir biologique oxydant l'ammonium en nitrite et nitrate à l'intérieur du manteau neigeux.

Effets du manteau neigeux sur les sols subalpains

Les mesures de densité et de profondeur du manteau neigeux ont permis de transformer les concentrations des formes azotées de la neige en quantités déposées par unité de surface. Les valeurs varient entre 0.1 et 0.3 $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$, bien en deçà des 200 $\text{kgN}\cdot\text{total}\cdot\text{ha}^{-1}$ mesurées dans les sols ou des 46 $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ disponibles pour la végétation (Robson *et al.* 2007 ; Robson *et al.* 2010). Notre étude démontre ainsi que **les apports d'azote par le manteau neigeux restent négligeables par rapport aux quantités d'azote présentes dans les sols subalpains**, corroborant une étude sur des sols arctiques (Buckeridge & Grogan 2010). Cela reste valide pour chacune des formes azotées : l'azote organique de la neige ne représente que 0.1 % de ce qui est contenu dans les sols, les ions NO_3^- et NH_4^+ apportés par la neige comptent eux respectivement pour 3 et 0.2 %.

Même négligeables, ces faibles quantités d'azote sont tout de même transférées vers les sols au moment de la fonte. Une étude, à fine résolution spatiale et temporelle, n'a cependant pas permis de démêler les relations entre les stocks d'azote de la neige et ceux du sol (Clement *et al.* 2012). La littérature suggère que, en début de fonte et surtout pour la zone de bordure, l'azote du manteau neigeux ruissellerait avec l'eau sur les sols encore gelés (Sickman *et al.* 2003) ; il serait par la suite incorporé dans les stocks du sol majoritairement dans les zones de talus (Williams, Seibold & Chowanski 2009). Cet incorporation peut se faire par immobilisation microbienne, minéralisation ou adsorption sur la matière organique du sol (Williams *et al.* 1996 ; Lipson, Schmidt & Monson 1999 ; Baptist *et al.* 2008). Ce nouvel azote organique immobilisé peut tout à fait être ensuite libéré lors de la lyse cellulaire des microorganismes sous forme de DON. Concernant plus spécifiquement les NO_3^- de la neige, des approches isotopiques ont montré qu'ils n'étaient pas reliés aux pertes d'ions NO_3^- par les sols au cours de la fonte, mais que ces derniers provenaient de la nitrification (Spoelstra *et al.* 2001 ; Piatek *et al.* 2005). Dans notre étude, nous avons aussi mesuré des activités nitrifiantes significatives

ainsi que des pics de NO_3^- dans les sols subalpins qui disparaissaient par la suite car probablement lessivés ou dénitrifiés. **Etant donné la dominance des sols anaérobies fortement engorgés au moment de la fonte, cette dénitrification, c'est-à-dire la réduction microbiologique des ions NO_3^- en N_2 ou N_2O , représente certainement un puits pour les ions NO_3^- de la neige et du sol** (Brooks, Williams & Schmidt 1996 ; Brooks, Schmidt & Williams 1997 ; Williams, Brooks & Seastedt 1998 ; Filippa *et al.* 2009).

La réponse des variables édaphiques à la dynamique de la fonte

Notre étude a mis en évidence que le recyclage de l'azote dans les sols subalpins est surtout sensible à la fonte du manteau neigeux en raison de son impact sur les paramètres du sol (Clement *et al.* 2012). En effet, la distribution spatiale du manteau neigeux et la dynamique temporelle de la fonte sur les terrasses subalpines correspondent aux évolutions spatio-temporelles des températures, du pH ou de l'humidité des sols. Par exemple le pH des sols est significativement corrélé aux variables de températures (moyenne, mini, maxi, max-min ; calculées le jour de l'échantillonnage du sol ou moyennées pour les 7 et 30 jours précédents l'échantillonnage) et à la teneur en eau (Spearman $R = -0.18$, $p < 0.007$). Au vue de ces relations, **nous avons proposé que, lors de la fonte, l'eau associée influence les températures et l'humidité des sols, créant ainsi les conditions pour un lessivage d'éléments comme des acides organiques provenant du manteau neigeux, de la minéralisation de la matière organique ou du turn-over microbien.** Ce lessivage peut temporairement acidifier la solution du sol (Williams *et al.* 1994 ; Brooks, McKnight & Bencala 1999 ; Hood, Williams & Caine 2003). Les changements de température et d'humidité du sol pendant et après la fonte favoriseraient des activités microbiennes (nitrification) qui acidifient aussi le sol (Fitzhugh *et al.* 2003). L'eau de fonte ainsi enrichie, en composés dissous acides, diminuerait le pH des sols et des eaux de surface en début de printemps (Helliwell *et al.* 1998). Par conséquent, la quantité de neige accumulée sur les terrasses subalpines, et sa vitesse de fonte, influencent les paramètres physiques, chimiques et biologiques des sol qui, à leur tour, impacte le recyclage de l'azote et le pH de la solution du sol (Rixen *et al.* 2008). Toutefois, dans notre étude, les espèces azotées vont répondre de façon spécifique à ces variations édapho-climatiques de début de printemps.

Recyclage de l'azote dans les sols subalpins au cours de la fonte

Lorsque les terrasses sont sous la neige, l'assimilation d'azote par la végétation est limitée alors que dans le même temps des pertes de NO_3^- ont lieu illustrées par de fortes variations de concentrations. Ce phénomène est également observé au cours de la fonte des neiges. Ceci implique, au cours de l'hiver et sous le manteau neigeux, une alternance entre une minéralisation de l'azote, permettant aux NO_3^- de s'accumuler, et des épisodes de « flush » de ces NO_3^- probablement dus au lessivage ou à la

dénitrification (Williams *et al.* 1995 ; Hagedorn *et al.* 2001 ; Edwards, Scalenghe & Freppaz 2007). De façon contrastée, les ions NH_4^+ et DON ont tendance à s'accumuler vers le talus au cours de la fonte. Un manteau neigeux plus profond vers le talus peut maintenir localement des conditions édapho-climatiques stables jusqu'au moment de la fonte (T1, Fig. 7A), retardant ainsi le turn-over microbien. Pourtant, les différentes zones des terrasses ne se différenciaient pas par leurs taux de minéralisation entre T0 et T1, et ce malgré les 10 jours de décalage dans la reprise des fluctuations jour-nuit des températures des sols. D'autres processus seraient donc à l'origine de ces accumulations de NH_4^+ et de DON à T0 : la réduction dissimilative des NO_3^- (Stanford, Vanderpol & Dzienia 1975) ou la libération de DON par un turn-over de la biomasse microbienne plus important dans les zones de bordure.

Quoiqu'il en soit, la minéralisation de l'azote a bien lieu dans les sols de toutes les zones aussi bien avant que pendant la période de fonte. Ceci suggère que l'azote organique de la neige ou du sol peut être immobilisé par les microorganismes et minéralisé en NH_4^+ ; ce dernier peut ensuite être nitrifié en NO_3^- ou se fixer sur le complexe argilo-humique (Hagedorn *et al.* 2001). La chute de pH observée dans ces sols supporte cette idée. De plus, les changements très dynamiques des conditions édapho-climatiques au cours de la fonte (pH, humidité, température) peuvent être responsables d'un turn-over microbien qui libère du DON. Bien que non mesurée dans cette étude, une pénurie croissante en carbone labile pour la croissance et l'activité microbienne, en plus des stresses osmotiques et redox lors de la fonte, peuvent aussi être impliquée dans la mort, la lyse et la libération des contenus cellulaires microbiens (Schimel, Balser & Wallenstein 2007).

Dans des prairies alpines, Brooks, Williams and Schmidt (1998) ont trouvé une relation positive entre profondeur du manteau neigeux et processus du cycle de l'azote, en particuliers la production de NO_3^- . Ici, les activités de minéralisation de l'azote dans nos sols subalpins n'ont pas montré de forte structuration spatiale le long du gradient d'enneigement sur les terrasses (Fig.12). Ces processus étaient donc faiblement impactés par l'épaisseur du manteau neigeux ; des conditions édapho-climatiques homogènes dominaient, à cette échelle, pour les activités microbiennes du sol. Cette **homogénéité spatiale** à un temps T était d'ailleurs confirmée par des valeurs similaires de pH, d'humidité et des teneurs en matières organiques dans les différentes zones.

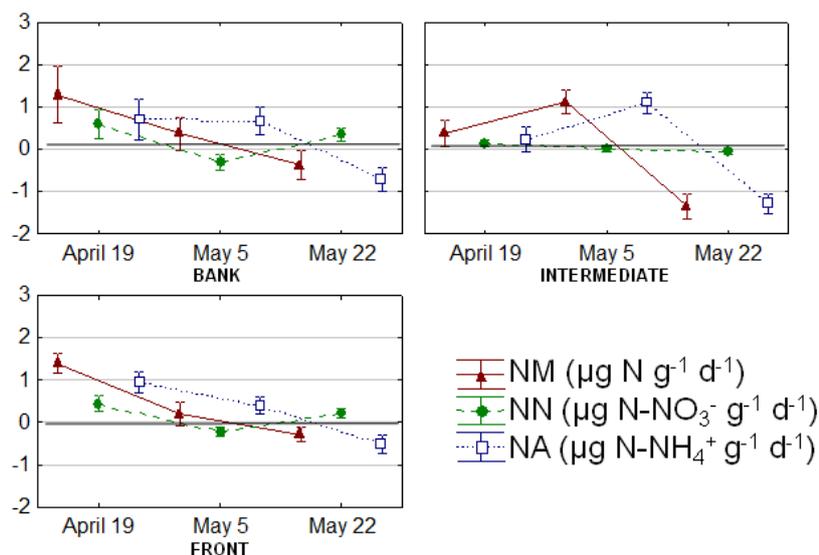


Figure 12. Evolution des taux moyens ($n=9$, \pm ES) de minéralisation nette (NM), d'ammonification nette (NA) et de nitrification nette (NN) des sols de terrasses subalpines au cours de la période de fonte pour chacune des zones d'étude.

Un relevé botanique, en période de végétation par la méthode du point-carré (Daget & Poissonnet 1971), le long de transects allant de la bordure au talus, a révélé que la composition végétale était elle aussi homogène sur l'ensemble des terrasses. Nous suspectons les pratiques agricoles (labours, fauche, pâturage...) d'être à l'origine de cette homogénéisation.

De manière contrastée, les activités de minéralisation se sont révélées être extrêmement sensibles à la dynamique temporelle de la fonte et à ses effets directs et indirects sur les sols (Rixen *et al.* 2008). Globalement, les processus du cycle de l'azote mesurés dans notre étude, et qui sont le fait d'activités microbiennes, ont diminué d'intensité après le début de la fonte ; ceci corrobore des travaux menés en zones alpines (Brooks, Williams & Schmidt 1996 ; Brooks, Williams & Schmidt 1998 ; Baptist *et al.* 2008). La diminution de la minéralisation nette d'azote au cours de la fonte était principalement imputable à un déclin de l'activité ammonifiante alors que la nitrification restait stable. En d'autres termes, la production de NH_4^+ par les sols était limitée alors que la production de NO_3^- demeurait fixe, alors même que cette dernière nécessite la première. Ceci implique soit une pénurie croissante en DON labile pour les bactéries ammonifiantes, soit une capacité ammonifiante des microbes de plus en plus limitée au cours de la fonte. Au regard de la réduction de moitié des teneurs en DON observées au cours de la fonte, et ce de façon simultanée à la baisse d'activité ammonifiante, nous suspectons effectivement un effet limitant de cette ressource. Bien que non mesurée dans cette étude, le prélèvement d'azote par la végétation a probablement augmenté en fin d'étude et peut diminuer les stocks d'azote des sols subalpins (Bardgett 2005). Une utilisation précoce de l'azote par la végétation et par les algues du sol en fin de période de fonte peut donc impacter la minéralisation. De plus, une utilisation préférentielle des NH_4^+ par la biomasse microbienne pour l'immobilisation peut aussi diminuer les stocks de NH_4^+ comme suggéré lors d'une étude parallèle sur les mêmes terrasses (Robson

et al. 2010) et pour les sols alpins (Fisk & Schmidt 1995 ; Fisk, Schmidt & Seastedt 1998). Enfin, la diminution des stocks de NH_4^+ peut aussi provenir de leur fixation sur le complexe argilo-humique (CAH) ou de leur volatilisation. Néanmoins, la volatilisation sous forme NH_3 est seulement possible lorsque les sols sont basiques comme en début de période de fonte, mais les faibles températures et leurs fortes teneurs en Ca^{2+} (Robson, données non publiées) ont probablement limité ce processus (Smith, Wright & Parick 1983 ; Bouwman, Van Drecht & Van der Hoek 2005).

Couverture neigeuse subalpine et décomposition des litières végétales

Bien que la répartition des précipitations soit difficile à spécifier en zone subalpine (Durand *et al.* 2009a ; 2009b), les modèles climatiques prévoient des augmentations de températures qui entraîneront, en altitude, des variations importantes dans la répartition entre chutes de pluie et de neige et dans la nature du manteau neigeux (Bavay *et al.* 2009). Il est attendu une augmentation de la variabilité de la R_T (Fig. 9) de ce dernier, elle-même reliée à la densité de la neige qui évolue avec pluies et épisodes de réchauffement hivernaux. Lors de la campagne 2006 cette densité variait de 0.22 à 0.42 g.cm^{-3} selon la profondeur et la date de prélèvement ; ceci a ainsi révélé la présence de couches de regel avec une éventuelle perte de pouvoir isolant et des conséquences sur le fonctionnement des sols sous-jacents et la reprise de végétation (Rixen *et al.* 2008). Il est donc probable que les processus biologiques à l'interface sol-neige soient aussi impactés. Parmi eux, **la décomposition des litières** et sa sensibilité au manteau neigeux (épaisseur, structure) ont reçu peu d'attention en zone subalpine alors même qu'elles participent à la formation de la matière organique du sol et aux stocks de carbone et d'azote (Gavazov 2010). Dans ce contexte, nous avons exploré la dynamique hivernale 2008-2009 de la décomposition de la litière de deux espèces végétales (*F. paniculata* et *Dactylis glomerata*), son importance, et ses relations avec les caractéristiques du manteau neigeux ; nous avons pour cela utilisé un dispositif expérimental rigoureux (Saccone *et al.* 2012) (Fig. 13). Les espèces végétales choisies sont contrastées en termes de traits fonctionnels : *F. paniculata* est considérée comme une espèce conservatrice (C/N des feuilles élevé, croissance lente, tissus à durée de vie prolongée) dominante lorsque les activités agricoles cessent sur les prairies subalpines ; *D. glomerata* correspond à une espèce plus exploitatrice (faible C/N, croissance rapide, durée de vie courte) présente sur les prairies exploitées (fertilisation et/ou fauche, voir partie n°2).

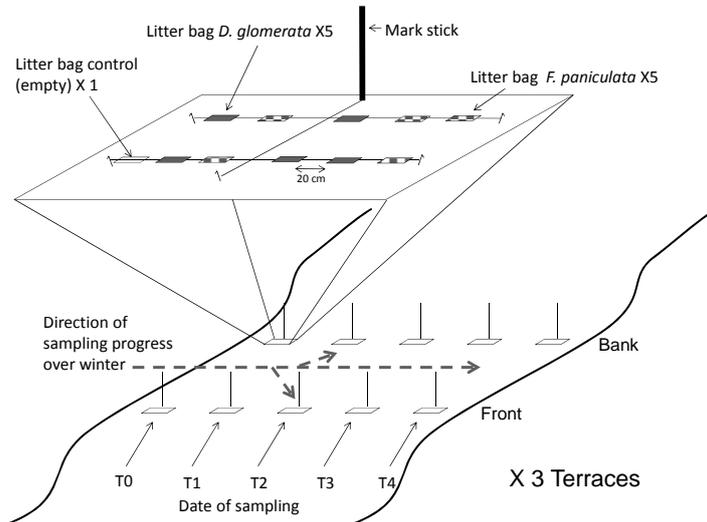


Figure 13. Dispositif expérimental du suivi de la décomposition des litières au cours de l'hiver 2008-09.

Nous avons mesuré des constantes de décomposition k variant de 0.152 an^{-1} pour *F. paniculata* en bordure à 0.658 an^{-1} pour *D. glomerata* en zone de talus ; à la fin de l'expérimentation, la perte de masse des litières atteignait 10 et 33 % respectivement pour *F. paniculata* en bordure et *D. glomerata* en talus. Bokhorst *et al.* (2010) ont proposé que les différences de masse de la litière entre début et fin d'hiver représentaient principalement une désagrégation automnale de composés organiques plutôt qu'une réelle décomposition hivernale. Cependant leur étude, et bien d'autres, s'est contentée de comparer les masses de litières avant et après l'hiver sans faire de mesures dans l'intervalle. **Nos résultats invalident cette hypothèse pour les terrasses subalpines** car nous avons mesuré les pertes de masse sous le manteau neigeux à trois occasions entre novembre 2008 et mai 2009, garantissant que les valeurs enregistrées dans ces intervalles étaient bien dues à la décomposition. De plus, contrairement aux modèles classiques de décomposition des litières (Coûteaux, Bottner & Berg 1995), nous n'avons pas mesuré de pertes précoces de masses, dues à un éventuel entrainement de composés organiques, mais plutôt une **diminution régulière de la masse de litière** au cours de l'hiver (Fig. 14).

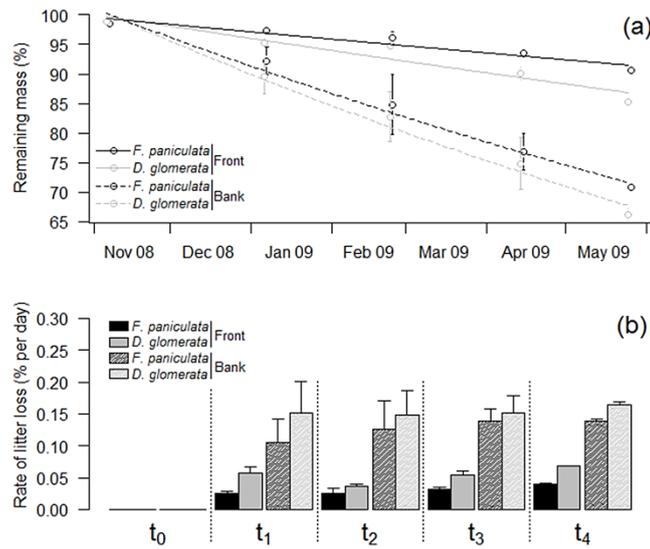


Figure 14. Moyennes (\pm SE, n=3) (a) de la masse de litière restante en pourcentage de la masse initiale et (b) des taux de décomposition en pourcentage de la masse initiale et par jour. Les tracés des masses de litière restantes représentent le modèle exponentiel $xt = e^{-kt} / x_0$. Les lignes pleines représentent les bordures, les lignes pointillées représentent les talus. Les lignes noires représentent *F. paniculata*, et les lignes grises la litière de *D. glomerata*.

Nos résultats confirment donc que la décomposition des litières a bien lieu au cours de l'hiver sous la neige en zone subalpine, y compris en zone de bordure, avec un fort effet des caractéristiques physiques du manteau neigeux. Une couverture neigeuse permanente, épaisse et à R_T plus élevée, est présente au niveau des talus et permet à la litière d'être décomposée **3 fois plus vite** qu'au niveau des bordures. Dans cette zone, des températures stables proches de zéro ont été mesurées avec seulement 20-cm de neige. Ceci confirme que le pouvoir isolant de la neige provient aussi de sa R_T (Fig. 9), même si la période sans neige de décembre-janvier a probablement entraîné la mort d'une grande partie des microorganismes limitant ainsi leur capacité de décomposition.

Ainsi une réduction de la R_T de la neige, due à un amincissement du manteau neigeux ou à une conductivité thermique plus élevée, augmentera le risque d'événements de gel-dégel et, selon nos résultats, réduira le taux de décomposition des litières au cours de l'hiver. Etant donné que la décomposition des litières est une source importante de nutriments pour les prairies subalpines généralement oligotrophes (Seastedt *et al.* 2004 ; Quetier, Thebault & Lavorel 2007 ; Robson *et al.* 2010), son ralentissement aura des conséquences sur la fertilité des sols et le fonctionnement de ces **écosystèmes au risque de favoriser des espèces conservatives comme *F. paniculata***. Cette dominance peut entraîner un effet de "feed-back" positif diminuant encore le taux de décomposition annuel car ces espèces conservatives augmenteront la proportion de litière plus difficile à décomposer. Il est aussi important de garder à l'esprit qu'en Europe les prairies subalpines sont de plus en plus souvent abandonnées et que, sur notre site d'étude, l'arrêt de la fauche favorise la dominance de *F. paniculata* (Quetier, Thebault & Lavorel 2007). **De tels effets synergétiques entre changements de pratiques agricoles et changement climatique posent question quant à la conservation de la**

biodiversité de ces agroécosystèmes ; leurs valeurs patrimoniale et pastorale dépendent en effet de ce service écosystémique. Cependant, un ralentissement de la décomposition des litières peut aussi favoriser le stockage du carbone dans ces sols qui est un autre des services écosystémiques des prairies subalpines.

Un autre résultat important de ces travaux concerne l'effet très limité de la qualité de la litière sur les taux de décomposition en période hivernale. Une méta-analyse mondiale de Cornwell *et al.* (2008) a conclu que la qualité de la litière affectait les taux de décomposition de la même façon que les conditions climatiques ; dans les écosystèmes froids, certains travaux ont cependant montré qu'elle avait un effet plus important (Shaw & Harte 2001 ; Baptist, Yoccoz & Choler 2010). Ces résultats sont toutefois issus de comparaison entre types fonctionnels végétaux (PFT) très différents. Dans notre étude, nous comparons la décomposition de deux herbacées beaucoup plus proches en termes de décomposabilité que les espèces contrastées de ces études (Dorrepaal 2007). Pour *F. paniculata* et *D. glomerata*, le rapport C/N de leur litière évolue de façon similaire au cours de l'hiver même si *F. paniculata* possède des valeurs plus élevées (Fig. 15). Au niveau des bordures leur ratio C/N reste constant au cours de l'hiver alors qu'il diminue fortement en zone de talus en raison d'une augmentation des teneurs en azote ; cette évolution résulte probablement de l'immobilisation d'azote minéral par la microflore au cours de la décomposition hivernale. Ce phénomène est important à prendre en considération pour la rétention d'azote du système, et donc pour sa fertilité, face aux risques importants de lessivage et de dénitrification au cours de la fonte.

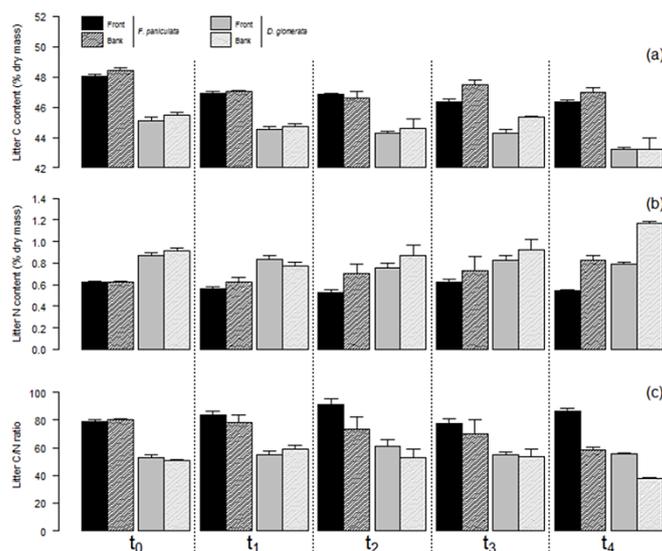


Figure 15. Evolution des teneurs moyennes (\pm SE, n=3) en C (a) et N (b) en pourcentage de masse et du rapport C/N des litières mesurée au cours de l'hiver sous des manteaux neigeux contrastés.

Conclusion et Perspectives

Ces travaux ont permis de caractériser le gradient d'accumulation de la neige sur les terrasses subalpines de l'adret de Villar d'Arène avec un manteau neigeux plus épais vers les talus. Les quantités d'azote organique et inorganique apportées ou capturées par la neige suivent le même gradient. Ces dépôts atmosphériques neigeux restent négligeables en comparaison des stocks d'azote présents dans les sols quelle que soit l'espèce azotée considérée. Enfin, les relations entre l'azote de la neige et celui des sols sont spatialement et temporellement limitées. La décomposition des litières se fait de façon régulière sous la neige, avec des taux 2 à 3 fois plus rapides vers le talus où le manteau neigeux est plus épais, permanent et possède une plus grande R_T . La qualité de la litière n'influe sur ces taux de minéralisation que lorsque la couverture neigeuse est faible ; les espèces exploitatives sont alors les plus rapides à être décomposées.

Lorsque le manteau neigeux commence à fondre, les apports d'azote par la neige sont d'abord entraînés par ruissellement sur les sols encore gelés puis incorporés dans l'eau du sol pour y être transformés par des processus biotiques ou abiotiques.

Les taux de minéralisation et les stocks d'azote ne varient pas significativement le long des gradients d'enneigement mais, à l'échelle des terrasses, ils se sont révélés extrêmement sensibles à la dynamique temporelle de la fonte et à ses effets directs et indirects sur les sols. Lors du dégel, les sols subissent en effet des changements rapides et importants de température et d'humidité qui sont les principaux leviers de forçage du cycle de l'azote. Ainsi, les sols accumulent des ions NH_4^+ et DON pendant la fonte alors que les ions NO_3^- sont produits puis éliminés. Dans le même temps, les taux d'ammonification de l'azote diminuent au cours de la fonte, probablement en raison d'une pénurie de DON ; ceci implique que les composés organiques labiles deviennent de plus en plus limitant. Ce ralentissement du recyclage de l'azote pendant la fonte peut aussi provenir 1) de la chute du pH des sols en raison, entre autres, de la nitrification, 2) du turn-over microbien lié à un manque de ressources organiques facilement minéralisables.

Les sols subalpins, au cours de la période de fonte des neiges, passent donc d'un rôle de puits à celui de source d'azote (Heuer, Brooks & Tonnessen 1999). Pour clarifier la réponse des bassins versants subalpins face aux changements globaux (enneigement, dynamique de fonte, structure du manteau neigeux...) en termes de recyclage des nutriments, les perspectives demeurent nombreuses : traçage isotopique, microbiologie moléculaire, activités dénitrifiantes *in situ* ou potentielles, mesures des pertes d'azote par ruissellement et par lessivage.

Parmi ces perspectives, le projet NATEAU (soumis à l'ANR en collaboration avec J. Savarino du LGGE) propose d'utiliser une **approche multi-isotopique pour tracer les ions NO_3^- d'origine**

atmosphérique ($\text{NO}_{3\text{atm}}$) en montagne, qui circulent dans les sols et les cours d'eau. L'augmentation des dépôts de $\text{NO}_{3\text{atm}}$ dans les régions de montagne, maintenant bien documentée par les carottes de glace alpine et les inventaires d'émission des pays européens, implique des changements des apports d'azote bio-disponibles. Ces modifications peuvent perturber l'état de la biodiversité (plantes, herbivores et microbes), des sols et des nutriments (C, N), et conduire à une vulnérabilité accrue des services offerts aux sociétés par ces écosystèmes (ressource en eau potable, contrôle de l'érosion, biodiversité, agriculture, éco tourisme) (Vitousek *et al.* 1997 ; Aber *et al.* 1998). Même si, dans notre zone d'étude, les quantités de $\text{NO}_{3\text{atm}}$ apportées par la neige se sont révélées négligeables par rapport aux stocks des sols, nos travaux ne se sont intéressés qu'à la déposition hivernale. **L'impact de l'augmentation des dépôts annuels de $\text{NO}_{3\text{atm}}$ reste peu étudié et mal compris dans des bassins versants de montagne limités en azote bio-disponible** (Ohte *et al.* 2004) en absence d'outils spécifiques. De surcroît, **la synergie entre cette augmentation de l'azote disponible et les changements d'utilisation des sols par l'agriculture n'est pas étudiée.**

Grâce à la signature isotopique (^{17}O , ^{18}O , ^{15}N) des $\text{NO}_{3\text{atm}}$, leurs dépôts seront quantifiés et tracés dans les précipitations, les eaux, les sols et la végétation. La mesure des abondances naturelles en ^{15}N et ^{13}C dans la végétation, combinée au traçage isotopique des $\text{NO}_{3\text{atm}}$, représente une opportunité de quantifier leur impact sur les écosystèmes. Le suivi de l'évolution de ^{17}O et ^{15}N du $\text{NO}_{3\text{atm}}$ fournira des informations sur les principaux processus biotiques et abiotiques impliqués dans la dynamique de l'azote. Finalement, cette analyse multi-isotopique sur des ions NO_3^- de l'eau, incluant la mesure de ^{17}O , et associée à celle de ^{15}N des plantes et des sols, présente aussi le potentiel de fournir un indicateur du niveau de saturation en azote d'un écosystème ; elle permet en effet la distinction entre le $\text{NO}_{3\text{atm}}$ et le NO_3^- en provenance d'autres sources.

En conséquence, notre projet se concentrera sur trois questions fondamentales :

- 1- Quelle est la proportion de dépôt du nitrate atmosphérique humide (précipitation) et sec (sédimentation) dans les écosystèmes de haute altitude ?
- 2- *In situ*, quelle proportion de $\text{NO}_{3\text{atm}}$ retrouve-t-on dans les sols en fonction des caractéristiques du terrain (altitude, historique d'utilisation des sols, diversité des plantes) ? Quelle part de l'azote prélevé par la végétation provient du $\text{NO}_{3\text{atm}}$?
- 3- Peut-on utiliser le signal isotopique de $\text{NO}_{3\text{atm}}$ dans l'eau des sols et des plantes comme **un indicateur de la saturation en azote** des sols ou des écosystèmes ?

Un autre aspect en cours de développement concerne **les activités et la composition des communautés microbiennes des sols au cours de l'hiver sur les terrasses subalpines** sous différents régimes d'enneigements (durée, profondeur, R_T ...). Des mesures de nitrification (NEA) et

de dénitrification (DEA) potentielles, ainsi qu'une quantification des abondances des bactéries nitrifiantes (*AOA*, *NOB*) et dénitrifiantes (*nirK*) ont été faites au cours de l'hiver 2008-09 par nos collègues du Laboratoire d'Ecologie Microbienne de Lyon. L'exploitation des données est en cours mais semble déjà montrer que la microbiologie des sols subalpins au cours de l'hiver est influencée par l'évolution temporelle du manteau neigeux.

L'ensemble de ces travaux montre que l'enneigement et la fonte des neiges jouent sur la dynamique et le fonctionnement du recyclage de l'azote sur des prairies subalpines en terrasse. Toutefois, ces agroécosystèmes sont aussi soumis à une autre perturbation pendant la période de végétation : les pratiques agricoles. Celles-ci peuvent modifier les communautés végétales et microbiennes, ainsi que leurs réponses aux perturbations physiques étudiées ici. Cette synergie reste à approfondir pour faire suite aux résultats liant qualité des litières et enneigement. Quoiqu'il en soit, le fonctionnement de prairies subalpines, avec divers historiques de pratiques agricoles, a été étudié et représente un premier pas majeur vers une compréhension globale.

Fonctionnement des prairies agricoles subalpines et diversités fonctionnelles végétale et microbienne

(Robson *et al.* 2007, 2010, Grigulis *et al.* 2012, Legay *et al.* in prep, Grassein *et al.* in prep)

Cette seconde partie est une synthèse de travaux effectués et publiés en collaboration avec des chercheurs du LECA (S. Lavorel, M. Robson, K. Grigulis, F. Grassein, F. Baptist, B. Mouhamadou, L. Sage, R. Geremia), du Laboratoire d'Ecologie Microbienne de l'Université de Lyon (X. Leroux, F. Poly, T. Pommier, A. Cantarel), du Laboratoire de Physiologie Végétale et Biotechnologies de Dijon (M.N. Binet), et de travaux menés lors du projet Européen VITAL (Univ. Grenoble, CNRS, Univ. Innsbruck, Univ. Barcelona, Univ. Munich, Univ. Caen (EVA), Univ. Lyon (LEM), Univ. Lancaster) au cours duquel j'ai encadré un étudiant en thèse (N. Legay).

Dans les écosystèmes herbacés à fortes valeurs patrimoniale et pastorale la disponibilité de l'azote pour la végétation et les microorganismes varie avec les conditions environnementales et les activités agricoles (Vitousek & Howarth 1991). Celles-ci influencent la fertilité des sols soit directement par des apports d'engrais (Makarov *et al.* 2003), soit indirectement en changeant la composition des communautés végétales (Collins *et al.* 1998 ; Patra *et al.* 2006). La fauche et le pâturage accélèrent le recyclage de l'azote (Bardgett, Wardle & Yeates 1998 ; Gusewell, Jewell & Edwards 2005), favorisent la croissance végétale aérienne et souterraine (Leriche *et al.* 2001), et l'exsudation racinaire (Lipson & Schmidt 2004).

Les prairies de Villar d'Arène, étudiée par Quetier, Thebault and Lavorel (2007), possèdent une diversité fonctionnelle végétale qui varie en fonction de leur topographie (terrasse ou pente) et de leur trajectoire agricole (pratiques passées et actuelles : fertilisation organique, fauche, pâturage). Par exemple, parmi les mesures de traits foliaires agrégés à l'échelle des communautés (Garnier *et al.* 2004), la teneur en azote des feuilles (LNC) suggère que les communautés végétales subalpines deviennent limitées en azote lorsque l'intensité des pratiques diminue (arrêt de la fertilisation, arrêt de la fauche).

Ces traits foliaires décrivent un continuum de fertilité décroissante lorsque fertilisation et fauche sont abandonnées. Ainsi, les prairies fauchées et fertilisées sont les plus productives ; elles sont constituées de communautés végétales exploitatrices avec des dicotylédones ou de grandes herbacées à croissance rapide. A l'opposé, les prairies non fauchées sont moins productives et tendent à être dominées par des plantes en touradons (*F. paniculata*) à stratégies plus conservatrices (croissance lente, teneur en C plus élevée...) (Fig. 16).

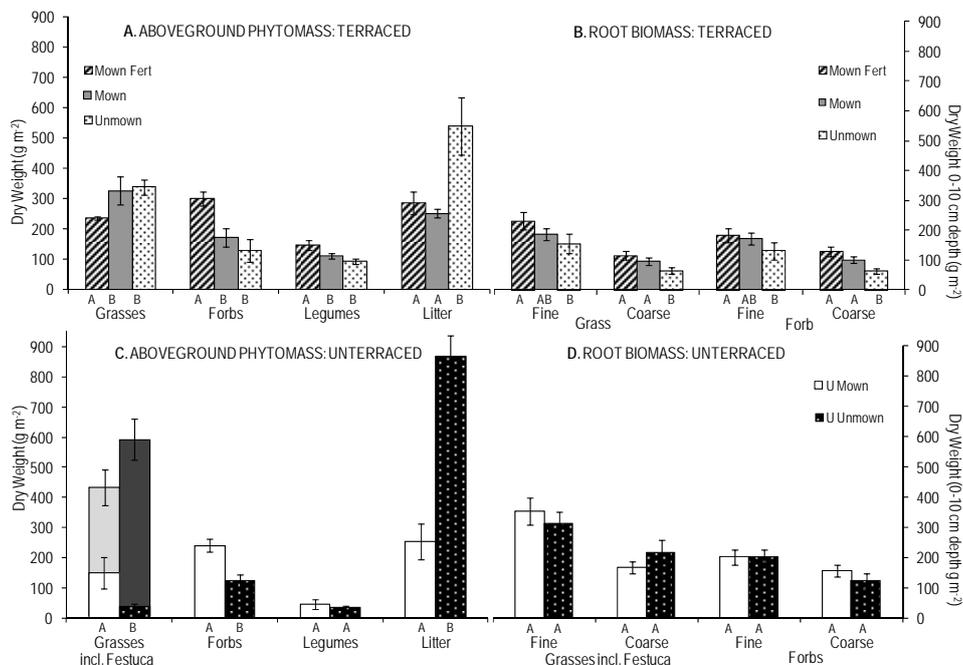


Figure 16. Biomasses aérienne et racinaire des communautés végétales en Juin 2005 sur chaque trajectoire en terrasse (A) ou en prairies de pente (B). Les valeurs pour *F. paniculata* (barres grises) en prairies de pente sont distinguées des autres herbacées. Les biomasses de racines fines (diamètre < 2 mm) et épaisses sont moyennées entre 0-15 cm de profondeur. Les valeurs pour 4 quadrats de 200 cm² par parcelles ont été moyennées pour chacune des 3 parcelles de chaque trajectoire ± 1 SE.

Nous avons donc émis l'hypothèse que les pools et flux d'azote dans les sols de ces prairies répondaient eux-aussi aux gradients de pratiques (ou trajectoires) et aux diversités fonctionnelles végétales. Spécifiquement, la disponibilité et la production/consommation des ions NO₃⁻ et NH₄⁺ devraient diminuer avec l'arrêt de la fertilisation et de la fauche et entraîner une forte compétition entre végétation et microorganismes du sol pour ces ressources (Schimel & Bennett 2004). Pour tester ces hypothèses, nous avons comparé les pools d'azote extractibles (KCl) et bio-disponibles (resin bag), ainsi que les activités potentielles nitrifiantes (NEA) et dénitrifiantes (DEA) des sols de cinq trajectoires agricoles typiques de l'adret de Villar d'Arène au cours d'une saison de végétation :

- **trajectoire 1 ou MMT** : terrasse anciennement labourée, aujourd'hui fauchée et fertilisée
- **trajectoire 2 ou MT** : terrasse anciennement labourée, aujourd'hui fauchée et non fertilisée
- **trajectoire 3 ou AT** : terrasse anciennement labourée et fauchée, aujourd'hui pâturée
- **trajectoire 4 ou MM** : prairie non labourée, aujourd'hui fauchée
- **trajectoire 5 ou AM** : prairie non labourée et autrefois fauchée, aujourd'hui abandonnée

Elles se distinguent aussi par leurs caractéristiques pédologiques et floristiques (Tableau 1).

Tableau 1. Valeurs moyennes \pm ES des (a) paramètres physiques du sol, (b) caractéristiques chimiques du sol, et (c) de la composition floristique de 3 terrasses and 2 prairies de pente. Les différentes lettres à l'intérieur des groupes représentent des différences à $p < 0.05$.

	Terrasses à 1800 m			Prairies de pente à 2100 m	
	MMT	MT	AT	MM	AM
<i>(a) Paramètres physiques</i>					
Argiles (%)	32.8 \pm 1.8 ^A	34.3 \pm 1.2 ^A	25.9 \pm 1.6 ^B	32.8 \pm 2.2 ^A	32.9 \pm 1.6 ^A
Limons (%)	45.4 \pm 2.0 ^A	43.5 \pm 1.3 ^A	41.3 \pm 1.9 ^A	45.6 \pm 3.1 ^A	47.7 \pm 1.6 ^A
Sables (%)	21.8 \pm 3.2 ^A	21.5 \pm 2.2 ^A	32.8 \pm 3.4 ^B	24.8 \pm 5.2 ^A	19.4 \pm 2.9 ^A
Graviers (%)	33.7 \pm 2.2 ^A	40.9 \pm 2.3 ^B	56.1 \pm 0.2 ^C	13.9 \pm 1.7 ^A	16.1 \pm 1.8 ^A
Densité (g cm ⁻³)	1.3 \pm 0.1 ^{AB}	1.2 \pm 0.1 ^{AB}	1.3 \pm 0.1 ^B	1.1 \pm 0.1 ^A	1.2 \pm 0.1 ^{AB}
<i>(b) Chimie du sol</i>					
C : N	11.0 \pm 0.8 ^A	12.0 \pm 0.6 ^A	13.9 \pm 0.3 ^B	11.7 \pm 0.3 ^A	11.5 \pm 0.3 ^A
Carbone organique (%)	14.3 \pm 1.9 ^{AB}	16.4 \pm 1.1 ^B	15.8 \pm 0.5 ^B	12.4 \pm 1.0 ^C	10.6 \pm 0.4 ^C
N-NO ₃ ⁻ (μ g N g ⁻¹ soil)	29.1 \pm 2.9 ^A	23.9 \pm 2.1 ^{AB}	21.6 \pm 2.0 ^B	7.0 \pm 0.6 ^C	6.4 \pm 1.6 ^C
N-NH ₄ ⁺ (μ g N g ⁻¹ soil)	29.7 \pm 2.0 ^A	25.3 \pm 0.6 ^B	22.9 \pm 0.9 ^C	45.7 \pm 4.8 ^D	48.7 \pm 4.5 ^D
N Total (mg g ⁻¹)	11.6 \pm 2.1 ^A	11.9 \pm 0.7 ^A	9.8 \pm 0.2 ^{AB}	9.2 \pm 0.7 ^{AB}	7.8 \pm 0.1 ^B
pH _{eau}	7.2 \pm 0.3 ^A	7.6 \pm 0.1 ^B	7.9 \pm 0.1 ^C	5.6 \pm 0.3 ^D	6.3 \pm 0.3 ^E
<i>(c) Composition végétale</i>					
Légumineuses (%)	10.8 \pm 4.1 ^A	19.3 \pm 5.4 ^A	21.8 \pm 4.8 ^A	7.9 \pm 1.6 ^A	14.7 \pm 2.7 ^B
Herbacées (%)	45.8 \pm 3.2 ^A	60.6 \pm 6.1 ^B	56.1 \pm 5.3 ^B	38.7 \pm 5.2 ^A	73.4 \pm 3.9 ^B
Dicotylédones (%)	43.5 \pm 4.5 ^A	20.1 \pm 6.6 ^B	22.1 \pm 6.7 ^B	53.3 \pm 5.4 ^A	11.9 \pm 3.8 ^B

Nous nous sommes aussi intéressés aux rôles respectifs des communautés végétales et microbiennes dans l'utilisation de la ressource azotée, et à leurs variations selon les cinq trajectoires agricoles choisies. Pour cela, nous avons effectué un traçage isotopique de nitrate d'ammonium marqué (¹⁵NH₄⁺, ¹⁵NO₃⁻) injecté dans les sols de 15 prairies en période de pic de biomasse (juillet). Cette approche a permis de suivre, jusqu'à 1 mois après l'injection, l'azote marqué dans différents compartiments (sol, biomasses microbienne et végétale) et de calculer des flux d'absorption d'azote inorganique par les microorganismes du sol et les communautés végétales (biomasses aériennes et racinaires des herbacées, dicotylédones et légumineuses).

Globalement, **nos résultats illustrent comment des changements de diversité fonctionnelle et de composition des communautés végétales, qui s'opèrent lorsque l'intensité des pratiques agricoles décroît, se répercutent en diminuant les stocks d'azote et la fertilité des prairies subalpines** (Fig. 17). Ces relations sont évidentes pour les terrasses mais plus complexes pour les prairies de pentes où d'autres paramètres viennent troubler le jeu (voir plus loin). Quoiqu'il en soit, ces travaux confirment qu'une diminution de l'intensité des pratiques agricoles influence le cycle de l'azote en réduisant les flux vers le compartiment végétal et le sol : l'assimilation azotée par les microorganismes reste quant à elle relativement stable et importante (Fig. 17).

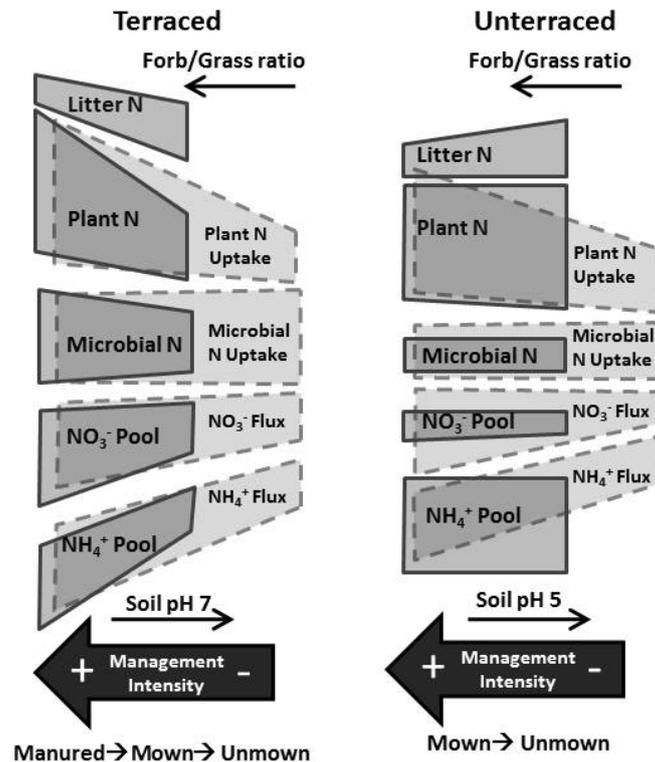


Figure 17. Schéma de l'évolution des stocks et des flux d'azote sur les prairies subalpines en terrasse et en pente le long d'un gradient d'intensité d'usage agricole. La taille des boîtes est proportionnelle à la taille des stocks (Tableau 2) et des flux (Tableau 3) calculés par unité de surface.

Le poids de l'histoire des pratiques

Le premier résultat frappant concerne l'impact, parfois irréversible, de l'histoire des pratiques agricoles sur certaines propriétés abiotiques des sols. C'est le cas du pH du sol qui est neutre en terrasses et acide en prairies de pente (Tableau 1). Ce contraste résulte de l'ancienne activité de labour sur les terrasses qui a distribué, de façon homogène dans le profil de sol, des graviers de calshists riches en CaCO_3 ; ces derniers libèrent des Ca^{2+} prompts à maintenir le pouvoir tampon du sol. Cet environnement est favorable pour les activités microbiennes comme la nitrification qui produit des ions NO_3^- et participe à la fertilité du sol (Myrold 1998). A l'opposé, les prairies de pente n'ont jamais été labourées et le pH du sol y est beaucoup plus acide. Cet acidité limite fortement la capacité d'échange cationique des sols et la nitrification (Lambers, Chapin & Pons 1998) (Fig. 18) ; elle peut expliquer la plus faible disponibilité de l'azote en prairies de pente (Tableau 2). En fait, les teneurs en NH_4^+ et NO_3^- des sols obtenues par extraction au KCl ou par la méthode des "resin bags", ainsi que les flux d'azote absorbés par la végétation, permettent bien d'établir que les terrasses sont plus fertiles que les prairies de pente (Fig. 1). Par exemple, les stocks et l'utilisation du NO_3^- sont effectivement plus importants sur les terrasses. Par contre, les teneurs en NH_4^+ sont plus élevées sur les prairies de pentes, sans doute en raison du blocage de la nitrification et de la volatilisation en raison de l'acidité des sol ou d'autres mécanismes (voir plus bas) (Bardgett 2005 ; Zeglin *et al.* 2007) (Fig. 17 et 18).

En définitive, ce contraste dans l'acidité des sols, en plus des différences d'altitude et de profondeur des sols, obligent à considérer séparément les terrasses et les prairies de pente lorsque l'on veut s'intéresser à l'impact des trajectoires.

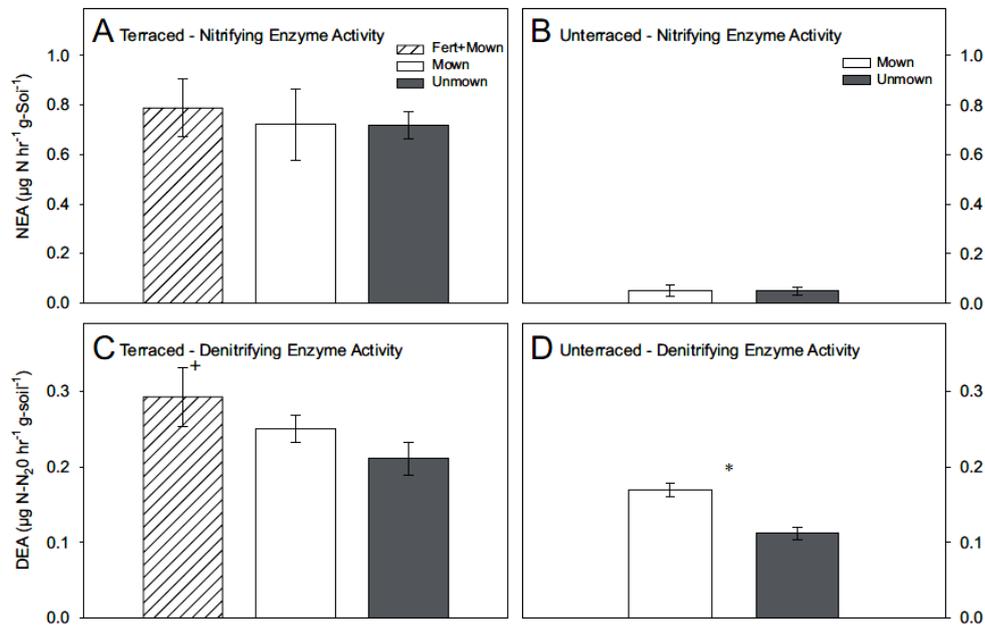


Figure 18. Nitrification (NEA) et dénitrification (DEA) potentielles moyennes (\pm ES) mesurées sur des sols de prairies subalpines en terrasse ou en pente et soumis à différentes trajectoires de pratiques agricoles.

Cycle de l'azote sur les terrasses subalpines

Les stocks et les flux d'azote plus élevés dans les terrasses fertilisées et fauchées (Tableaux 2 et 3), confirment qu'une assimilation plus intense de l'azote par la végétation et les microbes de ces prairies ne diminue pas les teneurs en azote du sol mais, au contraire, augmente sa disponibilité en accélérant son retour au sol (Ashton *et al.* 2008 ; Van der Heijden, Bardgett & van Straalen 2008).

Tableau 2. (A) Quantités de nitrate (NO_3^-), d'ammonium (NH_4^+) et (B) d'azote microbien dans les 10 cm de sols de chaque trajectoire avant injection, (C) Quantités d'azote dans la végétation (aérien et racines) et dans la litière. Les valeurs pour 4 quadrats de 200 cm^2 par parcelles ont été moyennées pour chacune des 3 parcelles de chaque trajectoire \pm 1 SE. Les différentes lettres à l'intérieur des groupes représentent des différences à $p < 0.05$

	MMT	Terrasses		Prairies de pente	
		MT	AT	MM	AM
a. Soil N pools (0-10 cm depth)					
N- NO_3^- (g N m^{-2} area)	2.9 \pm 0.3 ^A	2.3 \pm 0.2 ^{AB}	1.8 \pm 0.2 ^B	0.9 \pm 0.1 ^C	0.8 \pm 0.2 ^C
N- NH_4^+ (g N m^{-2} area)	2.9 \pm 0.2 ^A	2.4 \pm 0.1 ^B	1.9 \pm 0.1 ^C	5.9 \pm 0.6 ^D	5.9 \pm 0.5 ^D
b. Microbial N pools (0-10 cm depth)					
Microbial biomass N ($\mu\text{g N g}^{-1}$ soil)	165.5 \pm 6.5 ^A	163.2 \pm 7.9 ^A	155.0 \pm 9.3 ^A	99.9 \pm 7.3 ^B	103.3 \pm 4.0 ^B
Microbial biomass N (g N m^{-2} area)	16.4 \pm 0.7 ^A	15.4 \pm 0.7 ^A	13.1 \pm 0.8 ^B	12.8 \pm 0.9 ^B	12.5 \pm 0.5 ^B
Microbial C:N ratio	6.8 \pm 0.4 ^A	8.0 \pm 0.3 ^B	9.5 \pm 0.9 ^C	10.4 \pm 0.4 ^C	10.6 \pm 0.6 ^C
c. Plant N pools					
Aboveground plant (mg N g^{-1} biomass)	23.3 \pm 0.7 ^A	18.7 \pm 0.7 ^B	18.4 \pm 0.6 ^B	18.8 \pm 0.8 ^B	19.1 \pm 0.7 ^B
Aboveground plant (g N m^{-2} area)	15.9 \pm 0.6 ^A	11.4 \pm 0.49 ^B	10.2 \pm 0.31 ^C	13.5 \pm 0.54 ^D	14.2 \pm 1.1 ^A
Litter and necromass (mg N g^{-1} biomass)	21.6 \pm 0.4 ^A	16.6 \pm 1.6 ^B	14.7 \pm 2.1 ^B	12.0 \pm 0.9 ^B	11.9 \pm 0.3 ^B
Litter and necromass (g N m^{-2} area)	6.2 \pm 0.8 ^A	4.2 \pm 0.8 ^B	7.9 \pm 2.0 ^{AC}	3.1 \pm 0.4 ^B	10.4 \pm 0.4 ^C
Root (mg N g^{-1} biomass)	10.9 \pm 0.9 ^A	9.4 \pm 0.4 ^B	9.0 \pm 0.6 ^B	7.1 \pm 0.3 ^C	7.5 \pm 0.4 ^C
Root (g N m^{-2} area)	7.2 \pm 0.8 ^A	5.2 \pm 0.5 ^B	3.7 \pm 0.6 ^C	6.3 \pm 0.6 ^A	6.4 \pm 0.8 ^A

On observe que l'impact du gradient de pratiques agricoles sur l'assimilation de l'azote est beaucoup plus marqué pour la végétation que pour les microbes (Tableau 3b-d), néanmoins on peut se demander

si cet effet est valable toute l'année en particuliers dans ces écosystèmes qui traversent une période de fonte des neiges (cf. Partie n°1). En effet, une partition de niche dans l'utilisation des nutriments entre végétaux et microorganismes a été reportée pour les prairies alpines, où l'assimilation végétale domine en début de saison de végétation, alors que l'absorption de l'azote par les microbes est majoritaire en fin de saison (Jaeger *et al.* 1999 ; Miller & Bowman 2002). Ce questionnement est à la base d'un travail de recherche mené avec Nicolas Legay, actuellement en thèse sous la direction de Sandra Lavoirel et de moi-même, et sera exposé dans quelques pages.

Tableau 3. (A) Flux d'azote par jour calculés 48 h après injection à partir des courbes de disparition de $^{15}\text{N-NO}_3^-$ et $^{15}\text{N-NH}_4^+$; (B) Absorption d'azote par la biomasse microbienne, (C et D) absorption d'azote par la végétation (aérien et racine). Les valeurs pour 4 quadrats de 200 cm^2 par parcelles ont été moyennées pour chacune des 3 parcelles de chaque trajectoire ± 1 SE. Les différentes lettres à l'intérieur des groupes représentent des différences à $p < 0.05$

	Terrasses			Prairies de pente	
	MMT	MT	AT	MM	AM
a. Soil N flux (0-10 cm depth)					
Gross N- NO_3^- consumption rate ($\mu\text{g N g}^{-1}$ soil day^{-1})	11.4 \pm 1.0 ^A	8.4 \pm 1.0 ^B	5.9 \pm 0.5 ^C	3.1 \pm 0.3 ^D	2.2 \pm 0.6 ^E
Gross N- NO_3^- consumption rate (mg N m^{-2} day^{-1})	1129 \pm 97 ^A	789 \pm 93 ^B	493 \pm 40 ^C	400 \pm 35 ^D	270 \pm 69 ^E
NO_3^- flux/pool ratio	0.39	0.35	0.27	0.44	0.35
Gross N- NH_4^+ consumption rate ($\mu\text{g N g}^{-1}$ soil day^{-1})	20.5 \pm 1.4 ^A	14.4 \pm 0.4 ^B	11.1 \pm 0.4 ^C	15.2 \pm 1.5 ^B	9.2 \pm 0.8 ^D
Gross N- NH_4^+ consumption rate (mg N m^{-2} day^{-1})	2030 \pm 140 ^A	1360 \pm 34 ^B	933 \pm 36 ^C	1945 \pm 189 ^A	1120 \pm 97 ^C
NH_4^+ flux:pool ratio	0.69	0.57	0.48	0.33	0.19
$\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ loss ratio	0.56	0.58	0.53	0.21	0.24
b. Microbial N uptake (0-10 cm depth)					
Specific N Uptake Rate (mg N g^{-1} microbial biomass ⁻¹ d^{-1})	92.5 \pm 5.0 ^A	75.1 \pm 3.3 ^B	86.4 \pm 3.1 ^A	36.7 \pm 2.8 ^C	35.5 \pm 2.5 ^C
Gross N Uptake Rate per g Soil ($\mu\text{g N g}^{-1}$ soil day^{-1})	107.6 \pm 7.7 ^A	92.5 \pm 5.8 ^B	99.0 \pm 5.7 ^{AB}	37.4 \pm 4.3 ^C	38.2 \pm 3.4 ^C
Gross N Uptake Rate per Field Area (g m^{-2} day^{-1})	10.3 \pm 0.8 ^A	9.4 \pm 0.6 ^A	11.2 \pm 0.5 ^A	4.8 \pm 0.5 ^B	4.6 \pm 0.4 ^B
c. Plant N translocation to Aboveground biomass					
Specific N Uptake Rate (mg g^{-1} biomass ⁻¹ day^{-1})	14.4 \pm 1.8 ^A	7.1 \pm 1.2 ^B	6.9 \pm 1.0 ^B	9.7 \pm 2.1 ^{AB}	8.7 \pm 1.9 ^B
N Uptake Rate per Field Area (g m^{-2} day^{-1})	3.5 \pm 0.5 ^A	1.7 \pm 0.3 ^B	1.6 \pm 0.2 ^B	1.8 \pm 0.4 ^B	1.8 \pm 0.3 ^B
d. Plant Root N uptake (0-10 cm depth)					
Specific N Uptake Rate (mg g^{-1} biomass ⁻¹ day^{-1})	15.0 \pm 2.9 ^A	7.8 \pm 1.4 ^B	4.4 \pm 0.7 ^C	6.7 \pm 1.2 ^B	5.9 \pm 1.4 ^B
N Uptake Rate per Field Area (g m^{-2} day^{-1})	2.7 \pm 0.9 ^A	1.2 \pm 0.4 ^B	0.5 \pm 0.2 ^C	1.6 \pm 0.5 ^{AB}	1.3 \pm 0.5 ^{AB}

En attendant, sur les terrasses et au pic de biomasse, l'évolution des flux d'azotes absorbés par la biomasse microbienne le long du gradient de trajectoires (Tableau 3b) corrobore celle des mesures de dénitrification potentielle qui sont plus fortes en terrasse fauchée et fertilisée (MMT), et plus faible en terrasse uniquement pâturée (AT, Fig. 18). Ces dernières possèdent aussi un C/N du sol plus élevé (Tableau 1a) qui tend à confirmer que la biomasse microbienne y est plus fortement limitée en azote (Booth, Stark & Rastetter 2005).

Enfin, sur les terrasses subalpines, le turn-over rapide du stock de NO_3^- et de NH_4^+ , combiné à l'importance des flux d'azote, suggèrent que le passage d'une communauté végétale "exploitatrice" des ressources (MMT) à une communauté végétale plus "conservatrice" (AT) interagit avec le taux de recyclage de l'azote et contrôle sa disponibilité le long du gradient de trajectoires. L'augmentation du C/N microbien le long de ce même gradient (Tableau 2b) peut d'ailleurs être interprété comme un impact de l'absorption d'azote par la végétation sur la composition des communautés microbiennes des sols de terrasses (Zak *et al.* 2003 ; Kardol *et al.* 2007 ; Song *et al.* 2007).

Cycle de l'azote sur les prairies de pente subalpines

Parmi les prairies subalpines agricoles du Lautaret historiquement fauchées pour les foins, certaines n'ont jamais été labourées en raison de leur pente. Ce sont bien entendu les premières qui ont été abandonnées car trop difficiles à faucher ou à fertiliser. Certaines, en zone Natura 2000 en raison de leur richesse floristique, sont tout de même fauchées manuellement (tondeuses) ; les autres ne subissent plus qu'un pâturage estival lors du passage des troupeaux de moutons. Ce pâturage ne se fait pas au hasard et seules certaines plantes ou parties de ces plantes sont prélevées. D'autres espèces sont plus épargnées ; c'est le cas de *F. paniculata* dont l'appétence est médiocre. Ainsi, **les anciennes prairies de pente se retrouvent dominées par des communautés quasiment mono-spécifiques de féтуque** et le retour en arrière semble très difficile. L'invasion est lente mais définitive. La valeur pastorale et patrimoniale de ces prairies se réduisent et impactent l'élevage et le tourisme.

Le contrôle de la ressource azotée dans les prairies de pente et les terrasses semble régit par des mécanismes différents. En premier lieu, et comme discuté précédemment, le pH acide du sol influence les activités microbiennes et la rétention de l'azote par le sol. Quoiqu'il en soit, on peut aussi noter qu'aucun effet de la fauche sur les stocks d'azote inorganique n'est observé et que la biomasse microbienne est très réduite dans les deux trajectoires concernées (Fig. 17 et Tableau 2b).

Le changement de diversité fonctionnelle végétale qui a lieu lorsque la fauche est abandonnée sur ces prairies apparaît donc comme le principal levier d'action sur les taux de recyclage de l'azote (Loiseau *et al.* 2005 ; Smith *et al.* 2008). ***F. paniculata*, qui domine les prairies de pente non fauchées, pourrait y favoriser le ralentissement du cycle de l'azote** sans pour autant diminuer les teneurs en azote inorganique (Craine, Fargione & Sugita 2005 ; Baptist *et al.* 2012). Une absorption directe de NH_4^+ ou d'azote organique (acides aminés) par des végétaux a été observée en prairies alpine et subalpine (Bardgett 2005 ; Xu *et al.* 2006 ; Kahmen, Wanek & Buchmann 2008) ; de plus, des essais en conditions contrôlées ont montré que *F. paniculata* possédait une forte affinité pour l'ammonium (cf. Projet VITAL). Les concentrations élevées en azote des racines grossières (diamètre > 2-mm) suggèrent que *F. paniculata* stocke massivement l'azote et entrave ainsi l'établissement d'autres espèces en leur limitant l'accès à cette ressource. Un autre mécanisme pourrait faire intervenir la litière de *F. paniculata* ; en effet, elle est extrêmement lente à se décomposer et crée un épais tapis de tissus sénescents qui intercepte eau et lumière, limitant ainsi l'accès à ces ressources pour les autres espèces (Gross *et al.* 2008). Le C/N élevé de ces sols, combiné au pH acide, suggèrent aussi que la litière favorise la dominance des champignons dans la microflore du sol qui, en retour, peut diminuer l'utilisation d'azote inorganique par la biomasse microbienne (Zeller *et al.* 2000 ; Uhlirova, Simek & Santruckova 2005). Enfin, de récents travaux avec Bello Mouhamadou (LECA) et Marie Noëlle Binet (Univ. Dijon) ont montré que les feuilles et les racines de *F. paniculata* étaient colonisées par des

champignons endophytes (*Neotyphodium* sp.). Ces endophytes produisent des alcaloïdes qui se retrouvent dans la litière. Une fois dans le sol, les alcaloïdes diminueraient le développement des mycorhizes arbusculaires et la mycorhization des autres végétaux. Les essais de culture de plantes modèles (*Trifolium pratense* et *Allium porrum*) dans du sol de prairie de pente ont montré une forte réduction de leur taux de croissance liée à une diminution de la mycorhization en sol "non fauché" (Viard-Cretat *et al.* 2009 ; Mouhamadou *et al.* 2011 ; Binet *et al.* 2012). Ces premiers résultats permettent de mieux comprendre comment *F. paniculata* devient dominante lorsque la fauche est abandonnée. Toutefois, le lien direct entre ce mécanisme et la dynamique des stocks et des flux d'azote dans ces prairies reste à faire. **L'hypothèse selon laquelle les alcaloïdes impacteraient aussi les bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes semble une piste sérieuse à explorer.**

Communautés végétales et microbiennes

Suite à une baisse d'intensité des pratiques agricoles, la diminution des quantités et des flux d'azote, simultanément au changement de composition fonctionnelle végétale, a été observé dans d'autres prairies subalpines ou de plaine (Zeller *et al.* 2000 ; Kahmen *et al.* 2006). Ces effets peuvent être interprétés dans le **cadre conceptuel des feedbacks entre végétation et fertilité des sols** (Eviner & Chapin 2003). Etant donné que l'absorption d'azote par les microorganismes est relativement stable le long de nos gradients de trajectoires, que ce soit en terrasse ou en prairies de pente, il est tentant de conclure que ces feedbacks sont principalement contrôlés par la végétation (Chapman *et al.* 2006).

Sur les terrasses, l'arrêt de la fertilisation entraîne une baisse de l'abondance des dicotylédones et des légumineuses riches en azote au profit d'herbacées plus pauvres. **L'ensemble de la communauté végétale s'appauvrit donc en azote et sa litière favorise une immobilisation de l'azote inorganique dont la disponibilité va donc encore diminuer.** Toutefois, des décalages phénologiques entre espèces ou groupes fonctionnels végétaux peuvent aussi altérer le timing de l'absorption de l'azote. Ainsi, une plus forte fertilité associée à une diversité fonctionnelle végétale plus grande peut allonger la saison de végétation et la quantité d'azote prélevé au cours de cette saison (Louault *et al.* 2005). L'autre composante clef de ce feedback positif le long du gradient de trajectoires concerne la litière ; sa décomposabilité décroît en même temps que sa teneur en azote (Fortunel *et al.* 2009).

Un mécanisme de feedback similaire pourrait expliquer les variations de flux d'azote observés sur les prairies de pentes où l'arrêt de la fauche entraîne la réduction des dicotylédones et la dominance de *F. paniculata*. Les sols acides inhibent la nitrification, favorisent l'accumulation de NH_4^+ et augmentent le C/N microbien. Ces conditions favorisent la croissance de *F. paniculata* qui, à son tour, affecte le cycle de l'azote en assimilant préférentiellement du NH_4^+ et en produisant une litière récalcitrante (Fortunel *et al.* 2009). L'absence de *F. paniculata* sur les terrasses non fauchées s'explique sans doute par le pH basique du sol et par le rapport $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ plus élevé qui élimine tout avantage

compétitif dans l'absorption préférentielle de NH_4^+ (Grassein *et al.* 2012). Enfin, l'effet limité de la fauche sur les stocks d'azote des sols de prairies de pente pourrait résulter à la fois des faibles activités microbiennes, qui limitent les interactions plantes-microorganismes, et des faibles teneurs en NO_3^- , qui limitent l'arrivée d'autres espèces végétales.

La compréhension de ces boucles de rétroactions est indispensable pour faire le lien entre changements de pratiques (trajectoire) et évolution des services écosystémiques. Dans ces prairies subalpines, contrairement aux prairies intensives de l'Europe de l'Ouest, une diminution de l'intensité des pratiques agricoles est néfaste à la biodiversité et au maintien des services écosystémiques liés au sol. Cependant, ces effets négatifs sont à mettre en regards d'éventuels bénéfices comme le stockage du carbone dans les sols. L'agriculture du futur devra mieux prendre en compte ces aspects de multifonctionnalités des agroécosystèmes qui dépendent des propriétés fonctionnelles de la végétation et des sols (De Deyn, Cornelissen & Bardgett 2008 ; Phoenix *et al.* 2008 ; Fornara, Tilman & Hobbie 2009).

Compétition entre Communautés végétales et microbiennes pour l'azote à la sortie de l'hiver.

Les végétaux et les microorganismes sont en compétition pour l'azote du sol (Kaye & Hart 1997 ; Dunn *et al.* 2006 ; Frank & Groffman 2009). Cependant, ils peuvent l'éviter en se répartissant la ressource azotée dans le temps, au cours des saisons (Jaeger *et al.* 1999), ou selon la forme d'azote utilisée (Jones *et al.* 2005). Cette répartition a été décrite en milieu alpin où l'accès des plantes aux nutriments est fortement dépendante de la dynamique des communautés microbiennes (Bardgett *et al.* 2005b) (Fig. 19). Pourtant, il a longtemps été considéré que les activités microbiennes étaient nulles au cours de l'hiver dans ces écosystèmes froids. Depuis peu, on sait que la biomasse microbienne dans les sols alpins atteint un maximum vers la fin de l'hiver quand le sol est gelé (Schadt *et al.* 2003) ; ces variations saisonnières sont accompagnées de changements de composition des communautés microbiennes (Lipson & Schmidt 2004), et des activités de minéralisation sont possibles (Baptist *et al.* 2008). Spécifiquement, les champignons dominent en hiver en utilisant les résidus organiques les plus complexes de la litière ; les bactéries sont quant à elles plus actives en été en exploitant les exsudats racinaires. Il y a donc un remplacement quasi complet des communautés microbiennes au cours des saisons, avec beaucoup de séquences d'ADN associées à des attributs fonctionnels spécifiques qui n'apparaissent qu'en hiver ou qu'en été (Schadt *et al.* 2003). Cette dynamique des communautés microbiennes est importante car elle contrôle la distribution de la ressource azotée entre plantes et microorganismes. Par exemple, dans une prairie alpine du Colorado, Jaeger *et al.* (1999) ont trouvé que l'azote est principalement absorbé après la fonte par la plante dominante *Kobresia myosuroides*, tandis que son immobilisation par la biomasse microbienne est au plus fort en automne, après la sénescence

de la végétation ; cet azote est ainsi retenu tout l'hiver (Fig. 19). La libération de l'azote microbien immobilisé intervient après la fonte, parallèlement à une chute de la biomasse microbienne, et devient ainsi utilisable par la végétation. Ce largage soudain d'azote sous forme protéique s'accompagne d'un pic d'activité des protéases du sol qui facilitent la fourniture d'acides aminés pour l'assimilation végétale à un moment où la demande est importante (Raab, Lipson & Monson 1999). L'ensemble de ces études montrent que, dans un écosystème limité en azote, son recyclage au cours des saisons repose sur le couplage temporel entre végétaux et microorganismes quant à leurs dynamiques populationnelles et leurs besoins en azote.

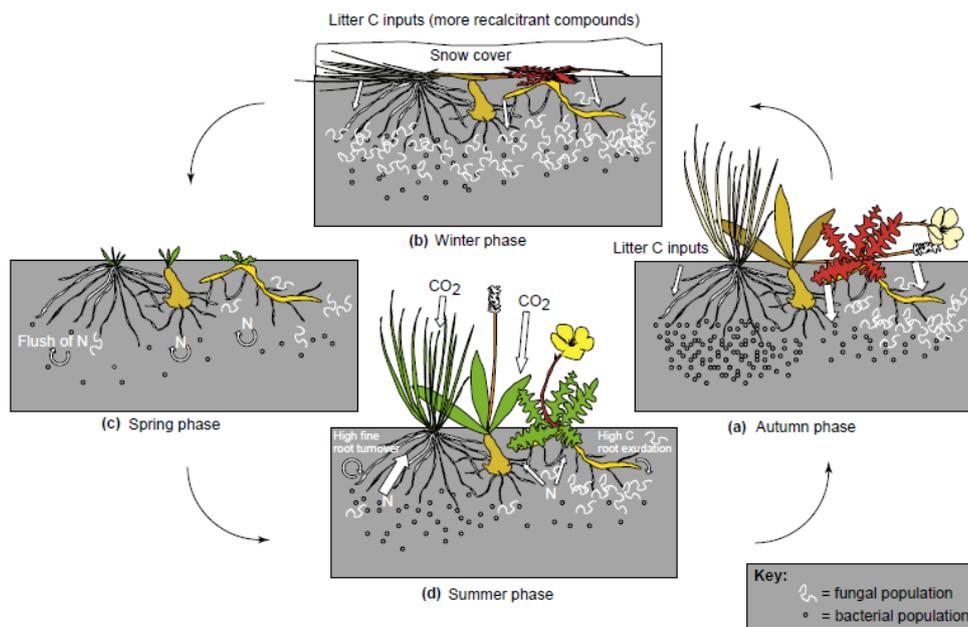


Figure 19. Dynamique saisonnière des interactions entre végétation alpine et microorganismes (Bardgett *et al.* 2005a)

Dans ce cadre, pendant le travail de thèse de Nicolas Legay, nous avons entrepris un nouveau traçage isotopique pour déterminer si la dynamique de l'absorption d'azote inorganique par les plantes et les communautés microbiennes observée au pic de biomasse par Robson *et al.* (2010) était identique à la sortie de la période de fonte. Nous avons basé notre expérimentation sur l'hypothèse que le partitionnement saisonnier de l'azote était dû à un changement de composition des communautés microbiennes permettant aux communautés végétales de satisfaire la majorité de leurs besoins en azote en début de saison pour éviter la compétition avec les microorganismes le reste du temps.

Pour tester cette hypothèse nous avons injecté de l' ^{15}N inorganique dans les sols de terrasses (MT et AT) et de prairies de fauche (MM, AM) au mois de mai, juste après la fonte des neiges. Nous avons ensuite quantifié, jusqu'à 1 mois après l'injection, l'azote marqué dans différents compartiments (sol, biomasses microbienne et végétale), puis calculé les flux d'absorption (par unité de surface) par les microorganismes du sol et les communautés végétales (biomasses aériennes et racinaires des herbacées, dicotylédones et légumineuses).

L'ensemble des résultats est en cours d'analyse mais on peut déjà décrire quelques tendances fortes. En premier lieu, une semaine après injection, 60 à 80 % de l'azote est présent dans l'ensemble des compartiments suggérant des pertes de 20 à 40 % par lessivage ou dénitrification. On observe aussi que **l'absorption d'azote par les microorganismes du sol est beaucoup plus faible après la fonte (mai) qu'au moment du pic de biomasse (juillet, Fig. 20). Ceci tend à confirmer que la période de fonte entraîne un fort renouvellement des communautés microbiennes qui ne sont plus en mesure de prélever l'azote inorganique du sol.** Le rapport C/N de la biomasse microbienne semble aller dans le sens d'un changement de composition. Cependant, les mesures de biomasses microbiennes montrent un maintien de la quantité d'azote immobilisé sur les terrasses et une augmentation sur les prairies de pente. Il y a donc contradiction entre les faibles flux d'absorption d'azote inorganique par les microorganismes et une biomasse microbienne bien présente ou en croissance. En fait, dans notre étude, on ne sait rien de l'éventuelle utilisation de la ressource azotée organique par les microbes. Il est possible qu'une communauté microbienne dite "protéolotique", caractérisée effectivement par un faible ratio C/N, se soit développée en dégradant les protéines du sol ; ceci est en accord avec les résultats obtenus sur les prairies de pente. **Une perspective de travail consistera donc à tracer des molécules azotées organiques marquées (acides aminés, peptides...) pour éclaircir ce point.**

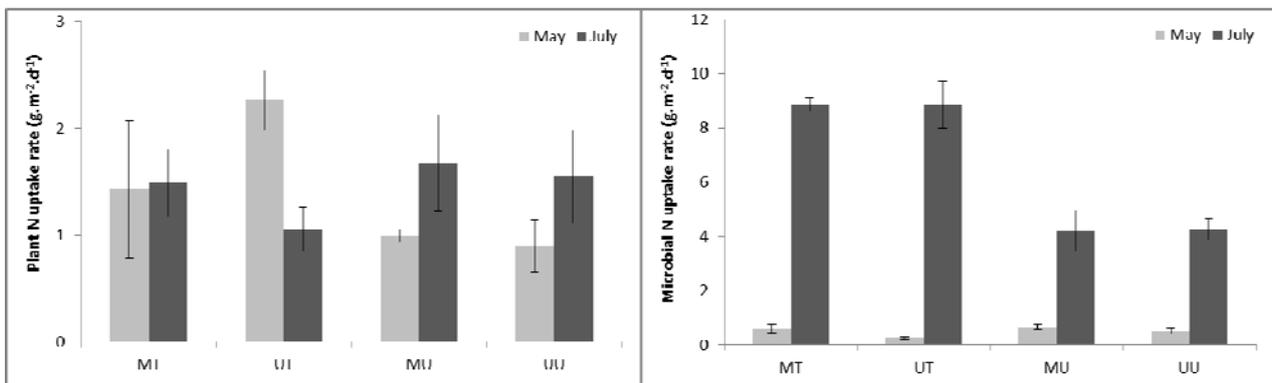


Figure 20. Comparaison saisonnière des flux d'absorption d'azote inorganique par la végétation alpine et les microorganismes

Concernant la végétation, les flux d'absorption d'azote par unité de surface ne varient pas ou peu entre mai et juillet. Toutefois, il faut noter que la biomasse végétale aérienne en mai est beaucoup plus faible (2 à 3 fois) qu'au pic de végétation en juillet. Ainsi, une plus faible biomasse végétale à la sortie de l'hiver est capable d'absorber autant d'azote inorganique que la biomasse végétale au pic de végétation. En d'autres termes, **la végétation subalpine assimile l'azote du sol très efficacement après la fonte des neiges, tirant probablement avantage de l'effondrement des capacités microbiennes d'absorption de l'azote inorganique.** Ceci confirme d'autres études qui ont montré que la végétation subalpine préleve l'azote inorganique du sol principalement en début de saison de végétation (Bardgett *et al.* 2002 ; Miller *et al.* 2009). L'effet des différentes trajectoires sur les flux d'azote absorbés par la

végétation reste encore à décrypter. On peut cependant déjà remarquer que les communautés végétales exploitatrices sur terrasses augmentent leur flux d'absorption d'azote à la fin de la fonte des neiges par rapport au pic de biomasse ; les communautés conservatrices en prairies de pente quant à elles présentent des flux similaires aux deux périodes. Quoiqu'il en soit, il est intéressant de noter que la végétation subalpine représente le principal puits pour les ions NO_3^- et NH_4^+ à la sortie de l'hiver ; 50 à 70 % du ^{15}N injecté se retrouve en effet dans la végétation.

Globalement, **ces derniers travaux confirment le turn-over microbien à la fin de la fonte des neiges, de même qu'une assimilation de la ressource d'azote inorganique dominée par la végétation à ce moment clef de l'année en zone subalpine.** Cette partition de niche dans l'utilisation des ressources azotées inorganiques (NO_3^- et NH_4^+) est conforme à la littérature mais plusieurs bémols doivent être apportés. Tout d'abord, il n'est pas certain que cette partition existe aussi pour les ressources azotées organiques (acides aminés). Comme suggéré plus haut, les microorganismes peuvent tout à fait utiliser ces ressources organiques préférentiellement et, de ce fait, maintenir une biomasse significative tout en délaissant les formes inorganiques de l'azote. Ensuite, des études ont montré que des végétaux pouvaient également assimiler de petits acides aminés comme la glycine (Schimel & Chapin 1996 ; Lipson *et al.* 1999 ; Henry & Jefferies 2002 ; Weigelt, Bol & Bardgett 2005). La compétition entre végétaux et microorganismes pourrait donc aussi se faire au niveau des formes organiques de l'azote. Il est d'ailleurs tentant d'émettre l'hypothèse que, à la sortie de l'hiver en zone subalpine, les végétaux utilisent préférentiellement les formes inorganiques pendant que les communautés microbiennes en renouvellement exploitent plutôt les ressources organiques. **Une telle partition selon la forme de la ressource pourra être testée en utilisant des molécules organiques marquées lors de travaux à venir.** Dans le même temps, ces tendances générales présentent des variations selon la nature des prairies subalpines. Ces dissemblances, dans l'utilisation de la ressource azotée par les microorganismes comme par la végétation subalpine, suggèrent que **l'impact écologique majeur et abiotique de la fonte de neige, sur le cycle de l'azote et sur les communautés microbiennes et végétales, dépend aussi de l'utilisation des terres.**

Ces variations dans les relations entre diversités fonctionnelles végétales et microbiennes influencent le recyclage de la matière organique et de l'azote, et la délivrance de services écosystémiques importants (fourrage, stocks de carbone...). Leur compréhension et leur sensibilité face aux changements de pratiques à l'échelle locale est importante, mais la mise à jour de patrons à une échelle plus globale représente aussi un enjeu majeur. C'est l'un des objectifs du projet européen VITAL auquel j'ai participé et que je présente succinctement ci-après.

Changement d'échelle – Le projet VITAL - (EU EraNet Biodiversa)

Face à une prise de conscience environnementale croissante, l'agriculture européenne se doit, en plus de sa capacité à produire, d'assurer la fourniture de services écosystémiques : stockage de carbone, protection des eaux, conservation de la biodiversité. Les prairies extensives sont des éléments clés des paysages et peuvent assurer cette multifonctionnalité. Malgré cela, la compréhension des mécanismes écologiques responsables de cette multifonctionnalité reste limitée, ainsi que notre capacité à guider la gestion de ces agroécosystèmes.

Le projet VITAL coordonné par S. Lavorel (DR CNRS, LECA) explore **l'hypothèse que la fourniture de multiples services par les prairies semi-naturelles, et sa vulnérabilité face aux changements de pratiques, peut s'expliquer par le couplage des diversités fonctionnelles végétales et microbiennes qui influencent le recyclage du carbone et de l'azote**. Il s'agit de construire un modèle conceptuel des relations entre diversités fonctionnelles végétales, microbiennes, et multifonctionnalité de ces agroécosystèmes. Nous étudions des prairies en France (Lautaret), en Autriche (Stubai) et en Angleterre (Yorkshire), où l'arrêt de la fumure, de la fauche et du pâturage, ou bien l'intensification des pratiques, altèrent diversité végétale spécifique et fonctionnelle, activités microbiennes des sols, disponibilité et recyclage de l'azote (Fig. 21). Ces changements peuvent faire varier les services rendus par ces agroécosystèmes, et par conséquent impacter les revenus et le développement des économies locales.

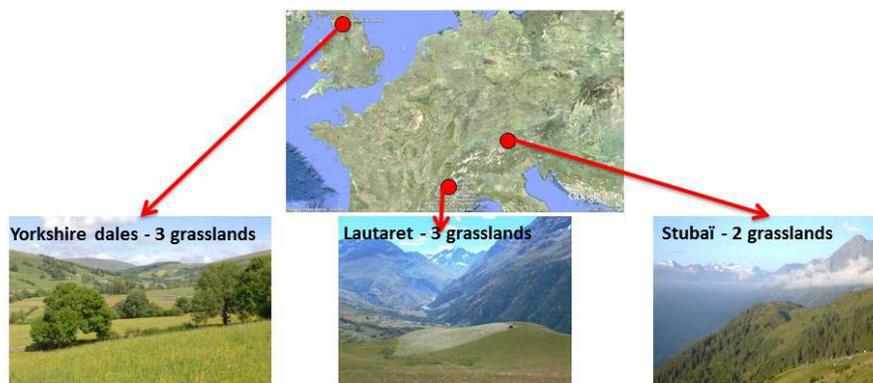


Figure 21. Localisation des sites d'étude du projet VITAL.

VITAL implique sept équipes de recherches dans cinq pays et est décliné en six "Work packages" dont trois traitent des **relations végétation-microflore du sol-cycle des nutriments à différentes échelles** : individus, communautés artificielles et au champ :

- 1- A l'échelle d'une plante, une équipe travaillant à Caen (INRA, EVA) étudie les traits d'utilisation de différentes sources d'azote, et ce pour différentes espèces provenant de chacun des 3 sites.

- 2- En collaboration avec R. Bardgett (Lancaster Univ.), un gradient de diversité fonctionnel végétal en mésocosmes a été soumis à différents régimes de fertilisation dans les 3 sites. Après 1 an, la végétation et les sols ont été prélevés et analysés (chimie, biomasses, racines, PCR, PLFA) pour élucider l'impact croisé des pratiques agricoles (fertilisation) et de la diversité fonctionnelle végétale (gradient de traits) sur les communautés microbiennes et le recyclage de l'azote.
- 3- Enfin, des parcelles réparties selon des gradients de pratiques agricoles pour chacun des trois sites ont été échantillonnées pour tester, au champ, les processus et les liens identifiés en mésocosmes.

La phase de terrain de ce dernier "work package", que j'ai codirigé, est terminée. La base de données générée pour l'ensemble des sites d'étude est considérable : traits fonctionnels végétaux (LDMC, LNC, LCC, C/N...) et microbiens (NEA, DEA, AOB, AOA, *nirS*, *nirK*, F:B...), fonctions majeures (productivité primaire, quantité de litière, décomposition, minéralisation potentielle de l'azote, lessivage de l'azote, biomasse microbienne, teneur en matière organique...).

Ce jeu de données a ensuite été analysé par REML (linear mixed model with REstricted Maximum Likelihood estimations), grâce à l'expertise de Karl Grigulis (SAJF-LECA), pour extraire la variabilité dû à l'effet "site" (climat, sol, topographie, pratique agricole). Par cette approche statistique, nous avons quantifié **les contributions relatives de la diversité fonctionnelle végétale d'une part, et de la diversité microbienne d'autre part, sur la variance des fonctions écosystémiques** (Grigulis *et al.* 2012). Ce travail illustre comment les services écosystémiques dépendent conjointement des diversités fonctionnelles végétales et microbiennes.

En fait, un continuum existe dans ces relations complexes ; il s'étend de fonctions principalement liées aux traits végétaux (productivité primaire, quantité de litière), à celles dépendantes majoritairement des traits microbiens (minéralisation potentielle de l'azote, lessivage). Certaines fonctions, comme la quantité de matière organique, sont intermédiaires car leur variance dépend autant des traits végétaux que des traits microbiens.

Au final, ce travail a permis de proposer **un modèle conceptuel. Dans les prairies les plus intensives, les communautés végétales exploitatrices et les communautés bactériennes dominant et recyclent rapidement les nutriments ; elles sont liées à une production de fourrage plus importante, mais à de faibles capacités de rétention de l'azote et du carbone** (Fig. 22). A l'autre extrémité, dans les prairies les plus extensives, les communautés végétales conservatrices et les champignons des sols aux activités plus lentes dominant ; ils sont liés à une plus faible productivité primaire, mais à de meilleures capacités de stockage ou de rétention de l'azote et du carbone. La gestion des agroécosystèmes prairiaux, en vue d'optimiser leur capacité à fournir de multiples services, doit donc aussi prendre en considération ces effets conjoints des communautés végétales et microbiennes.

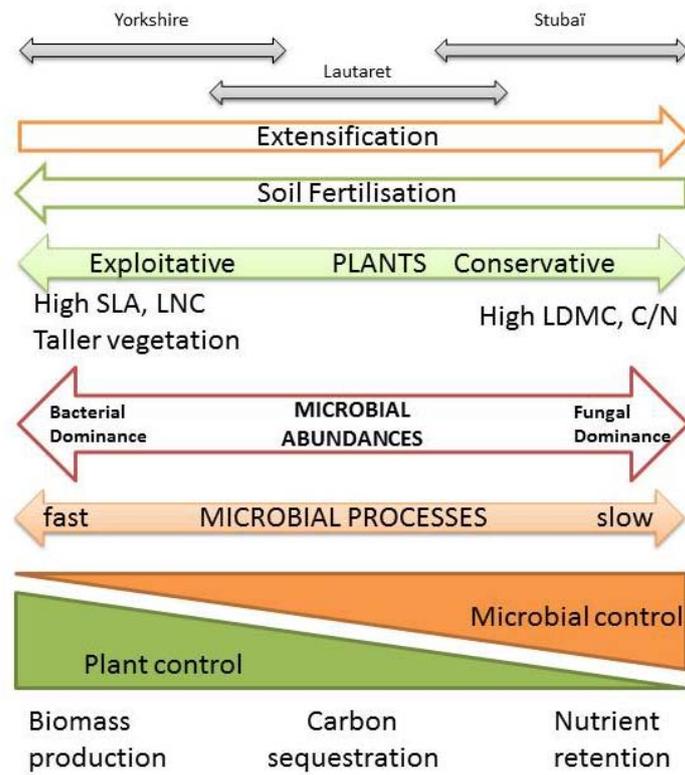


Figure 22. Modèle conceptuel, le long d'un gradient d'intensité d'usage des terres, des co-variations entre les fonctions et services écosystémiques, les stratégies fonctionnelles végétales, et la composition fonctionnelle microbiennes et leurs activités.

Conclusion générale et Perspectives

Dans la première partie de ce manuscrit, j'ai exposé mes travaux concernant la phase hivernale des terrasses subalpines de l'adret de Villar d'Arène. Je me suis plus spécifiquement intéressé à la dynamique du manteau neigeux et à son impact sur le cycle de l'azote, aussi bien en surface qu'à l'intérieur des sols de ces prairies. Le manteau neigeux subalpin est capable d'isoler le sol, ainsi que l'interface sol-neige, des fluctuations de températures extérieures pour une grande partie de l'hiver. Cependant, pour mieux prédire l'impact du manteau neigeux sur le fonctionnement des écosystèmes, connaître son épaisseur est insuffisant. Nous avons montré qu'il est important de considérer simultanément ses caractéristiques spatiales (épaisseur, densité), temporelle (durée et permanence) et physique (résistance thermique). Nous avons aussi établi que le manteau neigeux subalpin contient bien de l'azote, sous formes inorganiques et organiques, mais en quantités négligeables quand celles-ci sont comparées aux stocks présents dans les sols. Concernant le devenir de l'azote apporté par le manteau neigeux, nous proposons que l'eau de fonte influence les températures et l'humidité des sols; ceci crée les conditions pour un lessivage d'éléments (DON , NO_3^- , NH_4^+) provenant à la fois du manteau neigeux, de la minéralisation de la matière organique et du turn-over microbien. Au cours de cette période clef, la dominance des sols anaérobies fortement engorgés favorise la dénitrification qui représente certainement un puits pour les ions NO_3^- de la neige et du sol. Les taux de minéralisation et les stocks d'azote des sols subalpins ne varient pas significativement le long des gradients d'enneigement mais, à l'échelle des terrasses, ils se sont révélés extrêmement sensibles à la dynamique temporelle de la fonte et à ses effets directs et indirects sur les sols. A l'interface sol-neige, la décomposition des litières a bien lieu au cours de l'hiver sous la neige, avec un fort effet des caractéristiques physiques du manteau neigeux. La qualité de la litière n'influe sur les taux de décomposition que lorsque la couverture neigeuse est faible ; les espèces exploitatives plus riches en azote sont alors les plus rapides à être décomposées. Des effets synergétiques entre changements de pratiques agricoles et changement climatique affectant le manteau neigeux, bien que non explicitement étudiés, pourraient favoriser les espèces conservatives du type *F. paniculata*. Cela pose question quant à la conservation de la biodiversité et des valeurs patrimoniale et pastorale de ces agroécosystèmes. Cela dit, un ralentissement de la décomposition des litières peut aussi favoriser le stockage du carbone dans ces sols qui peut être considéré comme un autre des services écosystémiques importants des prairies subalpines.

Dans la seconde partie, je me suis intéressé à la période de végétation au cours de laquelle les activités agricoles ont lieu et modifient durablement la nature des sols, le cycle des nutriments et les

communautés végétales et microbiennes. Ainsi, l'impact de l'histoire des pratiques agricoles peut se traduire par des modifications irréversibles des propriétés abiotiques de ces sols, comme le pH (neutre en terrasse et acide en prairies de pente), qui influencent en retour les activités microbiennes du cycle de l'azote et peuvent favoriser certaines espèces végétales. Nous avons aussi établi les liens existants entre les changements de diversité fonctionnelle des communautés végétales, qui s'opèrent lorsque l'intensité des pratiques agricoles décroît, et les stocks d'azote et la fertilité des prairies subalpines qui diminuent parallèlement. Ces relations reposent principalement sur des phénomènes de feedbacks entre traits fonctionnels des communautés végétales (LNC, C/N, décomposabilité...) et fertilité du sol. Ainsi, *F. paniculata* domine les prairies de pente non fauchées et pourrait y favoriser le ralentissement du cycle de l'azote *via* divers mécanismes (litière récalcitrante, endophytes et alcaloïdes, mycorhization...). Les communautés microbiennes sont aussi impliquées dans le recyclage de l'azote. Des traçages isotopiques ont mis en évidence une partition temporelle entre végétation et microorganismes dans l'utilisation des ressources en azote inorganique à la fonte des neiges. L'absorption de cet azote est très faible par les microorganismes à la sortie de l'hiver alors que la végétation l'assimile très efficacement. Ces résultats semblent confirmer le turn-over microbien, suspecté dans la première partie et qui laisse l'azote organique disponible pour la végétation. Il reste à élucider si la même partition existe pour les formes organiques de l'azote.

A une échelle qui dépasse nos prairies subalpines, nous avons aussi montré comment les diversités fonctionnelles végétales et microbiennes étaient reliées à des fonctions de l'écosystème prairial, interagissant avec les cycles biogéochimiques, et dont dépend la délivrance de services écosystémiques. Nous avons ainsi pu établir un modèle conceptuel, le long d'un gradient d'intensité d'usage des terres, des co-variations entre les fonctions et services écosystémiques, les stratégies fonctionnelles végétales, la composition fonctionnelle microbiennes et leurs activités. La compréhension de ces boucles de rétroactions reste perfectible et indispensable pour faire le lien entre changements de pratiques (trajectoire) et évolution des services écosystémiques délivrés par les prairies ou par d'autres écosystèmes. Dans ces prairies subalpines, contrairement aux prairies intensives de l'Europe de l'Ouest, une diminution de l'intensité des pratiques agricoles est néfaste à la biodiversité et au maintien des services écosystémiques liés au sol. Cependant, ces effets négatifs dus à la déprise sont à mettre en regards d'éventuels bénéfices comme le stockage du carbone dans les sols. L'agriculture du futur devra prendre en compte ces aspects de multifonctionnalités des agroécosystèmes qui dépendent des propriétés fonctionnelles de la végétation et des sols.

Au-delà des perspectives de recherche déjà présentées dans les parties précédentes, bien d'autres aspects mériteraient d'être abordés. Par exemple, l'identification des sources et de la qualité de la déposition atmosphérique d'azote en zone de montagne, son devenir dans les bassins versants, ainsi

que la compréhension des mécanismes biologiques ou abiotiques ayant lieu dans le manteau neigeux, constituent des questions qui pourront être abordées en collaboration avec mes collègues nivologues et microbiologistes. Dans un autre registre, l'étude de la dynamique du phosphore, conjointement à celle de l'azote et du carbone, dans les sols et la végétation subalpine apporterait certainement un nouvel éclairage ; cet élément est en effet souvent tout aussi limitant pour la productivité primaire et la biomasse microbienne (Sturner & Elser 2002 ; Schmidt & Lipson 2004 ; Schmidt *et al.* 2007).

Enfin, des expérimentations, dans le cadre des projets VALIDATE/SECALP, ont montré que les prairies subalpines de pente étaient très résilientes face aux événements de sécheresse estivale (Benot *et al.* 2012). Les relations mis à jour entre diversité fonctionnelle végétale et activités microbiennes suggèrent qu'elles doivent être considérées conjointement pour mieux comprendre leurs rôles respectifs dans la résistance et la résilience de ces écosystèmes. De plus, nous n'avons pas testé si cette résilience tenait face à un changement de régime d'enneigement et si la diversité fonctionnelle végétale pouvait la moduler.

Dans ce cadre le projet européen REGARDS, coordonné par Sandra Lavorel et qui démarre cette année (EU FP7 Era-Net BiodivERsA 2011-12 Joint call), va nous permettre d'étudier les interactions plantes-microorganismes dans des mésocosmes soumis à quatre scénarios "climatiques" : contrôle, sécheresse estivale, déneigement précoce avec ou sans sécheresse estivale. Ce projet fait le lien entre les 2 parties que j'ai exposé dans ce manuscrit. Nos hypothèses sont les suivantes : 1) le déneigement amènera le mini écosystème plus prêt du point de rupture (effondrement des communautés) que la sécheresse estivale, 2) le point de rupture sera atteint dès la première année lorsque déneigement précoce et sécheresse seront appliqués, et la deuxième année quand seul le déneigement précoce aura lieu 2 ans de suite, et enfin 3) une plus grande diversité fonctionnelle augmentera la capacité "tampon" du système.

Les questions de recherche visent aussi 1) à identifier les effets neutres ou de palier de l'action combinée du climat et des changements de pratiques sur le fonctionnement des prairies, 2) à comprendre comment les liens entre diversité végétale et diversité microbienne des sols influencent ces réponses, et 3) à identifier les structures du paysage qui augmentent ou diminuent la résilience de ces écosystèmes, et la fourniture de services écosystémiques.

Ces questions seront testées sur un groupe de prairies d'altitudes réparties en Autriche, France et Norvège. Ces sites présentent des situations biophysiques et humaines contrastées qui permettront d'explorer des dimensions complémentaires de la résilience socio-écologique.

Ma participation se concentrera sur les questions 1) et 2) qui seront testées par des approches expérimentales combinant la manipulation de la diversité fonctionnelle végétale, avec celle du climat

et des pratiques agricoles; ceci se fera grâce à des analyses transcriptomiques et fluxomiques de la diversité fonctionnelle microbienne en lien avec la mesure des stocks et flux d'azote.

11- Références

- Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L. & Fernandez, I. (1998) Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Bioscience*, **48**, 921-934.
- Aber, J.D., Goodale, C.L., Ollinger, S.V., Smith, M.L., Magill, A.H., Martin, M.E., Hallett, R.A. & Stoddard, J.L. (2003) Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northeastern forests? *Bioscience*, **53**, 375-389.
- Ashton, I.W., Miller, A.E., Bowman, W.D. & Suding, K.N. (2008) Nitrogen preferences and plant-soil feedbacks as influenced by neighbors in the alpine tundra. *Oecologia*, **156**, 625-636.
- Baptist, F., Secher-Fromell, H., Viard-Cretat, F., Aranjuelo, I., Clement, J.-C., Creme, A., Desclos, M., Laine, P., Nogues, S. & Lavorel, S. (2012) Carbohydrate and nitrogen stores in *Festuca paniculata* under mowing explain dominance in subalpine grasslands. *Plant Biology*, **in press**.
- Baptist, F., Yoccoz, N.G. & Choler, P. (2010) Direct and indirect control by snow cover over decomposition in alpine tundra along a snowmelt gradient. *Plant And Soil*, **328**, 397-410.
- Baptist, F., Zinger, L., Clement, J.C., Gallet, C., Guillemin, R., Martins, J.M.F., Sage, L., Shahnavaz, B., Choler, P. & Geremia, R. (2008) Tannin impacts on microbial diversity and the functioning of alpine soils: a multidisciplinary approach. *Environmental Microbiology*, **10**, 799-809.
- Bardgett, R.D. (2005) *The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach*. Oxford University Press.
- Bardgett, R.D., Bowman, W.D., Kaufmann, R. & Schmidt, S.K. (2005a) A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends In Ecology & Evolution*, **20**, 634-641.
- Bardgett, R.D., Bowman, W.D., Kaufmann, R. & Schmidt, S.K. (2005b) A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 634-641.
- Bardgett, R.D., Streeter, T.C., Cole, L. & Hartley, I.R. (2002) Linkages between soil biota, nitrogen availability, and plant nitrogen uptake in a mountain ecosystem in the Scottish Highlands. *Applied Soil Ecology*, **19**, 121-134.
- Bardgett, R.D. & Wardle, D.A. (2010) *Aboveground-Belowground Linkages - Biotic Interactions, Ecosystem Processes and Global Change*. Oxford University press, New York.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A. & Yeates, G.W. (1998) Linking above-ground and below-ground interactions: How plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology & Biochemistry*, **30**, 1867-1878.
- Bavay, M., Lehning, M., Jonas, T. & Löwe, H. (2009) Simulations of future snow cover and discharge in Alpine headwater catchments. *Hydrological Processes*, **23**, 95-108.
- Benot, M.-L., Saccone, P., Pautrat, E., Vicent, R., Colace, M.-P., Grigulis, K., Clément, J.C. & Lavorel, S. (2012) Resistance of biodiversity and functioning of a subalpine grassland to a short-term climate manipulation. *Oecologia*, submitted after major revisions.
- Binet, M.N., L. Sage, Malan, C., Clement, J.C., Redecker, D., Wipf, D. & Mouhamadou, R.G.S.L.B. (2012) Effects of mowing on fungal endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi in subalpine grasslands. *Plant And Soil*, **submitted**.
- Bokhorst, S., Bjerke, J.W., Melillo, J., Callaghan, T.V. & Phoenix, G.K. (2010) Impacts of extreme winter warming events on litter decomposition in sub-arctic heathland. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**, 611-617.
- Bokhorst, S., Phoenix, G.K., Bjerke, J.W., Callaghan, T.V., Huyer-Brugman, F. & Berg, M.P. (2012) Extreme winter warming events more negatively impact small rather than large soil faune: shift in community composition explained by traits not taxa. *Global Change Biology*, **18**, 1152-1162.
- Booth, M.S., Stark, J.M. & Rastetter, E. (2005) Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: A synthetic analysis of literature data. *Ecological Monographs*, **75**, 139-157.
- Bouwman, A.F., Van Drecht, G. & Van der Hoek, K.W. (2005) Global and regional surface nitrogen balances in intensive agricultural production systems for the period 1970-2030. *Pedosphere*, **15**, 137-155.
- Bowman, W.D. (1992) Inputs And Storage Of Nitrogen In Winter Snowpack In An Alpine Ecosystem. *Arctic And Alpine Research*, **24**, 211-215.
- Brooks, P.D., McKnight, D.M. & Bencala, K.E. (1999) The relationship between soil heterotrophic activity, soil dissolved organic carbon (DOC) leachate, and catchment-scale DOC export in headwater catchments. *Water Resources Research*, **35**, 1895-1902.
- Brooks, P.D., Schmidt, S.K. & Williams, M.W. (1997) Winter production of CO₂ and N₂O from Alpine tundra: Environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes. *Oecologia*, **110**, 403-413.
- Brooks, P.D., Williams, M.W. & Schmidt, S.K. (1996) Microbial activity under alpine snowpacks, Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, **32**, 93-113.
- Brooks, P.D., Williams, M.W. & Schmidt, S.K. (1998) Inorganic nitrogen and microbial biomass dynamics before and during spring snowmelt. *Biogeochemistry*, **43**, 1-15.
- Brun, E., David, P., Sudul, M. & Brunot, G. (1992) A numerical model to simulate snowcover stratigraphy for operational avalanche forecasting. *Journal Of Glaciology*, **38**, 13-22.
- Buckeridge, K.M. & Grogan, P. (2010) Deepened snow increases late thaw biogeochemical pulses in mesic low arctic tundra. *Biogeochemistry*, **101**, 105-121.
- Burns, D.A. (2004) The effects of atmospheric nitrogen deposition in the Rocky Mountains of Colorado and southern Wyoming, USA - a critical review. *Environmental Pollution*, **127**, 257-269.
- Campbell, J.L., Mitchell, M.J., Groffman, P.M., Christenson, L.M. & Hardy, J.P. (2005) Winter in northeastern North America: a critical period for ecological processes. *Frontiers In Ecology And The Environment*, **3**, 314-322.
- Chapin, F.S., Matson, P.A. & Mooney, H.A. (2002) *Principles of terrestrial ecosystems ecology*. Springer, NY.
- Chapman, S.K., Langlely, J.A., Hart, S.C. & Koch, G.W. (2006) Plants actively control nitrogen cycling: uncorking the microbial bottleneck. *New Phytologist*, **169**, 27-34.
- Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., Jones, R., Koli, R.K., Kwon, W.-T., Laprise, R., Rueda, V.M., Mearns, L., Menéndez, C.G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A. & Whetton, P. (2007) Regional Climate Projections. *Climate Change 2007: The Physical Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (eds S. Solomon, D. Qin & M. Manning), pp. 848-940. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Clement, J.C., Robson, T.M., Guillemin, R., Saccone, P., Lochet, J., Aubert, S. & Lavorel, S. (2012) The effects of snow-N deposition and snowmelt dynamics on soil-N cycling in marginal terraced grasslands in the French Alps. *Biogeochemistry*, **108**, 297-315.
- Cline, D. (1995) Snow surface energy exchanges and snowmelt at a continental alpine site. *Biogeochemistry of seasonally snow-covered basins* (eds K. Tonnessen, M.W. Williams & M. Tranter), pp. 157-166. International Association for Hydrological Sciences, Wallingford.
- Collins, S.L., Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M. & Steinauer, E.M. (1998) Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, **280**, 745-747.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Santiago, H.M.Q.L.S., Wright, D.A.W.I.J., Aerts, R., Allison, S.D., Bodegom, P.V., Brovkin, V., Chatain, A., S. T.V.C.S.D., Garnier, E., Gurvich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A. & Westoby, M.V.V.M. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, **11**, 1065-1071.
- Coûteaux, M.M., Bottner, P. & Berg, B. (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 63-66.
- Craine, J.M., Fargione, J. & Sugita, S. (2005) Supply pre-emption, not concentration reduction, is the mechanism of competition for nutrients. *New Phytologist*, **166**, 933-940.

- Daget, P. & Poissonnet, J. (1971) Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies. *Ann. Agron.*, **22**, 5-41.
- De Deyn, G.B., Cornelissen, J.H.C. & Bardgett, R.D. (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, **11**, 516-531.
- Domine, F., Cincinelli, A., Bonnaud, E., Martellini, T. & Picaud, S. (2007a) Adsorption of phenanthrene on natural snow. *Environmental Science & Technology*, **41**, 6033-6038.
- Domine, F. & Rauzy, C. (2004) Influence of the ice growth rate on the incorporation of gaseous HCl. *Atmospheric Chemistry And Physics*, **4**, 2513-2519.
- Domine, F., Sparapani, R., Ianniello, A. & Beine, H.J. (2004) The origin of sea salt in snow on Arctic sea ice and in coastal regions. *Atmospheric Chemistry And Physics*, **4**, 2259-2271.
- Domine, F., Taillandier, A.S., Houdier, S., Parrenin, F., Simpson, W.R. & Douglas, T.A. (2007b) Interactions between snow metamorphism and climate: Physical and chemical aspects. *Physics and Chemistry of Ice* (ed. K. WF), pp. 27-46. Royal Society of Chemistry, Cambridge.
- Dorrepaal, E. (2007) Are plant growth-form-based classifications useful in predicting northern ecosystem carbon cycling feedbacks to climate change? *Journal Of Ecology*, **95**, 1167-1180.
- Dunn, R.M., Mikola, J., Bol, R. & Bardgett, R.D. (2006) Influence of microbial activity on plant-microbial competition for organic and inorganic nitrogen. *Plant And Soil*, **289**, 321-334.
- Durand, Y., Giraud, G., Latenser, M., Etchevers, P., Mérindol, L. & Lesaffre, B. (2009a) Reanalysis of 47 years of climate in the French Alps (1958-2005): Climatology and trends for snow cover. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, **48**, 2487-2512.
- Durand, Y., Latenser, M., Giraud, G., Etchevers, P., Lesaffre, B. & Mérindol, L. (2009b) Reanalysis of 44 years of climate in the French Alps (1958-2002): Methodology, model validation, climatology and trends for air temperature and precipitation. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, **48**, 429-449.
- Edwards, A.C., Scalenghe, R. & Freppaz, M. (2007) Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes: A review. *Quaternary International*, **162**, 172-181.
- Eugster, W., Perego, S., Wanner, H., Leuenberger, A., Liechti, M., Reinhardt, M., Geissbuhler, P., Gempeler, M. & Schenk, J. (1998) Spatial variation in annual nitrogen deposition in a rural region in Switzerland. *Environmental Pollution*, **102**, 327-335.
- Eviner, V.T. & Chapin, F.S. (2003) Functional matrix: A conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review Of Ecology Evolution And Systematics*, **34**, 455-485.
- Fedoroff, N.V. & Cohen, J.E. (1999) Plants and population: Is there time? *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, **96**, 5903-5907.
- Fenn, M.E., Baron, J.S., Allen, E.B., Rueth, H.M., Nydick, K.R., Geiser, L., Bowman, W.D., Sickman, J.O., Meixner, T., Johnson, D.W. & Neitlich, P. (2003a) Ecological effects of nitrogen deposition in the western United States. *Bioscience*, **53**, 404-420.
- Fenn, M.E., Haeuber, R., Tonnesen, G.S., Baron, J.S., Grossman-Clarke, S., Hope, D., Jaffe, D.A., Copeland, S., Geiser, L., Rueth, H.M. & Sickman, J.O. (2003b) Nitrogen emissions, deposition, and monitoring in the western United States. *Bioscience*, **53**, 391-403.
- Filippa, G., Freppaz, M., Williams, M.W., Helmig, D., Liptzin, D., Seok, B., Hall, B. & Chowanski, K. (2009) Winter and summer nitrous oxide and nitrogen oxides fluxes from a seasonally snow-covered subalpine meadow at Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, **95**, 131-149.
- Finzi, A.C., Austin, A.T., Cleland, E.E., Frey, S.D., Houlton, B.Z. & Wallenstein, M.D. (2011) Responses and feedbacks of coupled biogeochemical cycles to climate change: examples from terrestrial ecosystems. *Frontiers In Ecology And The Environment*, **9**, 61-67.
- Fisk, M.C. & Schmidt, S.K. (1995) Nitrogen Mineralization And Microbial Biomass Nitrogen Dynamics In three Alpine Tundra Communities. *Soil Science Society Of America Journal*, **59**, 1036-1043.
- Fisk, M.C., Schmidt, S.K. & Seastedt, T.R. (1998) Topographic patterns of above- and belowground production and nitrogen cycling in Alpine tundra. *Ecology*, **79**, 2253-2266.
- Fitzhugh, R.D., Driscoll, C.T., Groffman, P.M., Tierney, G.L., Fahey, T.J. & Hardy, J.P. (2003) Soil freezing and the acid-base chemistry of soil solutions in a northern hardwood forest. *Soil Science Society Of America Journal*, **67**, 1897-1908.
- Fornara, D.A., Tilman, D. & Hobbie, S.E. (2009) Linkages between plant functional composition, fine root processes and potential soil N mineralization rates. *Journal Of Ecology*, **97**, 48-56.
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Freitas, H., Golodets, C., Jouany, C., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quétier, F., Robson, M., Sternberg, M., Theau, J.P., Thebault, A. & Zarovali, M. (2009) Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, **90**, 598-611.
- Frank, D.A. & Groffman, P.M. (2009) Plant rhizospheric N processes: what we don't know and why we should care. *Ecology*, **90**, 1512-1519.
- Franz, T.P. & Eisenreich, S.J. (1998) Snow scavenging of polychlorinated biphenyls and polycyclic aromatic hydrocarbons in Minnesota. *Environmental Science & Technology*, **32**, 1771-1778.
- Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A.R. & Vorosmarty, C.J. (2004) Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, **70**, 153-226.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630-2637.
- Gavazov, K.S. (2010) Dynamics of alpine plant litter decomposition in changing climate. *Plant And Soil*, **337**, 19-32.
- Girel, J., Quétier, F., Bignon, A. & Aubert, S. (2010) *Histoire de l'agriculture en Oisans - Haute Romanche et pays faranchin (Villar d'Arène, Hautes-Alpes)*.
- Grassein, F., Legay, N., Lainé, P., Arnoldi, C., Lavorel, S., Segura, R. & Clement, J.C. (2012) Leaf Economic Spectrum: the plant functioning written in their leaves. *in prep*.
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M. & Clement, J.C. (2012) Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal Of Ecology*, submitted after minor revisions.
- Gross, N., Robson, T.M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y. & Guillemin, R. (2008) Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist*, **180**, 652-662.
- Gusewell, S., Jewell, P.L. & Edwards, P.J. (2005) Effects of heterogeneous habitat use by cattle on nutrient availability and litter decomposition in soils of an Alpine pasture. *Plant And Soil*, **268**, 135-149.
- Haei, M., Rousk, J., Ilstedt, U., Öquist, M., Baath, E. & Laudon, H. (2011) Effects of soil frost and growth, composition and respiration of the soil microbial decomposer community. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**, 2069-2077.
- Hagedorn, F., Schleppi, P., Bucher, J. & Fluhler, H. (2001) Retention and leaching of elevated N deposition in a forest ecosystem with Gleysols. *Water Air And Soil Pollution*, **129**, 119-142.
- Harder, S., Warren, S.G. & Charlson, R.J. (2000) Sulfate in air and snow at the South Pole: Implications for transport and deposition at sites with low snow accumulation. *Journal Of Geophysical Research-Atmospheres*, **105**, 22825-22832.
- Harrison, K.A., Bol, R. & Bardgett, R.D. (2007) Preferences for different nitrogen forms by coexisting plant species and soil microbes. *Ecology*, **88**, 989-999.
- Helliwell, R.C., Soulsby, C., Ferrier, R.C., Jenkins, A. & Harriman, R. (1998) Influence of snow on the hydrology and hydrochemistry of the Allt a' Mharcaidh, Cairngorm mountains, Scotland. *Science Of The Total Environment*, **217**, 59-70.

- Henry, H.A.L. & Jefferies, R.L. (2002) Free amino acid, ammonium and nitrate concentrations in soil solutions of a grazed coastal marsh in relation to plant growth. *Plant Cell And Environment*, **25**, 665-675.
- Heuer, K., Brooks, P.D. & Tonnessen, K.A. (1999) Nitrogen dynamics in two high elevation catchments during spring snowmelt 1996, Rocky Mountains, Colorado. *Hydrological Processes*, **13**, 2203-2214.
- Hiltbrunner, E., Schwikowski, M. & Korner, C. (2005) Inorganic nitrogen storage in alpine snow pack in the Central Alps (Switzerland). *Atmospheric Environment*, **39**, 2249-2259.
- Hobbie, S.E. & Chapin, F.S. (1996) Winter regulation of tundra litter carbon and nitrogen dynamics. *Biogeochemistry*, **35**, 327-338.
- Hood, E.W., Williams, M.W. & Caine, N. (2003) Landscape controls on organic and inorganic nitrogen leaching across an alpine/subalpine ecotone, Green Lakes Valley, Colorado Front Range. *Ecosystems*, **6**, 31-45.
- Jaeger, C.H., Monson, R.K., Fisk, M.C. & Schmidt, S.K. (1999) Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem. *Ecology*, **80**, 1883-1891.
- Jones, D.L., Healey, J.R., Willett, V.B., Farrar, J.F. & Hodge, A. (2005) Dissolved organic nitrogen uptake by plants - an important N uptake pathway? *Soil Biology & Biochemistry*, **37**, 413-423.
- Jones, H.G. & Pomeroy, J.W. (1999) The ecology of snow-covered systems: summary and relevance to Wolf Creek, Yukon. *Wolf Creek Research Basin: Hydrology, Ecology, Environment*. (eds J.W. Pomeroy & R. Granger), pp. 1-14. National Water Research Institute, Minister of Environment, Saskatoon.
- Kahmen, A., Renker, C., Unsicker, S.B. & Buchmann, N. (2006) Niche complementarity for nitrogen: An explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Ecology*, **87**, 1244-1255.
- Kahmen, A., Wanek, W. & Buchmann, N. (2008) Foliar delta N-15 values characterize soil N cycling and reflect nitrate or ammonium preference of plants along a temperate grassland gradient (vol 156, pg 861, 2008). *Oecologia*, **158**, 371-371.
- Kardol, P., Cornips, N.J., van Kempen, M.M.L., Bakx-Schotman, J.M.T. & van der Putten, W.H. (2007) Microbe-mediated plant-soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological Monographs*, **77**, 147-162.
- Kaye, J.P. & Hart, S.C. (1997) Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends In Ecology & Evolution*, **12**, 139-143.
- Korner, C. (2003) *Alpine plant life*, 2nd edn. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Körner, C. (2004) Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio*, **13**, 11-17.
- Kuhn, M. (2001) The nutrient cycle through snow and ice, a review. *Aquatic Sciences*, **63**, 150-167.
- Kuhn, M., Haslhofer, J., Nickus, U. & Schellander, H. (1998) Seasonal development of ion concentration in a high alpine snow pack. *Atmospheric Environment*, **32**, 4041-4051.
- Lambers, H., Chapin, F.S.I. & Pons, T.L. (1998) *Plant physiological ecology : mineral nutrition*. Springer, Berlin.
- Leriche, H., LeRoux, X., Gignoux, J., Tuzet, A., Fritz, H., Abbadie, L. & Loreau, M. (2001) Which functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in grasslands? *Oecologia*, **129**, 114-124.
- Lipson, D.A., Raab, T.K., Schmidt, S.K. & Monson, R.K. (1999) Variation in competitive abilities of plants and microbes for specific amino acids. *Biology And Fertility Of Soils*, **29**, 257-261.
- Lipson, D.A. & Schmidt, S.K. (2004) Seasonal changes in an alpine soil bacterial community in the Colorado Rocky Mountains. *Applied And Environmental Microbiology*, **70**, 2867-2879.
- Lipson, D.A., Schmidt, S.K. & Monson, R.K. (1999) Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. *Ecology*, **80**, 1623-1631.
- Litaor, M.L., Seastedt, T.R., Walker, M.D., Carbone, M. & Townsend, A. (2005) The biogeochemistry of phosphorus across an alpine topographic/snow gradient. *Geoderma*, **124**, 49-61.
- Loiseau, P., Louault, F., Le Roux, X. & Bardy, M. (2005) Does extensification of rich grasslands alter the C and N cycles, directly or via species composition? *Basic And Applied Ecology*, **6**, 275-287.
- Louault, F., Pillar, V.D., Auffere, J., Garnier, E. & Soussana, J.F. (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal Of Vegetation Science*, **16**, 151-160.
- Makarov, M.I., Glaser, B., Zech, W., Malysheva, T.I., Bulatnikova, I.V. & Volkov, A.V. (2003) Nitrogen dynamics in alpine ecosystems of the northern Caucasus. *Plant And Soil*, **256**, 389-402.
- Matson, P., Lohse, K.A. & Hall, S.J. (2002) The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio*, **31**, 113-119.
- Mayewski, P.A. & Legrand, M.R. (1990) Recent Increase In Nitrate Concentration Of Antarctic Snow. *Nature*, **346**, 258-260.
- Mayewski, P.A., Lyons, W.B., Spencer, M.J., Twickler, M.S., Buck, C.F. & Whitlow, S. (1990) An Ice-Core Record Of Atmospheric Response To Anthropogenic Sulfate And Nitrate. *Nature*, **346**, 554-556.
- Miller, A.E. & Bowman, W.D. (2002) Variation in nitrogen-15 natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occurring alpine species: do species partition by nitrogen form? (vol 130, pg 609, 2002). *Oecologia*, **131**, 635-635.
- Miller, A.E., Schimel, J.P., Sickman, J.O., Skeen, K., Meixner, T. & Melack, J.M. (2009) Seasonal variation in nitrogen uptake and turnover in two high-elevation soils: mineralization responses are site-dependent. *Biogeochemistry*, **93**, 253-270.
- Morin, S., Domine, F., Arnaud, L. & Picard, G. (2010) In-situ monitoring of the effective thermal conductivity of snow. *Cold Regions Science Technologies*, **64**, 73-80.
- Mouhamadou, B., Molitor, C., Baptist, F., Sage, L., Clement, J.C., Lavorel, S., Monier, A. & Geremia, R.A. (2011) Differences in fungal communities associated to *Festuca paniculata* roots in subalpine grasslands. *Fungal Diversity*, **47**, 55-63.
- Myrold, D.D. (1998) Transformations of nitrogen *Principles and Applications of Soil Microbiology* (ed. D.M.F. Sylvia, J.J. ; Hartel, P.G. ; Zuberer, D.A.), pp. 259-294. Prentice Hall ; Upper Saddle River, NJ.
- Nanus, L., Campbell, D.H., Ingersoll, G.P., Clow, D.W. & Mast, M.A. (2003) Atmospheric deposition maps for the Rocky Mountains. *Atmospheric Environment*, **37**, 4881-4892.
- Nickus, U., Kuhn, M., Baltensperger, U., Delmas, R., Gaggeler, H., Kasper, A., KrompKolb, H., Maupetit, F., Novo, A., Pichlmayer, F., Preunkert, S., Puxbaum, H., Rossi, G., Schoner, W., Schwikowski, M., Seibert, P., Staudinger, M., Trockner, V., Wagenbach, D. & Winiwarter, W. (1997) SNOSP: Ion deposition and concentration in high alpine snow packs. *Tellus Series B-Chemical And Physical Meteorology*, **49**, 56-71.
- Nickus, U., Kuhn, M., Novo, A. & Rossi, G.C. (1998) Major element chemistry in alpine snow along a north-south transect in the Eastern Alps. *Atmospheric Environment*, **32**, 4053-4060.
- Ohte, N., Sebestyen, S.D., Shanley, J.B., Doctor, D.H., Kendall, C., Wankel, S.D. & Boyer, E.W. (2004) Tracing sources of nitrate in snowmelt runoff using a high-resolution isotopic technique. *Geophysical Research Letters*, **31**.
- Patra, A.K., Abbadie, L., Clays-Josserand, A., Degrange, V., Grayston, S.J., Guillaumaud, N., Loiseau, P., Louault, F., Mahmood, S., Nazaret, S., Philippot, L., Poly, F., Prosser, J.I. & Le Roux, X. (2006) Effects of management regime and plant species on the enzyme activity and genetic structure of N-fixing, denitrifying and nitrifying bacterial communities in grassland soils. *Environmental Microbiology*, **8**, 1005-1016.
- Phoenix, G.K., Johnson, D., Grime, J.P. & Booth, R.E. (2008) Sustaining ecosystem services in ancient limestone grassland: importance of major component plants and community composition. *Journal Of Ecology*, **96**, 894-902.
- Piatek, K.B., Mitchell, M.J., Silva, S.R. & Kendall, C. (2005) Sources of nitrate in snowmelt discharge: Evidence from water chemistry and stable isotopes of nitrate. *Water Air And Soil Pollution*, **165**, 13-35.
- Preunkert, S., Wagenbach, D., Legrand, M. & Vincent, C. (2000) Col du Dome (Mt Blanc Massif, French Alps) suitability for ice-core studies in relation with past atmospheric chemistry over Europe. *Tellus Series B-Chemical And Physical Meteorology*, **52**, 993-1012.

- Quetier, F., Thebault, A. & Lavorel, S. (2007) Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, **77**, 33-52.
- Raab, T.K., Lipson, D.A. & Monson, R.K. (1999) Soil amino acid utilization among species of the Cyperaceae: Plant and soil processes. *Ecology*, **80**, 2408-2419.
- Rixen, C., Freppaz, M., Stoeckli, V., Huovinen, C., Huovinen, K. & Wipf, S. (2008) Altered snow density and chemistry change soil nitrogen mineralization and plant growth. *Arctic Antarctic And Alpine Research*, **40**, 568-575.
- Robson, T.M., Baptist, F., Clement, J.C. & Lavorel, S. (2010) Land use in subalpine grasslands affects nitrogen cycling via changes in plant community and soil microbial uptake dynamics. *Journal Of Ecology*, **98**, 62-73.
- Robson, T.M., Lavorel, S., Clement, J.C. & Le Roux, X. (2007) Neglect of mowing and manuring leads to slower nitrogen cycling in subalpine grasslands. *Soil Biology & Biochemistry*, **39**, 930-941.
- Rogora, M., Mosello, R., Arisci, S., Brizzio, M., Barbieri, A., Balestrini, R., Waldner, P., Schmitt, M., Stahl, M., Thimonier, A., Kalina, M., Puxbaum, H., Nickus, U., Ulrich, E. & Probst, A. (2006) An overview of atmospheric deposition chemistry over the Alps: Present status and long-term trends. *Hydrobiologia*, **562**, 17-40.
- Saccone, P., Morin, S., Baptist, F., Bonneville, J.-M., Colace, M.-P., Domine, F., Faure, M., Geremia, R., Lochet, J., Poly, F., Lavorel, S. & Clément, J.-C. (2012) The effects of snowpack properties and plant strategies on litter decomposition during winter in subalpine meadows. *Plant And Soil*, 1-15.
- Schadt, C.W., Martin, A.P., Lipson, D.A. & Schmidt, S.K. (2003) Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils. *Science*, **301**, 1359-1361.
- Schimel, J., Balsler, T.C. & Wallenstein, M. (2007) Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology*, **88**, 1386-1394.
- Schimel, J.P. & Bennett, J. (2004) Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, **85**, 591-602.
- Schimel, J.P. & Chapin, F.S. (1996) Tundra plant uptake of amino acid and NH₄⁺ nitrogen in situ: Plants compete well for amino acid N. *Ecology*, **77**, 2142-2147.
- Schmidt, S.K., Costello, E.K., Nemerugut, D.R., Cleveland, C.C., Reed, S.C., Weintraub, M.N., Meyer, A.F. & Martin, A.M. (2007) Biogeochemical consequences of rapid microbial turnover and seasonal succession in soil. *Ecology*, **88**, 1379-1385.
- Schmidt, S.K. & Lipson, D.A. (2004) Microbial growth under the snow: Implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils. *Plant And Soil*, **259**, 1-7.
- Schmitt, M., Thoni, L., Waldner, P. & Thimonier, A. (2005) Total deposition of nitrogen on Swiss long-term forest ecosystem research (LWF) plots: comparison of the throughfall and the inferential method. *Atmospheric Environment*, **39**, 1079-1091.
- Schwikowski, M. (1997) Analytical chemistry in high-Alpine environmental research. *Chimia*, **51**, 786-789.
- Seastedt, T.R., Bowman, W.D., Caine, T.N., McKnight, D., Townsend, A. & Williams, M.W. (2004) The landscape continuum: A model for high-elevation ecosystems. *Bioscience*, **54**, 111-121.
- Shaw, M.R. & Harte, J. (2001) Control of litter decomposition in a subalpine meadow-sagebrush steppe ecotone under climate change. *Ecological Applications*, **11**, 1206-1223.
- Sickman, J.O., Leydecker, A., Chang, C.C.Y., Kendall, C., Melack, J.M., Lucero, D.M. & Schimel, J. (2003) Mechanisms underlying export of N from high-elevation catchments during seasonal transitions. *Biogeochemistry*, **64**, 1-24.
- Singh, K.P. & Tripathi, S.K. (2000) Impact of environmental nutrient loading on the structure and functioning of terrestrial ecosystems. *Current Science*, **79**, 316-323.
- Smith, C.J., Wright, M.F. & Parick, W.H.J. (1983) The effect of soil redox potential and pH on the reduction and production of nitrous oxide. *Journal Of Environmental Quality*, **12**, 186-188.
- Smith, R.S., Shiel, R.S., Bardgett, R.D., Millward, D., Corkhill, P., Evans, P., Quirk, H., Hobbs, P.J. & Kometa, S.T. (2008) Long-term change in vegetation and soil microbial communities during the phased restoration of traditional meadow grassland. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 670-679.
- Song, M., Xu, X., Hu, Q., Tian, Y., Hua, O. & Zhou, C. (2007) Interactions of plant species mediated plant competition for inorganic nitrogen with soil microorganisms in an alpine meadow. *Plant And Soil*, **297**, 127-137.
- Spiegelstra, J., Schiff, S.L., Elgood, R.J., Semkin, R.G. & Jeffries, D.S. (2001) Tracing the sources of exported nitrate in the turkey lakes watershed using N-15/N-14 and O-18/O-16 isotopic ratios. *Ecosystems*, **4**, 536-544.
- Stanford, G., Vanderpol, R.A. & Dzienia, S. (1975) Denitrification rates in relation to total and extractable soil carbon. *Soil Science Society Of America Journal*, **39**, 284-289.
- Sterner, R.W. & Elser, J.J. (2002) *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O. & Gowing, D.J. (2004) Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science*, **303**, 1876-1879.
- Sturm, M., Holmgren, J. & Liston, G.E. (1995) A seasonal snow cover classification system for local to global applications. *Journal of Climate*, **8**, 1261-1283.
- Sutherland, W.J., Armstrong-Brown, S., Armsworth, P.R., Brereton, T., Brickland, J., Campbell, C.D., Chamberlain, D.E., Cooke, A.I., Dulvy, N.K., Dusic, N.R., Fitton, M., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Grout, N., Harvey, H.J., Hedley, C., Hopkins, J.J., Kift, N.B., Kirby, J., Kunin, W.E., Macdonald, D.W., Marker, B., Naura, M., Neale, A.R., Oliver, T., Osborn, D., Pullin, A.S., Shardlow, M.E.A., Showler, D.A., Smith, P.L., Smithers, R.J., Solandt, J.L., Spencer, J., Spray, C.J., Thomas, C.D., Thompson, J., Webb, S.E., Yalden, D.W. & Watkinson, A.R. (2006) The identification of 100 ecological questions of high policy relevance in the UK. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 617-627.
- Taillandier, A.S., Domine, F., Simpson, W.R., Sturm, M., Douglas, T.A. & Severin, K. (2006) Evolution of the snow area index of the subarctic snowpack in central Alaska over a whole season. Consequences for the air to snow transfer of pollutants. *Environmental Science & Technology*, **40**, 7521-7527.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, **292**, 281-284.
- Uhlirva, E., Simek, M. & Santruckova, H. (2005) Microbial transformation of organic matter in soils of montane grasslands under different management. *Applied Soil Ecology*, **28**, 225-235.
- Van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D. & van Straalen, N.M. (2008) The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**, 296-310.
- Viard-Cretat, F., Gallet, C., Lefebvre, M. & Lavorel, S. (2009) A leachate a day keeps the seedlings away: mowing and the inhibitory effects of *Festuca paniculata* in subalpine grasslands. *Annals of Botany*, **103**, 1271-1278.
- Vitousek, P.M. (2004) *Nutrient cycling and limitation - Hawai'i as a model system*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H. & Tilman, D.G. (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, **7**, 737-750.
- Vitousek, P.M. & Howarth, R.W. (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, **13**, 87-115.
- Wadhams, J.L., Hallam, K.R., Hawkins, J. & O'Connor, A. (2006) Enhancement of snowpack inorganic nitrogen by aerosol debris. *Tellus Series B-Chemical And Physical Meteorology*, **58**, 229-241.
- Weigelt, A., Bol, R. & Bardgett, R.D. (2005) Preferential uptake of soil nitrogen forms by grassland plant species. *Oecologia*, **142**, 627-635.

- Welker, J.M., Bowman, W.D. & Seastedt, T.R. (2001) Environmental change and future directions in alpine research. *Structure and Functions of an Alpine Ecosystem* (eds W.D. Bowman & T.R. Seastedt), pp. 304-322. Oxford University Press, Oxford.
- Williams, M.W., Bales, R.C., Brown, A.D. & Melack, J.M. (1995) Fluxes And Transformations Of Nitrogen In A High-Elevation Catchment, Sierra-Nevada. *Biogeochemistry*, **28**, 1-31.
- Williams, M.W., Brooks, P.D., Mosier, A. & Tonnessen, K.A. (1996) Mineral nitrogen transformations in and under seasonal snow in a high-elevation catchment in the Rocky Mountains, United States. *Water Resources Research*, **32**, 3161-3171.
- Williams, M.W., Brooks, P.D. & Seastedt, T. (1998) Nitrogen and carbon soil dynamics in response to climate change in a high-elevation ecosystem in the Rocky Mountains, USA. *Arctic And Alpine Research*, **30**, 26-30.
- Williams, M.W., Losleben, M., Caine, N. & Greenland, D. (1994) Changes in climate and hydrochemical responses in a high-elevation catchment in the Rocky Mountains, USA. *Symposium on Regional Assessment of Freshwater Ecosystems and Climate Change in North America*, pp. 939-946. Leesburg, Va.
- Williams, M.W. & Melack, J.M. (1991a) Precipitation Chemistry In And Ionic Loading To An Alpine Basin, Sierra-Nevada. *Water Resources Research*, **27**, 1563-1574.
- Williams, M.W. & Melack, J.M. (1991b) Solute Chemistry Of Snowmelt And Runoff In An Alpine Basin, Sierra-Nevada. *Water Resources Research*, **27**, 1575-1588.
- Williams, M.W., Seibold, C. & Chowanski, K. (2009) Storage and release of solutes from a subalpine seasonal snowpack: soil and stream water response, Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, **95**, 77-94.
- Xu, X., Ouyang, H., Kuzyakov, Y., Richter, A. & Wanek, W. (2006) Significance of organic nitrogen acquisition for dominant plant species in an alpine meadow on the Tibet plateau, China. *Plant And Soil*, **285**, 221-231.
- Yergeau, E. & Kowalchuk, G.A. (2008) Responses of Antarctic soil microbial communities and associated functions to temperature and freeze-thaw cycle frequency. *Environmental Microbiology*, **10**, 2223-2235.
- Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C., Peacock, A.D. & Tilman, D. (2003) Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? *Ecology*, **84**, 2042-2050.
- Zeglin, L.H., Stursova, M., Sinsabaugh, R.L. & Collins, S.L. (2007) Microbial responses to nitrogen addition in three contrasting grassland ecosystems. *Oecologia*, **154**, 349-359.
- Zeller, V., Bahn, M., Aichner, M. & Tappeiner, U. (2000) Impact of land-use change on nitrogen mineralization in subalpine grasslands in the Southern Alps. *Biology And Fertility Of Soils*, **31**, 441-448.
- Zhang, T.J. (2005) Influence of the seasonal snow cover on the ground thermal regime: An overview. *Rev Geophys*, **43** 26.