



HAL
open science

Ecologie du système plante-sol

Stephane Bazot

► **To cite this version:**

Stephane Bazot. Ecologie du système plante-sol. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Paris Sud (Paris 11) - Université Paris Saclay, 2019. <tel-04488772>

HAL Id: tel-04488772

<https://hal.science/tel-04488772v1>

Submitted on 4 Mar 2024

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.



HAL Authorization



HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES De l'Université Paris Sud

Ecologie du système plante-sol

Présentée par

Stéphane BAZOT

Laboratoire Ecologie Systématique et Evolution
UMR CNRS 8079

Soutenance le jeudi 31 octobre 2019

Nathalie Frascaria, Professeure Agroparistech (Paris, France)	Rapporteuse, présidente
Stephan Hattenschwiler, Directeur de recherche CNRS (Montpellier, France) –	Rapporteur
Quentin Ponette, Professeur Université de Louvain (Louvain, Belgique) –	Rapporteur
Pascale Maillard, CR1 HDR INRA (Nancy, France) –	Examinatrice
Jean Christophe Lata, Maître de conférence HC HDR Sorbonne Université (Paris, France) –	Examineur

1 ^{ère} PARTIE : CURRICULUM VITAE	4
A. Etat civil et parcours	4
I. Expériences professionnelles antérieures	4
II. Formations.....	4
B. Activités pédagogiques	4
I. Enseignements	4
II. Responsabilités pédagogiques.....	5
III. Encadrements d'étudiants	5
C. Activités de recherche.....	8
I. Contrats de recherches obtenus/ ayant participé.....	8
II. Expertise scientifique	9
III. Vulgarisation scientifique	9
IV. Responsabilité administratives.....	9
V. Collaborations nationales ou internationales depuis 2007	10
D. Production scientifique :	10
I. Liste des publications dans des revues nationales et internationales, chapitre d'ouvrage, manuscrit :	11
II. Liste des communications dans des congrès/ séminaires nationaux et internationaux :	12
2 ^{ème} PARTIE : SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX TRAVAUX DE RECHERCHE	15
A. Introduction.....	15
B. Problématique générale.....	18
I. Cycle du carbone et importance des écosystèmes prairiaux et forestiers	18
II. Les transferts de carbone dans le continuum atmosphère plante sol.....	20
III. Interaction entre métabolismes du carbone et de l'azote	24
IV. Gestion interne du carbone et de l'azote chez les plantes pérennes et plus particulièrement chez les ligneux	24
V. Facteurs modulant les transferts de carbone dans la plante et de la plante vers le sol..	25
C. Impact de différentes contraintes subies par les parties aériennes d'une graminée prairiale (le ray grass, <i>Lolium perenne</i>) sur les flux de C récent vers la rhizosphère.	27
I. Conséquences de l'élévation de la concentration en CO ₂ atmosphérique sur la répartition des photoassimilats récents et la rhizodéposition	27
II. Influence de la défoliation et de la fertilisation sur la répartition des assimilats dans la plante et les transferts de carbone vers la rhizosphère.....	29
D. Impacts de facteurs biotiques (âge) et abiotiques (dépérissement) sur les dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés de réserve	34
I. Effet de l'âge de l'arbre sur les dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés de réserve	36
II. Impact du dépérissement sur la croissance et la dynamique des réserves chez le hêtre ...	39

E.	Dynamique saisonnière de l'allocation du carbone dans le système arbre-sol chez le chêne sessile (<i>Quercus petraea</i>).....	42
I.	Devenir des photoassimilats dans le feuillage	42
II.	Allocation du carbone aux différents compartiments de l'arbre et à la respiration du tronc	45
III.	Allocation du carbone au sol	47
3 ^{ème}	PARTIE : Projet	48
A.	Contexte : vers une meilleure connaissance du fonctionnement carboné des sols forestiers	48
B.	Caractérisation du système racinaire forestier et de sa dynamique saisonnière	49
C.	Rhizosphère et détritosphère, un seul et même compartiment	50
D.	Allocation du carbone à la rhizo-détritosphère et dynamique saisonnière chez les arbres... ..	51
E.	Rôles des microorganismes dans la décomposition des matières organiques	52
F.	Projet de recherche	53
1.	Dynamique saisonnière de croissance du système racinaire des arbres	54
2.	Variation temporelle de la qualité et de la quantité de matière organique entrant au sol . ..	54
3.	Evolution saisonnière de la décomposition de la matière organique du sol dans la rhizodétritosphère et « priming effect »	56
4.	Contrôle microbien de la décomposition de la matière organique dans les sols forestiers	56
5.	Déterminisme des flux de gaz à effet de serre du sol.....	57
	Conclusion	59
	Remerciement	61
	Références bibliographiques.....	63

1^{ère} PARTIE : CURRICULUM VITAE

A. Etat civil et parcours

Stéphane Bazot

Date de naissance : 08/10/1978

Section(s) CNU de rattachement : 67

Téléphone : 0169157136 Email : stephane.bazot@u-psud.fr

Maitre de conférences depuis septembre 2007 au Laboratoire Ecologie Systématique Evolution, UMR 8079 Université Paris Saclay, CNRS, Agroparistech, Université Paris SUD, Equipe Ecophysiologie végétale 91400 Orsay

I. Expériences professionnelles antérieures

Post-Doctorant (2005-2007). Equipe Dépollution Biologique des Sols, Université de Haute Alsace-68000 Colmar, Projet Européen LIFE ENVIRONNEMENT ArtWET, « Réduction de la pollution diffuse dans les zones humides artificielles »

« Mise au point d'un pilote de dépollution de polluants organiques et inorganiques par bioremédiation »

ATER (2004-2005). Université Louis Pasteur 67000 Strasbourg, Centre d'Ecologie Végétale, Institut de Botanique de Strasbourg.

« Impact de la remise en eau sur l'activité dénitrifiante du sol d'une forêt alluviale du Rhin ».

Moniteur CIES de Lorraine (2001-2004), IUT Génie Biologique/ Génie de l'environnement, de Yutz Thionville 57979 Yutz

II. Formations

Qualification Maître de conférences, section 66, 67, 68 en 2005.

Doctorat « Sciences Agronomiques » (2001-2004) ; Institut National Polytechnique de Lorraine INPL, Laboratoire Agronomie Environnement UMR 1121 ENSAIA, INRA, 54500 Vandœuvre les Nancy sous la direction de Christophe Robin.

« Contribution à l'étude de l'allocation des photoassimilats récents dans la plante et la rhizosphère chez une graminée pérenne (*Lolium perenne* L.) ».

D.E.A. « Sciences Agronomiques » (2000-2001) ; ENSAIA Ecole nationale Supérieure des Industries Agro-Alimentaires, Institut National Polytechnique de Lorraine INPL, 54500 Vandœuvre les Nancy. Laboratoire d'accueil : Unité Agronomie Malherbologie, INRA Dijon.

« Etude de la valeur adaptative des hybrides interspécifiques de première génération entre le colza (*Brassica napus*) et la ravenelle (*Raphanus raphanistrum*) ».

B. Activités pédagogiques

I. Enseignements

Mes activités d'enseignant ont débuté en 2001, dès le début de ma thèse, grâce à un poste de moniteur à l'IUT Génie Biologique / Génie de l'Environnement. J'ai participé à l'encadrement des travaux pratiques de sciences du sol et de physiologie végétale. En 2005 et 2006, j'ai occupé deux postes d'attaché temporaire d'enseignement (ATER) à l'Université de Strasbourg Louis Pasteur puis à l'IUT de Colmar. Depuis mon recrutement en septembre 2007, en tant que maître de

conférences, à l'Université Paris Sud, je dispense essentiellement mes enseignements en écologie fonctionnelle et écophysio­logie végétale, plus particulière­ment autour des thématiques des grands cycles biogéochimiques (carbone, azote, eau), des changements globaux, de l'écologie des sols, des interactions plante-sol-microorganismes, du fonctionnement des plantes et des écosystèmes. J'interviens actuellement essentiellement en Licence 3^{ème} année Biologie des Organismes et Ecologie, ainsi qu'en master 1 et 2 Biodiversité Ecologie Evolution.

II. Responsabilités pédagogiques

Très rapidement après mon recrutement (dès 2008), j'ai pris la **responsabilité de différentes unités d'enseignement (UE), en master 1**. Ces UE concernent l'écologie fonctionnelle (UE ECOF), les outils méthodologiques utilisés en écologie (UE METO), l'écologie des interactions plante-sol (UE SOLT) et la diversité fonctionnelle des milieux terrestres (UE PAIM). Ces 3 dernières UE sont des UE de terrain et de travaux pratiques ; j'attache en effet beaucoup d'importance à la sensibilisation/ à la formation de nos étudiants à l'écologie pratique et l'écologie de terrain.

Par la suite, au-delà de la responsabilité d'unités d'enseignements, j'ai souhaité m'investir plus particulière­ment dans l'organisation et la gestion pédagogique et administrative de la formation des étudiants en écologie. Dès septembre 2014 j'ai assuré la **coresponsabilité de la spécialité "Ecologie, Biodiversité, Evolution EBE" du master "Environnement" de l'Université Paris SUD (UPSUD) (2014-2015, 74 étudiants M1+M2)**. A la même période, la future Université Paris Saclay (UPSAY) était en construction et j'ai contribué dès 2013, au travers de ma participation à différents groupes de travail, à l'organisation de la school BASE (Biodiversité, Agriculture, alimentation, Société, Environnement), les school de l'UPSAY étant des structures inter-établissements en charge de l'organisation de la formation en master dans un domaine scientifique donné. Dans ce contexte, je me suis plus particulière­ment attaché à la création de la mention de master Biodiversité Ecologie Evolution de l'UPSAY sur la base de la spécialité Ecologie, Biodiversité, Evolution EBE du master « Environnement ».

Ainsi depuis septembre 2015, suite à la création officielle, en décembre 2014, de l'Université Paris Saclay, je suis **coordinateur de la mention de master M1+M2 "Biodiversité Ecologie Evolution BEE"** (230 étudiants inscrit en 2017-18 en M1+M2, 2 parcours de M1 et 12 parcours de M2 ; 7 parcours de M2 depuis septembre 2018), **responsable du parcours Ecologie de M1 de la mention Biodiversité Ecologie Evolution** (43 étudiants en 2018-19) **et jusqu'en juin 2018, co-responsable du parcours de M2 Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes-Ingénierie écologique** (12 étudiants en 2017-18).

III. Encadrements d'étudiants

Au-delà de mon activité d'enseignant « face étudiants », j'ai encadré dès mon doctorat de nombreux étudiants en stage (du L1 ou M2) et depuis mon post-doc également co-encadré et encadré 4 doctorants.

Tableau récapitulatif des expériences d'encadrement.

	Total
Encadrement de doctorants	4
Encadrement de stages de niveau M2	8
Encadrement de stages de niveau L3 ou M1	9
Encadrement de stages autres	2

Thèse encadrée

Aminu Fanda (Février 2019 à Février 2022). *Caractérisation de la dynamique de croissance des racines et des flux de rhizodéposition en forêt tempérée*. Directeur: **Stéphane Bazot**. Ecole doctorale Sciences du végétal. Financement Ambassade de France au Nigeria.

Thèses co-encadrées

Alice Delaporte (soutenance Septembre 2015). *Vers une compréhension fonctionnelle des dépérissements forestiers: étude du cas du hêtre (Fagus sylvatica L.) en forêt de Fontainebleau*. Directeur: Claire Damesin, Co-directeur: **Stéphane Bazot**. Ecole doctorale Sciences du végétal. Bourse MENRT. 2 publications en 1^{er} auteur publiées, 1 en préparation.

Alice Delaporte a été recrutée en tant qu'experte conseil en arboriculture urbaine et ornementale Agrobio-TECH Nice 06 (CDI) depuis le 1er février 2016.

Angélique Gilson (soutenance Mars 2015). *Dynamique saisonnière et répartition du Carbone et de l'Azote : de l'organe au peuplement. Rôle des réserves et effets de l'âge chez le chêne sessile (Quercus petraea)*. Directeur : Eric Dufrière, Co-directeur : **Stéphane Bazot**, Laure Barthes. Ecole doctorale Sciences du végétal. Bourse région Ile de France. 1 publication publiée en 1^{er} auteur, 1 en préparation.

Angélique Gilson a été recrutée Chef de projet Vie associative et soutien aux étudiants Sorbonne Universités - (CDI) depuis le 1er juin 2015.

Par ailleurs, lors de mon post-doctorat dans l'équipe "Dépollution des Sols" de l'Université de Haute Alsace entre 2006 et 2007, j'ai participé au co-encadrement de **Paul Bois**. Cette thèse intitulée "*Développement d'un procédé de traitement de matrices d'origine viticole polluées par des herbicides par couplage bioaugmentation/phytoremédiation : sélection d'un triplet « bactéries-sorbant-plante » testé en microcosme*" a été soutenue en mai 2010. *Paul Bois est aujourd'hui maître de conférence à l'ENGEES Strasbourg.*

Master 2 :

Encadrement 2018 Erica Dorr **Master 2** « Climate Land Use and ecosystem Services », Agroparistech. Sujet : « *Dynamique de la matière organique des sols forestiers en fonction de la densité des peuplements* ».

Encadrement 2016 Mathilde Bugeat **Master 2** « Biodiversité Ecologie Evolution » UPSUD. Sujet : « *Impact du dépérissement forestier sur la rhizodéposition et la diversité structurale et fonctionnelle des microorganismes de la rhizosphère* ».

Co-Encadrement 2016 Liliana Pineck **Master 2** « Biodiversité Ecologie Evolution » UPSUD. Sujet : « *Etude du fonctionnement d'un sol forestier au printemps en relation avec les absorptions d'azote par les arbres* ».

Encadrement 2014 Georgia Faccioni **Master 2** « Sciences et Technologies pour l'Environnement et du Territoire » Université de Padoue Italie. Sujet : « *Lecture dendrochronologique du fonctionnement hydrique et carboné de l'arbre aux échelles saisonnière et interannuelle: approche expérimentale et de modélisation chez le Chêne sessile* ».

Co-Encadrement 2010 Alice Delaporte **Master 2** « Ecologie, Biodiversité, Evolution » Université Pierre et Marie Curie. Sujet : « *Etude des processus écophysiological sous jacent au dépérissement du hêtre en forêt de Fontainebleau* ».

Co-encadrement 2006 Paul Bois **Master 2** « Physique, chimie, biologie de l'environnement » ULP Strasbourg. Sujet : « *Bioremédiation du diuron présent dans les sédiments de bassins d'orage viticoles* »

Encadrement 2003 Jennifer Tavernier **DEA** Sciences Agronomiques INPL Nancy. Sujet : « *Influence de la défoliation sur la répartition du carbone au sein du système plante sol microorganismes chez le ray grass* ».

Encadrement 2002 Lina Ulff **Master 2** « Science project in Agriculture » Université de Uppsala Suède. Sujet « *Influence of elevated atmospheric CO₂ concentration and nitrogen fertilization on belowground translocation of carbon in perennial rye grass* ».

Master 1 :

Encadrement 2017 Ivan Cornut **Master 1** « Biodiversité Ecologie Evolution » UPSaclay. Sujet : « *Déterminisme de la biomasse microbienne du sol d'une forêt tempérée* ».

Encadrement 2015 Mathilde Bugeat **Master 1** « Ecologie Biodiversité Evolution » UPSUD. Sujet : « *Impact du dépérissement du hêtre sur l'activité biologique du sol* ».

Co encadrement 2015 Laura Flamigni **Master 1** « Ecologie Biodiversité Evolution » UPSUD. Sujet : « *Le carbone assimilé par les feuilles de charme est-il alloué aux réserves en début de saison de végétation ?* ».

Encadrement 2013 Ludivine Lothelin **Master 1** « Ecologie Biodiversité Evolution » UPSUD. Sujet : « *Impact du dépérissement forestier sur la rhizodéposition et la diversité fonctionnelle des microorganismes de la rhizosphère* ».

Co encadrement 2012, Jean Charles Miquel **Master 1** « Ecologie Biodiversité Evolution » UPSUD. Sujet : « *Allocation du carbone assimilé en début de saison de végétation chez le charme (Carpinus betulus L.)* ».

Encadrement 2012 Christophe Bach **Master 1** « Ecologie Biodiversité Evolution » UPSUD. Sujet : « *Etude de la réallocation des réserves carbonées marquées au ¹³C vers les organes en croissance lors du débourrement chez le chêne sessile* ».

Encadrement 2011 Adeline Pecastaings **Master 1** « Sciences du végétal » UPSUD. Sujet : « *Quelle remobilisation du carbone des réserves au moment du débourrement ?* ».

Encadrement 2010 Morinne Lempereur **Master 1** Ecologie Biodiversité Evolution » UPSUD. Sujet : « *Etude des réserves azotées chez le hêtre dépérissant en forêt de Fontainebleau* »

Encadrement 2009 Thomas Mationni **Master 1** Ecologie Biodiversité Evolution » UPSUD. Sujet : « *Etude de la variabilité saisonnière des pools d'azote chez le chêne sessile (Quercus petraea L.) et caractérisation des protéines de stockage* ».

C. Activités de recherche

Le principal fil conducteur de mes activités de recherches depuis ma thèse concerne la compréhension du fonctionnement carboné et azoté du système plante-sol en lien avec différents facteurs biotiques et abiotiques : contraintes environnementales (CO₂, sécheresse, disponibilité en azote), âges, espèces (arbres, herbacées), gestion (fauche en prairie, éclaircie en forêt...). Ainsi mes compétences se situent à l'interface entre l'écophysiologie végétale, la biochimie des plantes et l'écologie des sols.

Depuis mon recrutement à l'université Paris Sud, mes recherches se sont concentrées sur les écosystèmes forestiers et concernent le fonctionnement carboné et azoté du système arbre-sol. Je détaillerai une partie de ces activités plus tard dans le document.

Mots clés : forêts, prairies, réserves carbonés, réserves azotées, sucres solubles, amidon, protéines, acides aminés, matière organique, répartition/ allocation, minéralisation, microorganismes, rhizosphère, rhizodéposition, CO₂, fertilisation, défoliation, sécheresse, dépérissement, densité forestière, ¹⁴C, ¹³C, ¹⁵N.

I. Contrats de recherches obtenus/ ayant participé

- **Projet DEB-IRSTEA** (Direction de l'Eau et de la Biodiversité du Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire) **ISY-BIOC**, 2019-2023, Identification d'Itinéraires SYlvicoles conciliant production de biomasse, conservation de la BIODiversité des sols et séquestration de Carbone dans les sols (ISY-BIOC). Lauric Cécillon, Nathalie Korboulewsky, Stéphane Bazot coordinateurs.
- **Projet DYNAMO**, 2019-2022. Dynamique de la matière organique dans les sols forestiers. Ambassade de France au Nigeria. Stéphane Bazot coordinateur.
- **Projet innovant IDEEV** Institut Diversité Ecologie et Evolution du Vivant 2015 «Impact du DEPérissement FOREstier sur la rhizodéposition et la diversité structurale et fonctionnelle des microorganismes de la Rhizosphère IDEFORR ». Stéphane Bazot coordinateur.
- **Flemish Foundation for Scientific Research** 2014-2018. « Phenology Underground FWO ». James Weedon (Université d'Amsterdam) coordinateur.
- **Projet pour l'action IDEX Paris-Saclay** 2014 plateforme « Biodiversité et fonctionnement des Ecosystèmes » (BiodivE): Stéphane Bazot, Sophie Nadot **coordinateurs**.
- **Projet ICOS Ecosystèmes France** 2015-2035, de Barbeau (77). Expert plante sol
- **R2DS Ile de France** Réseau développement soutenable 2013-2015. «Compréhension de la vulnérabilité des arbres face aux changements climatiques : caractérisation des trajectoires de DEPérissement dans le massif de FONTainebleau par l'analyse des informations fonctionnelles enregistrées dans les CERnes (cas du hêtre et du chêne) DEFONCE ». Claire Damesin (Université Paris Sud) Coordinateur.
- **Projet PNR de la Forêt d'Orient 2013**. Suivi du peuplement forestier de la réserve intégrale de l'Ile du Temple. Stéphane Bazot coordinateur. Rédaction d'un rapport d'activité pour le PNR de la Forêt d'orient : " Etat sanitaire de la strate arborée de la réserve intégrale de l'Ile du Temple".
- **EC2CO Biosphere Continentale** 2010-2012 « Vers une compréhension fonctionnelle (C-N-H₂O) des dépérissements forestiers sur feuillus et conifères ». Claire Damesin (Université Paris Sud) Coordinateur.

- **R2DS Ile de France** Réseau développement soutenable 2011-2013 « Etude et modélisation du Fonctionnement couplé Azote-Carbone-Eau du système arbre-sol EFACE». Stéphane Bazot, Laure Barthes, Eric. Dufrêne Coordinateurs.
- **ANR Blanc** 2009-2011 “Carbon Allocation in Tree and soils”. Daniel Epron (Université de Lorraine), Claire Damesin (Université Paris Sud) Coordinateurs.
- **EC2CO Biosphere Continentale** 2008-2010, “Linking models and data to evaluate nitrogen feedbacks”. Coordinateur Andrew Friend.
- **LIFE Environnement** ArtWET 2006-2009, « Réduction de la pollution diffuse dans les zones humides artificielles »

II. Expertise scientifique

Expertise /Evaluation "programme FP7-People-COFUND 2013-2019" Université de Liège Belgique, 2014, 2016.

Expertise /Evaluation "programme BeIPD-Marie Curie COFUND" Université de Liège, Belgique, 2016.

Expertise /Evaluation programme ‘Établissement de nouveaux chercheurs universitaires’ du Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), 2015.

Referee pour journaux internationaux “Forest Ecology and Management” IF 3.064, "Applied Soil Ecology" IF 2.952, "Soil Biology and Biochemistry" IF 4.953, "Forests" IF 1.449, "International journal of Biodiversity and Conservation", "New Phytologist" IF 7.672, "Botany letters", "Forests" IF 1.583...

Membre du comité de thèse de Sara Konaré, doctorante à IEES Paris "Gestion des sols et services écosystémiques" direction J. Gignoux et S. Barot.

Examineur thèse de Laure Bouyer « Comment le statut nutritif (fertilité des sols) peut moduler la réponse à la sécheresse des arbres ? ». Université D’Orléans. Directeur de thèse F. Brignolas.

III. Vulgarisation scientifique

En 2013, j’ai été invité dans le cadre des cycles de conférences du département Sciences de la Vie du Palais de la Découverte (75) à intervenir sur le thème : "Forêts et changements climatiques".

En 2012 et 2013, j’ai été invité dans le cadre d’un cycle de conférences scientifiques sur les forêts du comité d’entreprise d’Air France à intervenir sur les thèmes : "La boucle du carbone en forêt", "La forêt face aux changements globaux", "Découverte de la flore et des sols de la forêt de Fontainebleau".

IV. Responsabilité administratives

Membre élu suppléant au Conseil National des Universités CNU collège B section 67 (2015-2019).

Membre élu (3^{ème} mandat) du conseil d’unité de l’UMR 8079 «Ecologie Systématique Evolution » (2009-).

Membre du conseil de la "School Biodiversité, Alimentation, Agriculture, Société, Environnement BASE" de l’Université Paris Saclay (2015-).

Membre du conseil de la "School Biologie, Médecine, Pharmacie BMP" de l’Université Paris Saclay (2015-).

Membre du conseil du département de Biologie de l'UFR des Sciences de l'Université Paris SUD (2017-).

Membre du conseil de perfectionnement de la Licence "Sciences de la vie" de l'Université Paris Sud (2014-).

Membre du conseil de perfectionnement du magistère "Biologie" de l'Université Paris Sud(2014-).

Membre du conseil formation du Labex BASC "Biodiversité Agrosystèmes Société, Climat" (2015-)

Membre du conseil formation de l'Institut de convergence CLAND « Changement climatique et usage des terres » (2018-).

Membre du conseil scientifique de la station d'Ecologie Forestière de Fontainebleau AVON, Université Paris 7 (2016-).

Membre du conseil d'orientation de la station biologique de Paimpont Université de Rennes 1 (2018-).

V. Collaborations nationales ou internationales depuis 2007

Collaboration avec Daniel Epron, Pascale Maillard, Marie Pierre Turpault ; INRA Nancy, Laboratoire SILVA, 54000 Nancy

Collaboration avec James Weedon, Johan de Gruyter ; Département de Biologie, Université d'Anvers (Belgique)

Collaboration avec Augusto Zanella; Département d'Agroforesterie, Université de Padoue (Italie)

Collaboration avec JC Lata, Julie Leloup, Thomas Lerch, IEES Paris.

Collaboration avec Nathalie Korboulevsky, IRSTEA Nogent sur Vernisson equipe EFNO

Collaboration avec Lauric Cécillon, ECODIV Rouen

Collaboration avec Mehrdad Zarafshar, Assistant Professor of Forest Biology. Department of Natural Resources. Fars Agricultural & Natural Resources Research & Education Center, Shiraz, Fars, Iran.

Collaboration avec Amandine Cornille, Laboratoire Genetique Quantitative et Evolution, INRA du Moulon, Gif sur Yvette.

D. Production scientifique :

Tableau récapitulatif : le total inclut des résultats éventuels de stages précédant le doctorat.

	Total
Nombre de publications dans des revues avec comité de lecture (préciser international ou national)	21 publications dans des revues internationales à comité de lecture
Nombre de publications dans des actes de congrès avec comité de lecture :	25
Nombre de livres ou de chapitres de livres (préciser)	1 Chapitre d'ouvrage web

I. Liste des publications dans des revues nationales et internationales, chapitre d'ouvrage, manuscrit :

1. Haroni, N.N., Badehian, Z., Zarafshar, M., **Bazot, S.** (2019). The effect of oil sludge contamination on morphological and physiological characteristics of some tree species. *Ecotoxicology* <https://doi.org/10.1007/s10646-019-02034-0>. IF 1.987
2. Hashemi, A., Aghbash, F.G., Zarafshar, M., **Bazot, S.** (2019). 80-years livestock transit impact on permanent path soil in Zagros oak forest, Iran. *Applied Soil Ecology* 138, 189-194. IF 3.191
3. Delaporte A., Zanella A., Vincent G., Bugeat M., Damesin C., **Bazot S.** (2018). Structural and functional differences in the belowground compartment of healthy and declining beech trees. *Applied Soil Ecology*. Volume 123, February 2018, Pages 424-434. IF 3.191
4. Terrigeol, A., Indorf, M., Jouhanique, T., Tanguy, F., Hoareau, D., Rahimian, V., Cheraiet, A., Miedziejewski, A., **Bazot S.**, Lata, J.C., Mathieu, J., Hannot, C., Dreuillaux, J.M., Zanella, A. (2018). Short communication : Study of soil-vegetation relationships on the Butte Montceau in Fontainebleau, France. *Applied Soil Ecology*. DOI 0.1016/j.apsoil.2017.07.021. IF 3.191
5. **Bazot S.**, Fresneau C, Damesin C, Barthes L. (2016). Contribution of previous year's leaf N and soil N uptake to current year's leaf growth in sessile oak. *Biogeosciences*, 13, 3475-3484. IF 3.978
6. Delaporte A., **Bazot S.**, Damesin C. (2015). Reduced stem growth, but no reserve depletion or hydraulic impairment in beech suffering from long-term decline. *Trees structure and function*, Issue 1, pp265-279. IF 1.651
7. Delpierre N, Vitasse Y, Chuine I, Guillemot J, **Bazot S.**, Rathgeber CB (2015). Temperate and boreal forest tree phenology : from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*, 73, 1-21. IF 1.981
8. Granda E, **Bazot S.**, Fresneau C, Boura A, Faccioni G, Damesin C. (2015). Integrating inter- and intra-annual tree-ring width, carbon isotopes and anatomy : responses to climate variability in a temperate oak forest. *Geophysical Research Abstracts* Vol. 17. IF <1
9. Gilson A., Barthes L., Delpierre N., Dufrêne E., Fresneau C., **Bazot S.** (2014). Seasonal changes in carbon and nitrogen compound concentrations in a *Quercus petraea* chronosequence. *Tree Physiology*, 34, 716–729. IF 3.655
10. **Bazot S.**, Fresneau C, Berveiller D, Ngao J, Damesin C. (2014). In situ assessment of seasonal variation of assimilated carbon transfer to biochemical compounds by tracing ¹³C after pulse labelling on *Quercus petraea*. *Geophysical Research Abstracts* Vol. 13-407. IF <1
11. **Bazot S.**, Barthes L., Blanot D., Fresneau C. (2013). Distribution of non-structural nitrogen and carbohydrate compounds in mature oak trees in a temperate forest at four key phenological stages. *Trees structure and function*, 27(4), 1023-1034. IF 1.651
12. Damesin C., **Bazot S.**, Fresneau C. (2012). Soluble sugars and starch extraction from plant tissues for isotope analysis. *Protocols in ecological & environmental plant physiology*, Prometheus wiki <http://prometheuswiki.publish.csiro...>
13. Epron D., Ngao J., Dannoura M., Bakker M.R., Zeller B., **Bazot S.**, Bosc A., Plain C., Lata J.C., Priault P., Barthes L., Loustau D. (2011). Seasonal variations of belowground carbon

- transfer assessed by in situ $^{13}\text{CO}_2$ pulse labelling of trees. *Biogeosciences*. 8, 1153-1168. [IF 3.978](#).
14. **Bazot S.**, Lebeau, T (2009). Effect of immobilization of a bacterial consortium on diuron dissipation and community dynamics. *Bioresource Technology*. 100, 1: 4257-4261. [IF 4.494](#)
 15. Braud A., Jézéquel K., **Bazot S.**, Lebeau T. (2009). Enhanced phytoextraction of an agricultural Cr- and Pb-contaminated soil by bioaugmentation with siderophore-producing bacteria. *Chemosphere*, 74, 2: 280-286. [IF 3.340](#)
 16. **Bazot S.**, Lebeau T. (2008). Simultaneous mineralization of glyphosate and diuron by a consortium of three bacteria as free- and/or immobilized-cells. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 77: 1351-1358. [IF 3.337](#)
 17. **Bazot S.**, Blum H., Robin C. (2008). Nitrogen rhizodeposition assessed by a $^{15}\text{NH}_3$ shoot pulse-labelling of *Lolium perenne* L. grown on soil exposed to 9 years of CO_2 enrichment. *Environmental and Experimental Botany*. 63 (1-3): 410-405. [IF 3.359](#)
 18. **Bazot S.**, Bois P., Joyeux C., Lebeau T. (2007) Co-immobilization of *Arthrobacter* sp. and *Delftia acidovorans* for the total mineralization of diuron. *Biotechnology letters*. 29 (5): 749-754. [IF 1.591](#)
 19. **Bazot S.**, Ulf L., Blum H., Nguyen C., Robin C. (2006). Effects of elevated CO_2 concentration on rhizodeposition of *Lolium perenne* grown on soil exposed to 9 years of CO_2 enrichment. *Soil Biology & Biochemistry*. 38 (4): 729-736. [IF 3.932](#)
 20. **Bazot S.** (2005) Contribution à l'étude de l'allocation des photoassimilats récents dans la plante et la rhizosphère chez une graminée pérenne (*Lolium perenne* L.). Thèse de doctorat de l'Institut National Polytechnique de Lorraine.
 21. **Bazot S.**, Mikola J., Nguyen C., Robin C. (2005). Do defoliation-induced changes in C allocation of field-grown *Lolium perenne* affect C availability, microbes and microbial feeders in soil? *Functional Ecology*. 19 (5): 886-896. [IF 4.82](#)
 22. **Bazot S.**, Tavernier J, Plantureux S., Robin C. (2004). Carbon partitioning into plant soil system of rye grass (*Lolium perenne*) sward after defoliation. In *Land use systems in grassland-dominated regions. Grassland Science in Europe, volume 9* pp1231 (Switzerland). ISBN : 3-72812940-2.
 23. Gueritain G., **Bazot S.**, Darmency H (2003) Emergence and growth of hybrids between *Brassica napus* and *Raphanus raphanistrum*. *New Phytologist*. 158, 3: 561-567. [IF 7.672](#)

II. Liste des communications dans des congrès/ séminaires nationaux et internationaux :

1. **Bazot S.**, Vincent G., Dorr E., Bakker S., Korboulewsky N. (2018). Impact of Forest Stand Density On Soil Organic Matter Cycling. Journées d'écologie fonctionnelle, Nancy Décembre 2018.
2. Zanella A., Squartini A., Nardi S., Ponge J.F., Matteodo M., Hager H., Briones M.J., **Bazot S.** (2017). All you wanted to know about humus but were afraid to ask. 10/2017, Conference: XI Congresso Nazionale SISEF, DOI: 10.13140/RG.2.2.36323.45604/1.
3. Granda E. ; [Delaporte A.](#), **Bazot S.**, A-V Lavoisier; Ponton, S. ; Rozenberg, P.; Rathgeber, C.B.K.; Ruelle, J.; Thierry A, Damesin, C. (2016). Functional trajectories and current impairments of trees in the case of a long term decline: the study of beech in Fontainebleau

- forest. International conference on ecological sciences, SFE 2016, Marseille, 24-28 oct. 2016.
4. **Bazot S**, Fresneau C , Berveiller D, Ngao J, Damesin C.: (2016). *In situ* seasonal evolution of assimilated carbon transfer in *Quercus petraea* : *From tree biochemical compounds to the soil*. International conference on ecological sciences, SFE 2016, Marseille, 24-28 oct. 2016.
 5. Damesin C., Michelot-Antalik A, Granda E, Eglin T, Maunoury-Danger F, **Bazot S**, Berveiller D, Boura A, Delpierre N, Dufrêne E, François C, Fresneau C. (2016). Seasonal physiological interpretation of intra-ring ^{13}C variation in temperate species: experimental and modelling approach. JESIUM2016, Ghent University • Belgium, 4–9 September 2016
 6. Granda E, Delpierre N, **Bazot S**, Fresneau C, Boura A, Faccioni G, Dufrêne E, Berveiller D, Michelot A, Vincent G, Damesin C. (2015). *Intra-annual tree ring $\delta^{13}\text{C}$ across time: tracking the responses of *Q. petraea* to climatic variation*; **13th European Ecological Federation (EEF) Ecology at the Interface congress**. 21-25 sept 2015, Rome.
 7. **Bazot S**, Fresneau C, Berveiller D, Ngao J, Damesin C. (2014). Seasonal variation of assimilated carbon transfer to biochemical compounds on *Quercus petraea*. In EGU General Assembly Conference, 27 avril-2mai 2014 Vienne.
 8. **Bazot S**, Fresneau C, Damesin C, Barthes L. (2014). Relative contribution of N reserve and N root uptake to new organs growth after budburst : an *in situ* ^{15}N labeling approach on *Quercus petraea*. In EGU General Assembly Conference, 27 avril-2 mai 2014, Vienne.
 9. Damesin C, Michelot-Antalik A, Eglin T, Maunoury-Danger F, **Bazot S**, Berveiller D, Boura A, Daux V, Delpierre N, Dufrêne E, François C, Fresneau C, Pierre M. (2014). Seasonal physiological interpretation of intra-ring $\delta^{13}\text{C}$ variation in temperate species: experimental and modelling approach. In EGU General Assembly Conference, 27 avril-2 mai 2014, Vienne.
 10. Delaporte A, **Bazot S.**, Fresneau C, Damesin C. (2013). What are the functional mechanisms underlying forest decline ? A case study on a European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand. In EGU General Assembly Conference, 7-12 avril 2013, Vienne.
 11. Gilson A, **Bazot S.**, Barthes L, Delpierre N, Fresneau C, Audebert L, Dufrêne E. (2013). Tree age-related effects on seasonal dynamics of carbon reserves in *Quercus petraea* : an in situ experimental approach. In EGU General Assembly Conference, 7-12 avril 2013, Vienne.
 12. Joseph R., Raquin C., Takvorian N., **Bazot S.**, Fernandez-Manjares J., Damesin C., Frascaria-Lacoste N. (2010). Diversité des réponses écophysiologicals et moléculaires pour un complexe de frênes européen (*Fraxinus angustifolia* L. et *Fraxinus excelsior* Vahl. et leurs hybrides) face à la contrainte hydrique. Ecologie 2010 - Montpellier 2,3 et 4 septembre 2010.
 13. Ngao J., Berveiller D., Eglin T., **Bazot S.**, Pontailier J., Damesin C. (2008). Assessing the determinism of the seasonal variations of trunk CO₂ efflux by combining field-isotopic composition monitoring and process-based modelling. American Geophysical Union, Fall Meeting 12-2008.
 14. Braud A., Jézéquel K., **Bazot S.**, Lebeau T. (2008). Bioaugmentation-assisted phytoextraction applied to the cleaning up of an agricultural soil contaminated with Cr, Hg and Pb. BIT's 1st annual World Congress of ibio, Hangzhou, China, May 18-21, 2008.
 15. Huguenot D., **Bazot S.**, Jézéquel K., Bois P., Nadalig T., Kuntz J, Lebeau T. (2007). Characterization and isolation of rhizosphere microorganisms from sediments accumulated

- in a constructed wetland for their ability to enhance copper phytoextraction. 2nd Symposium International Wetland Pollutant Dynamics and Control, 16-20 septembre 2007, Tartu (Estonie).
16. Bois P., **Bazot S.**, Huguenot D., Vuilleumier S., Kuntz J., Lebeau T. (2007). Characterization and isolation of rhizospheric microorganisms from sediments accumulated in a constructed wetland for their ability to degrade diuron and glyphosate. 5^{eme} colloque Rhizosphère, 26-31 aout 2007, Montpellier (France).
 17. **Bazot S.**, Bois P., Lebeau T. (2007). Mineralization of diuron [3-(3,4-dichlorophenyl)-1, 1-dimethylurea] by co-immobilized *Arthrobacter* sp. and *Delftia acidovorans*. 5^{eme} colloque Rhizosphère, 26-31 aout 2007, Montpellier (France).
 18. Allard V., Bazot S., Blum H., Newton P., Robin C. (2006). Impact of elevated CO₂ on rhizodeposition of ryegrass grown on FACE soils exposed to CO₂ enrichment. COST 631 Understanding and Modelling Plant-Soil Interactions In the Rhizosphere Environment UMPIRE, 20-23 avril 2006, Prague (République Tchèque).
 19. Braud A., **Bazot S.**, Jézéquel K., Lebeau T. (2006). Enhanced phytoextraction by bioaugmentation of an agricultural soil contaminated with chromium and lead. Congrès DIFPOLMINE. 12-14 décembre 2006, Montpellier (France).
 20. Defraeye S., Münch H., **Bazot S.**, Trémolières M., Schäfer G. (2005). Nitrate transfer into the flooded alluvial soils of the Erstein Polder (France). Experiments of dynamic saturation on columns. Congrès international la forêt dans le fleuve : Gestion des zones de rétention boisées, 17-19 novembre 2005, Kehl (Allemagne).
 21. **Bazot S.**, Tavernier J., Mikola J., Robin C. (2004). Pattern of carbon allocation in the rhizosphere of rye grass (*Lolium perenne*) plant after defoliation. 4^{eme} colloque Rhizosphère, 12-17 septembre 2004, Munich (Allemagne).
 22. **Bazot S.**, Tavernier J, Plantureux S., Robin C. (2004). Carbon partitioning into plant soil system of rye grass (*Lolium perenne*) sward after defoliation. EGF 2004 General Meeting, Land use systems in grassland-dominated regions. 21-24 juin 2004, Luzern (Switzerland). ISBN : 3-72812940-2.
 23. **Bazot S.**, Ulf L., Blum H., Nguyen C., Robin C. (2004). Carbon partitioning into rye grass (*Lolium perenne*) plant soil micro organisms system after 9 years of Free-air CO₂ enrichment. International FACE Workshop 20 - 25 mars 2004, Ascona (Switzerland).
 24. **Bazot S.**, Ulf L., Blum H., Nguyen C., Robin C. (2003). Présentation de la problématique de thèse : transferts de carbone dans le système-plante-sol-micro-organismes. Séminaire de l'Ecole Doctorale RP2E, 23 janvier 2003, Nancy (France). ISBN : 2-9518564-0-7.
 25. **Bazot S.**, Ulf L., Blum H., Nguyen C., Robin C. (2003). Effet de l'augmentation de la concentration en CO₂ de l'atmosphère sur la libération de carbone dans la rhizosphère d'une graminée prairiale : le ray grass (*Lolium perenne*). Cinquièmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, 12-14 mars, Nancy (France).
 26. Guéritaine G., **Bazot S.**, Darmency H. (2000). L'hybridation interspécifique entre le colza transgénique (*Brassica napus*) et la ravenelle (*Raphanus raphanistrum*) varie selon les individus. XI^{eme} Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes. Dijon 6-8 septembre 2000. ISBN : 2-905550-87-2.

2^{ème} PARTIE : SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX TRAVAUX DE RECHERCHE

A. Introduction

La préparation du mémoire en vue d'obtenir l'habilitation à diriger des recherches HDR est pour moi l'occasion d'un bilan rétrospectif complet. Ce bilan permet de comprendre ce qui m'a conduit aujourd'hui à être maître de conférences en écologie fonctionnelle avec un intérêt particulier pour le fonctionnement de la plante et du sol, les deux étant pour moi indissociables.

Choisir un métier quand on est adolescent est quelque chose de complexe, des envies existent, des passions sont présentes. Me concernant, les choses étaient plutôt claires, j'aimais le dessin, la nature, les plantes, l'architecture, je serai donc architecte paysagiste... Mais l'année du choix post bac approchant, les interrogations grandirent : n'est ce pas trop restrictif ? Ma vision du métier d'architecte paysagiste est-elle sans doute stéréotypée ? J'aime la nature oui, mais aussi la nommer, la voir évoluer, la comprendre... j'aime le dessin, mais est ce que cela suffit pour devenir architecte paysagiste... L'équation était donc moins simple et mon choix, après différentes rencontres, se porta, sans doute par une solution de facilité, vers un DEUG en Sciences de la vie à l'Université de Bourgogne à Dijon. La biologie étudie les cycles de vie, les interactions entre le vivant et leurs milieux, à des échelles des plus fines aux plus larges. Les thèmes abordés répondaient à mon envie première comprendre la nature, le vivant, et surtout les végétaux. Cela m'a ensuite conduit jusqu'à une maîtrise biologie des populations et des écosystèmes. Lors de cette année de maîtrise, je me suis investi en tant que tuteur pour les étudiants venant d'intégrer la première année de DEUG Science de la vie et j'ai également pu transmettre ma passion pour les plantes en étant guide lors de l'exposition internationale de Dijon « Florissimo ». Ces deux expériences ont été pour moi l'occasion de découvrir comment partager un savoir, une passion, avec des publics très variés (de jeunes étudiants à des groupes de personnes âgées !!!). Il m'a fallu faire preuve de pédagogie, et d'inventivité pour faciliter la transmission des quelques savoirs dont je disposais. Ces expériences ont largement contribué à mon choix d'être enseignant. C'est lors d'un stage effectué pendant cette même année à l'INRA de Dijon à l'unité de Malherbiologie que j'ai pu découvrir « le monde de la recherche ». Ce stage comportait à la fois des expérimentations en laboratoire et sur le terrain, l'objectif étant de tester l'hybridation entre des colzas génétiquement modifiés et des mauvaises herbes apparentées (la ravenelle) en conditions contrôlées et en conditions de plein champ. Ce stage m'a passionné, le couplage du terrain et du laboratoire et la compréhension de la réalité du vivant en milieux « naturels », intégrant toutes les interactions entre l'environnement et la plante, m'est apparu à ce moment là essentiel pour pouvoir comprendre le fonctionnement du vivant et plus particulièrement des végétaux qui nous entourent. L'écophysiologie était donc faite pour moi. Je poursuivis donc mes études par le DEA « Sciences agronomiques » à l'ENSAIA Nancy et mon stage sur ces mêmes travaux avec l'objectif de caractériser l'influence de l'environnement de croissance sur la valeur adaptative des hybrides interspécifiques (colza-ravenelle) produits et la potentielle insertion du gène issu du colza génétiquement modifié au génome de l'hybride de première génération. Lors de ce travail j'ai montré que les hybrides interspécifiques ont une valeur adaptative inférieure à celle de leurs parents. Le fond génétique peut être responsable d'une différence de vigueur des hybrides interspécifiques. En condition de compétition (à l'intérieur d'un champ) les hybrides interspécifiques ont une valeur adaptative plus fortement diminuée que les autres plantes, rendant leur établissement dans ce type de milieu difficile. Les hybrides résistants (possédant le gène issu du colza OGM) ont un développement végétatif diminué par rapport aux hybrides sensibles.

Malheureusement, faute de financements, il ne me fut pas possible de poursuivre par un doctorat sur ce thème. J'y ai vu l'opportunité de découvrir de nouveaux thèmes de recherches mais avec un intérêt toujours marqué pour la compréhension des interactions plantes-environnement grâce à des expérimentations en milieu naturel.

J'ai donc obtenu un financement de thèse MENRT au sein de l'équipe rhizosphère de l'UMR INRA INPL (ENSAIA) Agronomie Environnement à Vandœuvre les Nancy. Mes travaux de doctorat ont porté sur l'allocation du carbone (C) et de l'azote (N) dans la plante et la rhizosphère chez une graminée pérenne (*Lolium perenne* L.) sous différents environnements de contraintes : CO₂ élevé, défoliation. Si le couplage entre l'écophysiologie de la plante et la rhizodéposition était clair en conditions contrôlées, en revanche, peu d'études avaient été conduites *in situ* avec une approche intégrée, examinant le transfert de C récent et de l'N dans le continuum atmosphère-plante-sol-micro-organismes. Ainsi, une meilleure connaissance de la libération de C et d'N par les racines vivantes (quantité, dynamique, facteurs de variations), dans des conditions écologiques réalistes, pouvait contribuer à mieux comprendre les processus majeurs du fonctionnement des sols tels que la dynamique des matières organiques, le recyclage des éléments minéraux et la structuration du sol. C'est grâce à ces travaux que j'ai pris conscience de l'importance des études intégrées couplant fonctionnement de la plante et fonctionnement du sol. Ces travaux m'ont permis d'acquérir des compétences en écophysiologie végétale (échanges gazeux, utilisation des isotopes stable et radioactifs (¹³C, ¹⁴C, ¹⁵N)), en écologie des sols, microbiologie des sols (biomasse microbienne, mesure de minéralisation, culture de microorganismes...). Ils m'ont permis aussi d'acquérir des compétences en analyses biochimiques (glucides non structuraux).

Au cours de ces travaux, j'ai montré que dans des agro-systèmes prairiaux intensifs tels que ceux qui ont constitué le cadre de mon étude, la rhizodéposition n'apparaît pas comme contribuant de manière significative aux modifications du stock de C du sol. Cependant, l'activité biologique est la clé du fonctionnement de la rhizosphère et donc du sol. Cette activité biologique dépend de la totalité du C et de l'N entrant dans le sol (détritosphère et rhizosphère), aussi bien par le biais de la rhizodéposition, que des litières aériennes et racinaires. Cette activité biologique contrôle le fonctionnement des sols, les communautés microbiennes du sol, comme j'ai pu par exemple l'observer dans l'étude conduite sur le système FACE (Free Air Carbon Enrichment) Suisse à l'ETH de Zurich, sous atmosphère enrichie en CO₂, où l'activité minéralisatrice des micro-organismes est accrue, bien que les quantités de carbone transférées au sol ne soient pas significativement augmentées par l'enrichissement en CO₂.

Après un ATER au Centre d'Ecologie Végétale et d'Hydrologie à Strasbourg où j'ai pu finaliser ma thèse et participer à des travaux sur la dynamique de l'azote dans les sols hydromorphes d'une forêt alluviale de la vallée du Rhin, j'ai eu l'opportunité d'obtenir un financement de post-doctorat dans le cadre du projet LIFE Environnement ArtWET au sein de l'équipe « dépollution biologique des sols / Laboratoire Gestion des Risques et Environnement » de l'Université de Haute Alsace sur le thème « Biodégradation des polluants organiques ». Le changement de thématique de recherche est complet, même si mes compétences concernant le fonctionnement de la rhizosphère ont contribué à mon recrutement pour ce post-doc. En candidatant à ce post doc, j'ai vu l'opportunité de découvrir la recherche appliquée toujours dans un contexte d'expérimentation de terrain. J'y ai également vu l'opportunité de développer mes compétences techniques concernant la caractérisation du compartiment microbien (mise en culture, technique moléculaire d'analyse de diversité microbienne type DGGE, t-RFLP). Mon travail s'est inscrit dans un projet de conception d'un pilote pour le traitement biologique de matrices poreuses poly-contaminées en utilisant un couplage innovant bio augmentation / phytoextraction. Le pilote avait pour objectif d'être testé pour le traitement de sédiments viticoles contaminés par des pesticides (diuron, glyphosate) s'accumulant progressivement dans le bassin d'orage des bassins versants viticoles alsaciens. Ce procédé, une fois optimisé, devait ensuite être mis en œuvre directement dans les bassins d'orage

et éventuellement dans d'autres zones d'accumulation de polluants (effluents vitivinicoles par exemple). Il est s'agit de sélectionner des souches de micro-organismes (bactéries et/ou champignons) susceptibles de dégrader les deux pesticides étudiés dans le sédiment des bassins d'orage viticoles et de tester leurs aptitudes à dégrader ces pesticides. Les souches étant sélectionnées, l'objectif était ensuite d'optimiser leur efficacité de dégradation des polluants au sein du pilote en testant différents procédés d'inoculation.

A la suite de mon post-doctorat, j'ai intégré le laboratoire Ecologie Systématique Evolution (ESE) de l'Université Paris Sud, et plus particulièrement l'équipe écophysiologie végétale (EV). L'équipe écophysiologie végétale étudie les processus écophysiologiques au niveau de la plante et de l'écosystème et analyse l'influence des facteurs environnementaux sur les propriétés structurelles et fonctionnelles de la plante et de l'écosystème. L'objectif principal est de comprendre les mécanismes biologiques et physiques des réponses du système plante-sol aux contraintes environnementales (sécheresse, froid, chaleur, lumière intense, carences en éléments nutritifs). Cette recherche vise également à développer des modèles, des méthodes et des instruments permettant de diagnostiquer et de prévoir les réponses des plantes, des sols et des écosystèmes aux changements globaux, en particulier les changements climatiques.

Depuis mon recrutement à l'université Paris Sud, dans la continuité de mes travaux de thèse, je continue à m'intéresser au fonctionnement du système plante-sol. Mes recherches se sont concentrées sur le fonctionnement carboné et azoté des écosystèmes forestiers et s'articulent plus particulièrement autour de trois axes :

- La dynamique saisonnière et la caractérisation des pools de réserves carbonées et azotées chez différentes espèces décidues (chêne, charme, hêtre), avec notamment un intérêt particulier porté à l'effet de l'âge de l'arbre, ou encore à l'effet du dépérissement du hêtre, sur les dynamiques de stockage/remobilisation des réserves carbonées et azotées.
- La dynamique de répartition / allocation du carbone et de l'azote dans le système arbre-sol-microorganismes tout au long de la saison sur de jeunes chênes (20 ans) en pleine forêt en utilisant des techniques de marquages *in situ* au ^{13}C ou au ^{15}N .
- La caractérisation de la matière organique entrant au sol via la litière et la rhizodéposition ainsi que son devenir dans le sol et la caractérisation des communautés microbiennes impliquées dans sa transformation. L'impact de différents facteurs environnementaux (sécheresse, gestion forestière) est testé. Ce dernier point fait partie intégrante de mon projet de recherche pour les années à venir et est en cours de développement au travers de deux projets que je développerai plus loin.

Je vais maintenant présenter plus en détail les thématiques développées lors de mon doctorat et depuis mon recrutement à l'ESE. Ces thématiques concernent la compréhension du fonctionnement carboné et azoté du système plante-sol en lien avec différents facteurs biotiques et abiotiques (contraintes environnementales (CO_2 , sécheresse, disponibilité en azote), âges, espèces (arbres, herbacées), gestion (fauche en prairie, éclaircie en forêt...).

Ainsi dans l'objectif de clairement définir l'axe central de mes recherches depuis mon doctorat, j'ai choisi dans un premier temps de présenter un état des lieux bibliographiques permettant de contextualiser mes travaux de recherches. Je poursuivrai ensuite par une synthèse de mes principaux résultats.

B. Problématique générale

I. Cycle du carbone et importance des écosystèmes prairiaux et forestiers

1. Cycle du carbone global

Le terme « changement global » désigne un large ensemble de changements physiques, biologiques et socioéconomiques qui altèrent actuellement notre planète. Il désigne essentiellement les changements remarquables qui ont eu lieu au cours de dernières décennies entre l'homme et son environnement. Ils couvrent donc des changements dans un large spectre de phénomènes globaux comme la démographie, l'économie, l'utilisation des ressources, le climat, les changements d'utilisation des terres, le cycle du carbone, la diversité biologique... Le changement climatique est englobé dans les changements globaux. Dans ce contexte l'étude du « système Terre » est au cœur des enjeux scientifiques actuels. Le thème "système Terre" s'intéresse aux interactions entre les différentes couches externes de notre planète mais également à l'impact des activités humaines sur celles-ci. Dans cette optique, il est primordial de surveiller, d'analyser et de modéliser les cycles biogéochimiques à la surface de la Terre dont ceux associés à l'eau, au carbone, aux nutriments... La sensibilité de ces cycles au changement climatique, la manière dont ils interagissent entre eux, la manière dont ils évolueront dans le futur sont des sujets d'études actuels.

Le cycle du carbone mobilise différents stocks de carbone présents sur notre planète. Ces principaux stocks se retrouvent dans l'atmosphère, l'océan et les écosystèmes terrestres (Figure 1).

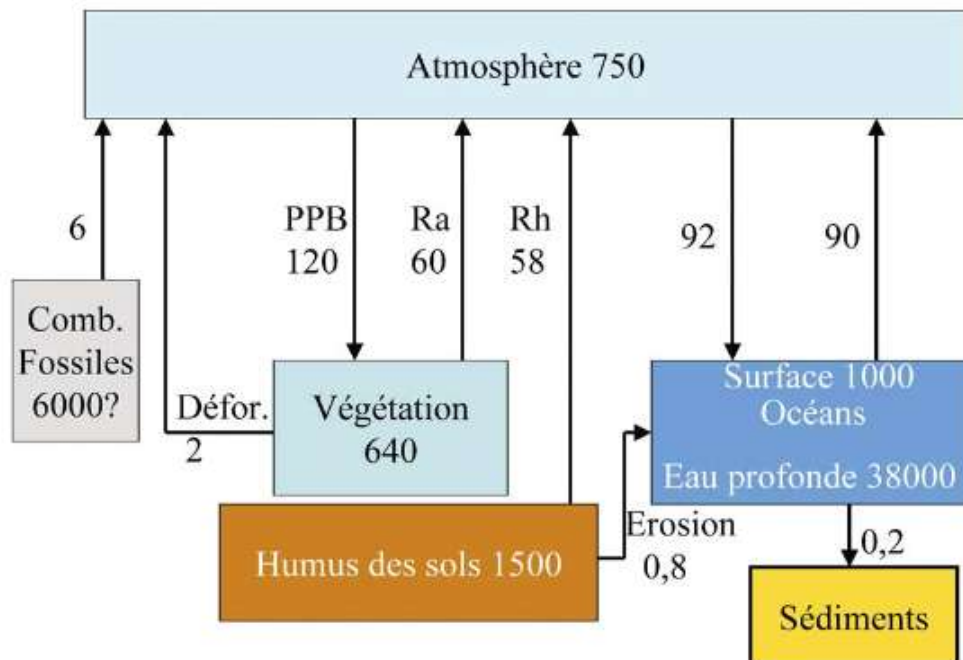


Figure 1 : Bilan global du carbone. Les boîtes représentent les stocks en giga tonnes et les flèches, les flux en giga de tonnes par an (d'après (Robert and Saugier, 2003))

Une des conséquences principales du changement global est un déséquilibre du cycle du carbone. La concentration en CO_2 atmosphérique augmente très rapidement depuis la révolution industrielle (Gammon et al., 1985). Elle est actuellement de 400 ppm et des estimations annoncent

une concentration de 600 ppm d'ici les années 2050 (Foster et al., 2017). La déforestation et l'utilisation des énergies fossiles sont les principales responsables de cet accroissement. Les émissions anthropiques de dioxyde de carbone (déforestation et combustibles fossiles) libèrent 8 Gt de C par an. Parmi ces 8 Gt, différents compartiments absorbent ce C et le stockent. On appelle ces compartiments des puits de carbone, principalement l'atmosphère (4Gt C), et les océans (2 Gt C). Le bilan montre également un « puits manquant » de carbone de 2 Gt C (Amthor, 1995; Scharpenseel, 1993). Le stockage de carbone dans les écosystèmes terrestres (végétation et sol), en réponse à l'élévation des teneurs en CO₂ atmosphérique, apparaît comme étant ce puits manquant (Gifford, 1994). En effet, au cours des 50 dernières années, les écosystèmes terrestres se sont comportés en puits de carbone, réduisant d'environ 30% l'enrichissement de l'atmosphère en CO₂ généré par la combustion des hydrocarbures. Le risque est que cette réponse diminue et finisse par s'inverser (Cox et al., 2000). A l'échelle des écosystèmes terrestres, les sols renferment 72% du C alors que la biomasse renferme 28% de ce carbone. Au niveau des sols, en fonction de leur mode d'occupation, les stocks de carbone peuvent varier. Ainsi, en France, pour une épaisseur de sol de 30cm, les stocks les plus élevés (130tC/ha) sont présents dans les sols d'alpage d'altitude, et dans les sols de forêts ou de prairies (80 à 90 tC/ha). En revanche les stocks sont moindres dans les sols cultivés, notamment dans les sols de vigne (Meersmans et al., 2012).



Figure 2 : Stock de carbone organique dans les horizons de surface des sols en France métropolitaine (Meersmans et al. 2012).

2. Place des graminées pérennes dans le bilan de carbone des sols

Du fait de leur étendue (25% de la surface émergée du globe), le sol des prairies constitue un stock de carbone majeur, contribuant de manière significative à la séquestration du carbone. La majorité des prairies ne sont plus des prairies naturelles mais le résultat de l'activité agricole. Ces prairies semi-naturelles sur sol fertile sont souvent dominées par le ray grass pérenne (*Lolium perenne* L.) et le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.).

Chez les graminées prairiales, les entrées de carbone sont issues à la fois de la biomasse aérienne mais également du système racinaire, via la libération de composés organiques par les racines vivantes, la rhizodéposition, et également par le renouvellement racinaire. Ces entrées dans le sol sont cycliques. Les périodes de libération correspondent aux périodes de croissance des racines (printemps et été) suivi d'un arrêt de la croissance racinaire et de la décomposition des tissus racinaires en hiver (Lynch and Whipps, 1990). Les entrées de carbone dans le sol dépendent en partie du carbone mis en réserve dans les tissus racinaires, notamment pendant l'hiver (Lynch and Whipps, 1990). Le système racinaire des plantes annuelles se décompose après récolte alors que celui des plantes pérennes est continuellement renouvelé. De plus, du fait d'une plus longue période de croissance, les graminées pérennes présentent une allocation de carbone au compartiment souterrain plus complexe. Cette allocation dépend de nombreux facteurs (défoliation, température...) engendrant des variations dans la taille du système racinaire et donc des fluctuations de la quantité de carbone libérée par les racines (Detling et al., 1979; Warembourg and Paul, 1977). Chez les graminées pérennes, plus encore que chez les plantes annuelles, ce n'est pas seulement la quantité de résidus issus de la plante, mais également la distribution du carbone assimilé dans le temps et dans l'espace (cycles nyctéméraux, saisonniers, variations annuelles) qui influencent les transferts de carbone vers le sol.

3. Place des forêts dans le bilan de carbone des sols

Les écosystèmes forestiers recouvrent environ 31% des surfaces émergées (Lindquist and D'Annunzio, 2016), et 30% du territoire français. Leur rôle dans la séquestration de carbone atmosphérique leur confère une importance majeure dans la mitigation des changements globaux, notamment du réchauffement climatique. Dans l'écosystème forestier l'entrée principale de carbone se fait grâce à la photosynthèse des arbres. Le carbone inorganique de l'atmosphère est incorporé dans la biomasse. Dans les arbres, le C assimilé par photosynthèse est alloué à la croissance, à la synthèse de réserves (dans les branches, le tronc et les racines) et à la respiration autotrophe. Une part non négligeable du C assimilé est également alloué au compartiment sol où il intègre différents pools avec des turnover variables, racines fines et grossières, biomasse microbienne, matière organique des sols (Keel et al., 2006). En moyenne, 59 % du C séquestré dans les écosystèmes forestiers est retrouvé dans la matière organique du sol et la litière (Pan et al., 2011). La majorité des entrées de matière organique dans les sols forestiers intervient par le biais des litières aériennes. En forêt tempérée, la masse des retombées annuelles de litière est évaluée entre 2 et 4 t de matière sèche par hectare et par an représentées pour 50 à 80 % par les feuilles, 3 à 30 % par les rameaux et écorces et 1 à 30 % d'organes divers (Mangenot and Toutain, 1980). Les entrées par rhizodéposition sont nettement moins bien quantifiées chez les arbres et très peu d'étude existe (Abramoff and Finzi, 2016). Dans la plupart des forêts tempérées, il semble que le C fixé par photosynthèse est transféré au sol en quelques jours (Epron et al., 2011; Steinmann et al., 2004). La plupart des racines des arbres forestiers sont en symbiose avec des mycorhizes, ces dernières reçoivent une fraction significative du carbone fixé par photosynthèse par les plantes hôtes (Gilbert and Strong, 2007). Il a par exemple été montré dans une forêt de pin sylvestre que les mycorhizes sont le puits principal de photoassimilats (Högberg et al., 2008). Tout comme pour les plantes prairiales annuelles, ce n'est pas seulement la quantité de résidus issus de la plante mais également la distribution du carbone assimilé dans le temps et dans l'espace qui influencent les transferts de carbone vers le sol.

II. Les transferts de carbone dans le continuum atmosphère plante sol

Le dioxyde de carbone est assimilé par la plante au niveau de ses parties aériennes grâce à la photosynthèse. Plus précisément, le dioxyde de carbone fixé par la RubisCO provient de la diffusion du CO₂ atmosphérique au travers des stomates dans un premier temps, puis au travers des cellules de la feuille jusqu'au stroma des chloroplastes. Le cycle de Calvin (cycle des Pentoses Phosphate) engendre la formation de composés carbonés instables, réduits ensuite en phosphoglyceraldéhyde permettant la synthèse de glucides. Dans le chloroplaste, le carbone peut

être intégré dans des composés plus ou moins polymérisés (hexose, amidon, saccharose). Dégradés en trioses, ces glucides quittent le chloroplaste pour être utilisés soit localement par les processus de respiration ou être stockés dans la vacuole sous forme de réserves (fructanes, hexoses), soit pour être transportés à plus ou moins longue distance pour la croissance et l'entretien des organes de la plante. Ces composés carbonés peuvent également être directement libérés au niveau des racines des plantes par rhizodéposition ou d'abord mis en réserve puis remobilisés et ultérieurement libérés par les racines. Dans le sol, le carbone est utilisé comme source d'énergie pour les micro-organismes. L'activité microbienne est alors stimulée et l'abondance des micro-organismes accrue (priming effect, (Fontaine et al., 2003)), plus particulièrement dans la rhizosphère, la zone de sol entourant les racines vivantes des plantes. En retour, la majorité de ces micro-organismes contribuent au fonctionnement de la plante, notamment en augmentant la disponibilité en éléments nutritifs dans le sol. Les transferts de carbone vers le sol peuvent être contrôlés, d'une part par la plante elle-même, d'autre part par l'environnement dans lequel la plante évolue. En effet, il a été montré par exemple que la rhizodéposition était largement variable qualitativement et quantitativement, à la fois au sein d'une même espèce mais également d'une espèce à l'autre (Van Der Krift and Berendse, 2001). De même, par le biais de rétrocontrôle, les micro-organismes du sol stimulent les flux de rhizodéposition. Ces flux de carbone peuvent être également modifiés par des facteurs externes (gestion des écosystèmes, climat... ; (Van de Geijn and Van Veen, 1993). Ce point sera détaillé par la suite.

1. La répartition des assimilats carbonés dans la plante : les relations source-puits

Les transferts de carbone dans la plante et donc la répartition des assimilats dépendent des relations source-puits. Généralement, « source » et « puits » sont des descriptions fonctionnelles des organes de la plante, définissant leur aptitude à fournir ou à utiliser un substrat. Les sources de carbone sont définies comme les organes de la plante exportateurs nets de carbone vers d'autres parties de la plante. Les puits de carbone correspondent aux organes importateurs nets de carbone (Farrar, 1996a; Farrar, 1996b). Un aspect majeur, intrinsèque au concept de source et de puits, est la continuité physique entre les sources et les puits par les connections vasculaires (Figure 3).

Les organes sources sont généralement les organes photosynthétiquement actifs, comme les feuilles matures. Les organes puits correspondent aux méristèmes, aux racines, aux jeunes feuilles et autres organes de stockage. En revanche les jeunes feuilles deviennent progressivement sources nettes de carbone lorsqu'elles se développent, et les organes de stockage également source de carbone quand les demandes en carbone de la plante vont excéder la photosynthèse (Farrar, 1996a; Farrar, 1996b). Dans ce cas, il s'agit d'une remobilisation des réserves. Les organes puits utilisent les assimilats pour leur respiration, leur croissance ou leur stockage.

Un puits ou une source peut être caractérisé par :

- son activité, correspondant à la croissance et au fonctionnement des organes puits et des organes sources ;
- sa capacité, correspondant à leurs aptitudes à transférer ou à stocker le carbone assimilé par la plante.

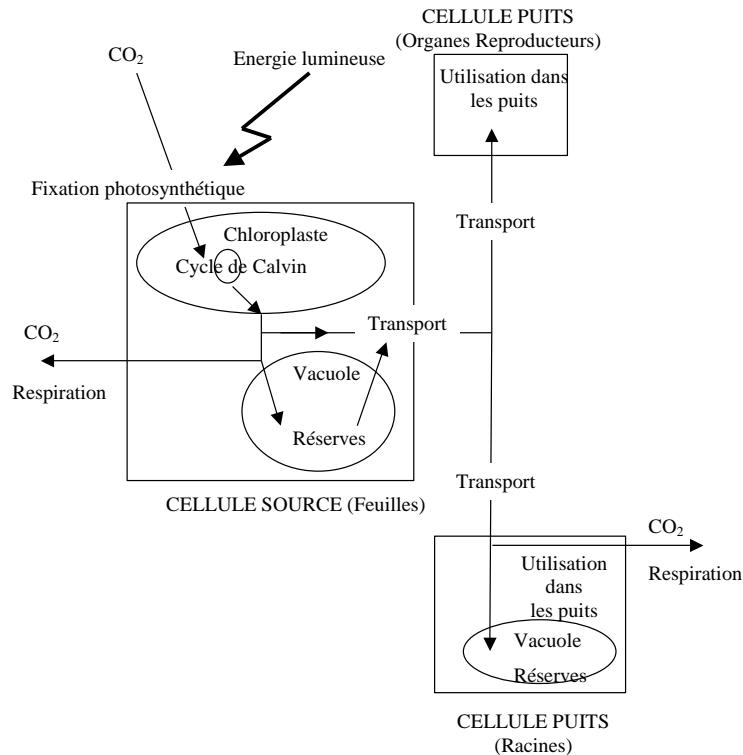


Figure 3: Représentation schématique de la répartition du carbone dans une plante au stade reproducteur. Concepts de source et de puits.

2. La plante : un pourvoyeur de carbone dans le sol

Le carbone contenu dans la végétation représente presque autant que celui stocké dans l'atmosphère sous forme de CO_2 . La plante constitue un pourvoyeur de carbone pour le sol. Les plantes transforment le CO_2 atmosphérique en carbone organique du sol, reliant ainsi les parties abiotiques et biotiques du cycle du carbone. Les voies d'entrée du carbone dans le sol depuis la plante sont caractérisées comme suit :

- les parties aériennes de la plante tombent au sol et se décomposent, elles enrichissent la matière organique : la chute de litière (60 à 70% de la matière organique entrant dans le sol, (Grayston et al., 1997));
- du carbone organique est libéré dans la rhizosphère par les racines vivantes de la plante : la rhizodéposition ;
- des fragments de racines entrent en sénescence et se décomposent dans le sol : le renouvellement racinaire.

La rhizodéposition et le renouvellement racinaire représentent de 30 à 40% de la matière organique entrant dans le sol (Grayston et al., 1997).

En comparaison avec la rhizodéposition et le renouvellement racinaire, les voies d'entrée de carbone dans le sol depuis la litière sont largement étudiées, et ce, pour différents types d'écosystèmes (Pausch and Kuzyakov, 2018).

3. Une vision étendue des relations source-puits

Les relations privilégiées entre les puits et les sources au cours du cycle de croissance sont soumises aux fluctuations de l'environnement de la plante. Toutes modifications de l'apport de carbone à la plante entraînent un changement de ces relations.

De plus, les modèles de répartition du carbone chez les plantes pérennes sont très complexes, du fait de la présence de tissus avec des structures d'âge variable. La variation des taux de réserves carbonées dans les différents tissus de la plante constitue un mécanisme de contrôle de la répartition des ressources entre les organes sources et les organes puits (Barbaroux and Bréda, 2002; Bihmidine et al., 2013). Ces mécanismes de variation des taux de glucides fournissent un moyen d'ajuster la croissance de la plante et l'allocation du carbone dans la plante en réponse à des contraintes et des changements environnementaux (Farrar and Jones, 2000). Ainsi une diminution des teneurs en glucides engendre une stimulation de l'activité photosynthétique au niveau des organes sources ainsi qu'une remobilisation des réserves présentes au niveau des organes puits, alors qu'une augmentation des taux de glucides stimule leur mise en réserve et leur utilisation dans les organes puits (Andersen, 2003).

L'environnement agit sur l'assimilation et la répartition du carbone dans la plante, ce qui modifie le fonctionnement des organes sources et des organes puits. Les organes sources (parties aériennes) contribuent à l'allocation de carbone aux organes puits (racines). Ainsi toutes modifications du fonctionnement des organes sources (au niveau des parties aériennes) affectent les transferts de carbone vers les racines (aussi bien le carbone directement transféré vers le sol que le carbone stocké dans la plante) et vers le sol, et plus particulièrement la rhizosphère. Au-delà de la plante, le sol peut jouer un rôle majeur dans la régulation des relations sources-puits dans la plante. Ainsi le schéma source-puits de la plante peut être étendu au sol, on considère ainsi un schéma source-puits à l'échelle du système plante-sol.

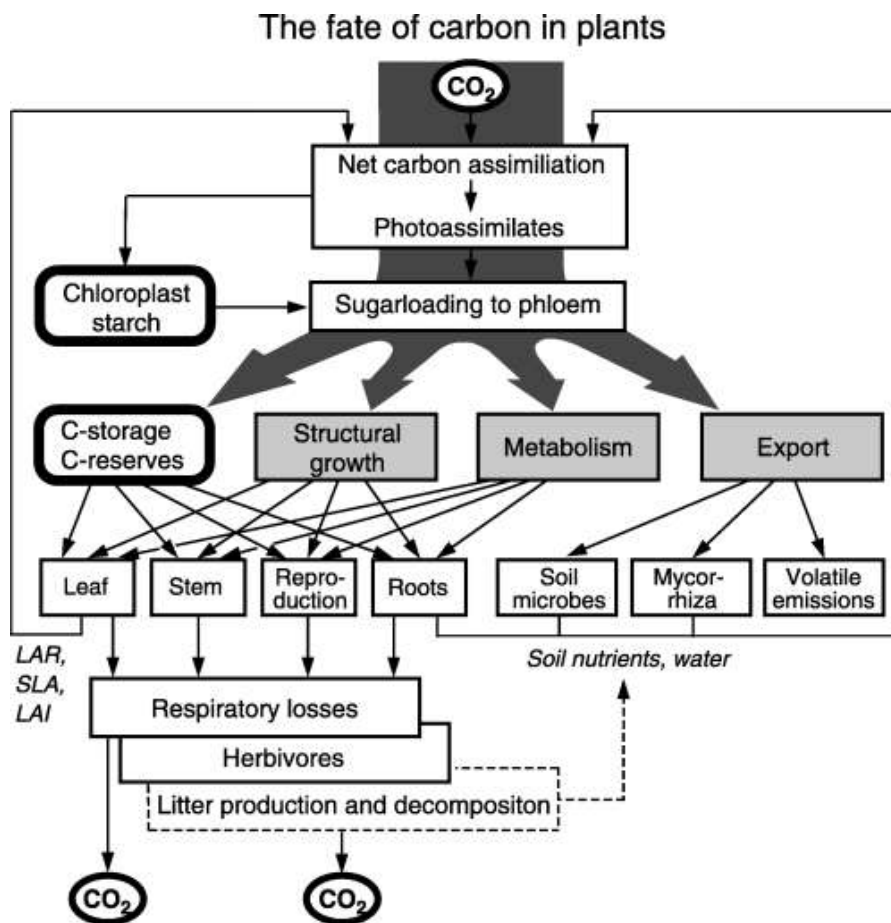


Figure 4: Le devenir du carbone assimilé par les plantes et son allocation vers les différentes fonctions physiologiques (LAR, leaf area ratio; SLA, specific leaf area; LAI, leaf area index, (Körner, 2003)).

Ainsi le concept étendu des relations sources puits au système plante-sol constitue l'axe central de mes recherches depuis mon doctorat.

III. Interaction entre métabolismes du carbone et de l'azote

De par l'étroite interaction entre les métabolismes carboné et azoté (Foyer et al., 2001), il est primordial d'étudier ces métabolismes de manière couplée pour mieux comprendre le fonctionnement des plantes et leurs réponses aux changements globaux. L'hypothèse d'un équilibre fonctionnel entre la photosynthèse et l'assimilation d'azote, de façon à maintenir un rapport C/N relativement stable et compatible avec la vie, a été formulé par différents auteurs (Davidson et al., 2003; Davidson, 1969; Foyer et al., 2001). Ces études ont révélé l'interdépendance de l'assimilation du carbone et de l'azote. Le métabolisme du carbone primaire dépend de l'assimilation de l'azote. En effet, une part importante de l'azote de la plante est investie dans la synthèse des protéines et de la chlorophylle impliquées dans la machinerie photosynthétique. À l'inverse, l'assimilation de l'azote nécessite un apport continu en énergie et en molécules carbonés. Cela signifie que les produits photosynthétiques doivent être partagés entre la synthèse des glucides et la synthèse des acides aminés. Les contrôles de cette répartition doivent être flexibles, car la disponibilité externe en azote et la demande interne en azote peuvent être variables. Il existe souvent une hétérogénéité substantielle dans la nature des relations entre l'assimilation du carbone et de l'azote dans différentes plantes. Les interactions varient considérablement en fonction de différents facteurs tels que le cycle de vie de la plante, l'environnement de croissance (qui déterminera notamment la disponibilité en azote) et les quantités relatives d'azote assimilées dans les racines et les feuilles (Foyer et al., 2001).

IV. Gestion interne du carbone et de l'azote chez les plantes pérennes et plus particulièrement chez les ligneux

Précédemment, j'ai pu montrer que les réserves jouaient un rôle clé dans les équilibres source-puits de la plante. Afin de mieux cerner le rôle des réserves dans la physiologie des plantes et plus particulièrement de l'arbre, voici une rapide synthèse des connaissances sur le sujet. Les réserves sont des ressources qui sont constituées par la plante et qui peuvent être remobilisées ultérieurement afin d'alimenter les biosynthèses nécessaires à la croissance et à diverses fonctions (Chapin et al., 1990). La mise en réserve est généralement considérée comme un mécanisme adaptatif qui assure la survie et la longévité des arbres face à un environnement aux conditions variables (Sauter and van Cleve, 1994). Pendant longtemps, la mise en réserve fut considérée comme un processus passif résultant uniquement d'un excès de ressources assimilées après avoir satisfait les besoins de la croissance et de la respiration (Körner, 2003; Kozłowski, 1992). Cependant des études montrent le processus de stockage comme un puits actif pouvant concurrencer d'autres puits tels que la croissance (Chapin et al., 1990; Silpi et al., 2007). Le concept classant la mise en réserve en tant que processus passif est donc simpliste (Chapin et al., 1990; Silpi et al., 2007). Par ailleurs, des études récentes chez le noyer ont montré que le ratio entre la croissance et la mise en réserve est légèrement affecté par l'ombrage (Lacointe et al., 2004), indiquant que les réserves peuvent être un puits concurrent pour le carbone. Ainsi les réserves constituent un réservoir important à considérer dans les bilans de carbone et d'azote des espèces pérennes.

1. Localisation des réserves :

A l'échelle d'un arbre, les principaux organes de stockage sont le xylème du tronc et des racines pour les réserves carbonées (Pallardy, 2008), et le phloème du tronc et les racines (xylème et phloème) pour les réserves azotées (Millard and Grelet, 2010; Morot-Gaudry, 2001). Les branches des années *n* et *n-1* jouent également un rôle important de stockage, que ce soit pour les composés carbonés ou azotés (Millard and Grelet, 2010).

A l'échelle tissulaire, le stockage a lieu dans des cellules vivantes parenchymateuses du xylème ne se différenciant pas morphologiquement des autres cellules du parenchyme (Tromp, 1983). Au sein de la cellule, les réserves se trouvent compartimentées dans des plastes sous forme de grains pour l'amidon, et dans les vacuoles pour les sucres et protéines solubles, ce qui permet notamment de les protéger des enzymes présentes dans le cytoplasme (Chapin et al., 1990).

2. Nature des réserves :

Réserves carbonées : Les deux principales formes de stockage de carbone dans la plante sont l'amidon et les sucres solubles, dont les plus courants sont le saccharose, le glucose et le fructose. Par ailleurs chez la majorité des espèces décidues, les concentrations d'amidon sont toujours supérieures à celles des sucres solubles (Hoch et al., 2003; Tromp, 1983).

Réserves azotées : Le stockage de l'azote se fait principalement sous forme de protéines : les Vegetative Storage Proteins (VSP), et d'acides aminés (Chapin et al., 1990; Morot-Gaudry, 2001). Les principaux acides aminés utilisés dans le stockage d'azote sont l'arginine, l'asparagine, la glutamine et la proline. Il s'agit également de la principale forme d'azote circulante chez les plantes (Dickson, 1989b). Les VSP sont difficiles à identifier biochimiquement en raison de leur grande variabilité selon les espèces étudiées (Staswick, 1994). Elles sont repérables par leur dynamique : elles sont abondantes dans les organes dormants et leur concentration diminue fortement à la reprise de croissance (O'Kennedy and Titus, 1979).

3. Dynamique des réserves lors du débourrement :

Réserves carbonées : Au cours de l'hiver, la concentration en amidon diminue dans tous les organes (Barbaroux and Bréda, 2002). Cette observation peut être reliée à la fois à la consommation d'amidon pour le maintien d'un métabolisme de base durant l'hiver (notamment par la respiration d'entretien) (Dickson, 1989b), et à une conversion de l'amidon en sucres solubles contribuant à l'endurcissement au froid des arbres (Schaberg et al., 2000).

Un pic de concentration en amidon a lieu ensuite juste avant le débourrement. (Vizoso et al., 2008) suggèrent que cette augmentation de concentration serait liée à la conversion des sucres solubles en amidon par inactivation de la β -amylase lors de températures supérieures à 5°C et à une activation des enzymes de synthèse de substances amylicées. A partir de la mise en place des feuilles et du début de la croissance, et jusqu'au maximum du LAI (Leaf Area Index), une diminution de la concentration en amidon est observée (Damesin and Lelarge, 2003). Durant cette période, l'assimilation photosynthétique de carbone n'est pas suffisante pour répondre aux exigences de la croissance, qui sont alors à leur maximum (Tromp, 1983).

Réserves azotées : Au printemps, une diminution de la concentration en protéines solubles est observée. Elle correspond à l'utilisation de l'azote stocké pour le débourrement et la mise en place des nouvelles feuilles (Millard and Thomson, 1989). Chez le jeune hêtre (3 ans), environ 18% de l'azote total est remobilisé lors de la reprise de croissance (Dyckmans and Flessa, 2001). A la même période de l'année, l'assimilation de l'azote par les racines reprend. Selon les espèces, la prise d'azote externe a lieu avant, en même temps, ou après la remobilisation interne des réserves azotées pour la reprise de croissance. Aucune donnée n'est disponible pour le hêtre quant à la chronologie de ces différents événements (Millard and Grelet, 2010). A partir du début de l'été, l'assimilation dépasse la demande, et la concentration en protéines solubles augmente (Tromp, 1983).

V. Facteurs modulant les transferts de carbone dans la plante et de la plante vers le sol

Des facteurs propres à la plante et de nombreux facteurs environnementaux influencent l'activité source et l'activité puits des plantes. Ces facteurs environnementaux sont à l'origine des variations quantitatives et qualitatives des transferts de carbone dans la plante et de la plante vers le sol.

(Whipps and Lynch, 1985), estiment que tout facteur affectant la physiologie de la plante perturbe les processus de transfert de carbone vers le sol, notamment ceux relatifs à la rhizodéposition.

Les principaux facteurs biotiques qui modifient les flux de carbone au sol sont :

- l'espèce,
- la variété,
- le stade de développement de la plante / l'âge de la plante,
- la présence ou non de micro-organismes à proximité des racines vivantes.

Les principaux facteurs abiotiques peuvent être classés en 2 catégories :

- les facteurs abiotiques agissant au niveau des parties aériennes de la plante, c'est à dire la température de l'air, les conditions d'éclairement, la concentration en CO₂ atmosphérique, la gestion (fauche, éclaircie...)
- les facteurs abiotiques édaphiques, c'est à dire la température du sol, le statut hydrique et nutritionnel du sol, et la texture du sol.

Face à ces modifications des processus de transfert de carbone au sol, la capacité de puits ou la capacité de source du sol peut être amplifiée grâce à la rhizosphère.

Il est par ailleurs capital de noter que les effets de l'ensemble de ces facteurs doivent être évalués en conditions naturelles. En effet les résultats obtenus sont très souvent significativement contrastés entre expérimentation en conditions contrôlées et expérimentation en milieu naturel. En conditions naturelles, les interactions entre facteurs sont nombreuses et rendent les résultats obtenus plus difficiles à interpréter. Cependant, cette hétérogénéité des résultats, du fait de ces interactions, font de l'écologie et plus particulièrement de l'écophysiologie (étude de l'interaction des êtres vivants entre eux et avec leur environnement) une discipline pleine de surprises et rarement ennuyeuse... Juste parfois déconcertante...

Ce bilan contextuel me permet de positionner les différentes études conduites depuis le début de ma thèse, concernant le fonctionnement carboné (et azoté) du système plante-sol et l'impact de différents facteurs biotiques et abiotiques sur ce fonctionnement. Comme énoncé précédemment, je résumerai les résultats obtenus dans le cadre de ces différentes recherches dans la suite du document. Ils concernent :

1. l'impact de différentes contraintes subies par les parties aériennes d'une graminée prairiale (le ray grass, *Lolium perenne*) sur les flux de C récent vers la rhizosphère. Ces contraintes sont l'augmentation du CO₂ atmosphérique et la fauche. Ces deux facteurs ont des conséquences connues et contrastées sur l'allocation de carbone dans la plante mais qu'en est-il de leurs impacts sur les transferts de carbone au sol ?
2. l'effet de l'âge chez le chêne (*Quercus petraea*) et de sécheresses répétées chez le hêtre (*Fagus sylvatica*) sur la dynamique des réserves carbonées et azotées.
3. la dynamique saisonnière de l'allocation du carbone dans le système arbre-sol chez le chêne sessile (*Quercus petraea*).

C. Impact de différentes contraintes subies par les parties aériennes d'une graminée prairiale (le ray grass, *Lolium perenne*) sur les flux de C récent vers la rhizosphère.

La rhizosphère constitue une interface par laquelle transitent des composés organiques libérés par les racines. Cet efflux, qui contribue aux transferts de C d'origine végétale vers le sol, est étroitement dépendant du fonctionnement de la plante.

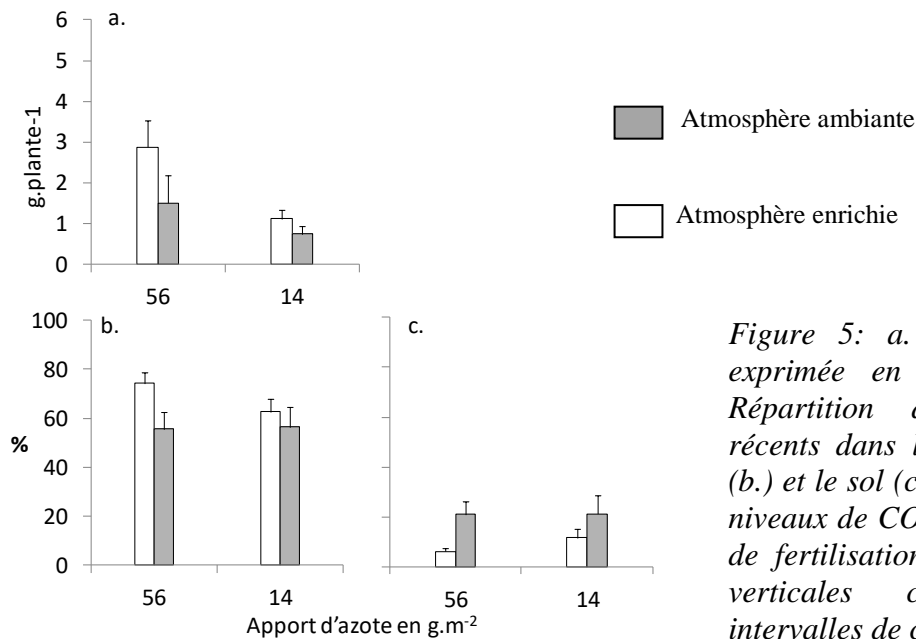
Ainsi, dans ce contexte, mon travail a visé à étudier le couplage entre l'écophysiologie de la plante et la rhizodéposition. Le modèle d'étude choisi est une graminée pérenne : le ray-grass anglais *Lolium perenne* L. Il s'agit d'une espèce couramment utilisée en pâturage notamment du fait de sa productivité élevée et de ses qualités nutritionnelles. Cette plante possède des réserves carbonées qui sont périodiquement remobilisées et reconstituées du fait des régimes de défoliation et des rythmes nycthémeraux et saisonniers ponctuant sa période de vie. Ces réserves carbonées sont susceptibles de contribuer aux flux de rhizodéposition.

J'ai ainsi cherché à évaluer comment des contraintes subies par les parties aériennes de la plante modulent les flux de C récent vers la rhizosphère. En conditions contrôlées, les facteurs étudiés (CO_2 , défoliation, disponibilité en azote dans le sol) modulent les flux de C vers le sol et notamment les flux de rhizodéposition. Ainsi, les caractéristiques biotiques (micro-organismes) et abiotiques (structure, physicochimie) du sol sont modifiées et affectent les cycles biogéochimiques dans la rhizosphère et plus largement la qualité des sols. En est-il de même sur des dispositifs de terrain conduits de manière intensive, en conservant un réalisme écologique et agronomique ? Peu d'études s'intéressent aux variations des flux de rhizodéposition à l'échelle de la plante interagissant avec son environnement. J'ai eu l'opportunité de tester l'impact d'une atmosphère enrichie en CO_2 sur la rhizodéposition sur le dispositif FACE prairie (Free Air Carbon dioxide Enrichment) de l'ETH de Zurich grâce à une collaboration avec Josef Nösberger et Herbert Blum. Ce dispositif, mis en place en 1992, permettait de tester l'effet de 10 années d'enrichissement en CO_2 . Concernant l'effet de la fauche, j'ai pu travailler en collaboration avec l'INRA de Mirecourt (88) sur des prairies semées (culture monospécifique de ray grass). Dans cette étude j'ai pu également appréhender l'impact de la fauche sur la microfaune du sol grâce à une collaboration avec Juha Mikola de l'Université de Jyväskylä en Finlande. Dans ces deux études, l'approche expérimentale utilisée pour étudier la répartition du carbone dans tout le système plante sol est celle du marquage au $^{14}\text{CO}_2$ des plantes. La répartition du ^{14}C est ainsi suivie dans les différents compartiments de la plante (feuille, racine) et du sol (biomasse microbienne, C organique, C total).

I. Conséquences de l'élévation de la concentration en CO_2 atmosphérique sur la répartition des photoassimilats récents et la rhizodéposition

La stimulation de la production de biomasse des plantes sous CO_2 élevé et niveau élevé de fertilisation azoté (Système FACE Suisse), observée principalement à l'automne (Fig. 5 a.), est le résultat, à l'échelle de la repousse, d'une stimulation de l'activité photosynthétique. La disponibilité de l'azote dans le sol est le moteur de cette réponse aux concentrations élevées en CO_2 . Par conséquent, du fait de cette quantité de carbone entrant dans la plante plus importante, les entrées de carbone dans le sol (litière aérienne, rhizodéposition, renouvellement racinaire) auraient dû être accrues augmentant ainsi la concentration en carbone total du sol. Néanmoins, le carbone récemment assimilé est préférentiellement alloué aux parties aériennes des plantes et par conséquent, l'allocation de carbone récent au compartiment souterrain est proportionnellement réduite (Fig. 5b. c.). Nos données montrent, d'une part, qu'après 9 années consécutives d'enrichissement en CO_2 de l'atmosphère, les flux de rhizodéposition ne sont pas affectés au

printemps et diminués à l'automne par le CO₂ ; d'autre part, aucun changement significatif de la concentration en carbone total du sol n'a été constaté. Ces données sont confirmées par des résultats précédents obtenus sur le même site (De Graaff et al., 2004; VAN GROENIGEN et al., 2002; Van Kessel et al., 2000a; Van Kessel et al., 2000b). La teneur équivalente en carbone total du sol entre les deux niveaux de CO₂ peut également s'expliquer par la difficulté de déceler une faible variation du pool de C total relative à une modification de l'entrée de carbone labile supplémentaire issu de la plante et entrant dans la rhizosphère sous CO₂ élevé (Horwath et al., 2000).



De Graff et al. (2004) observent sur le système FACE Suisse, après 9 années d'exposition à des teneurs enrichies en CO₂ et un apport d'azote faible, que le sol des parcelles de *L. perenne* montre une respiration significativement plus élevée que le sol issu des parcelles sous CO₂ ambiant.

En effet, nos résultats montrent que le taux de minéralisation du carbone est plus élevé dans le sol adhérent des plantes enrichies, et ce malgré une biomasse microbienne plus faible (Fig. 6). Deux hypothèses peuvent être formulées pour expliquer cet accroissement de l'activité minéralisatrice sous CO₂ élevé: 1. Une modification de l'activité et de la structure des communautés microbiennes du sol adhérent sous CO₂ élevé (Montealegre et al., 2002; VAN GROENIGEN et al., 2002). Ces communautés microbiennes peuvent être composées de populations bactériennes capables de minéraliser plus facilement et plus rapidement la matière organique labile. 2. Une modification de la composition des rhizodépôts. On ne peut pas exclure que des composés plus facilement décomposables peuvent être exsudés en proportions plus importantes sous CO₂ élevé que sous CO₂ ambiant. Ces composés sont par conséquent plus rapidement minéralisables. Cette hypothèse est confirmée par nos résultats montrant une augmentation de l'azote rhizodéposé sous atmosphère enrichie en CO₂. Le ratio C/N des rhizodépôts est en conséquent plus faible et en faveur de composés plus labiles et donc plus facilement minéralisables.

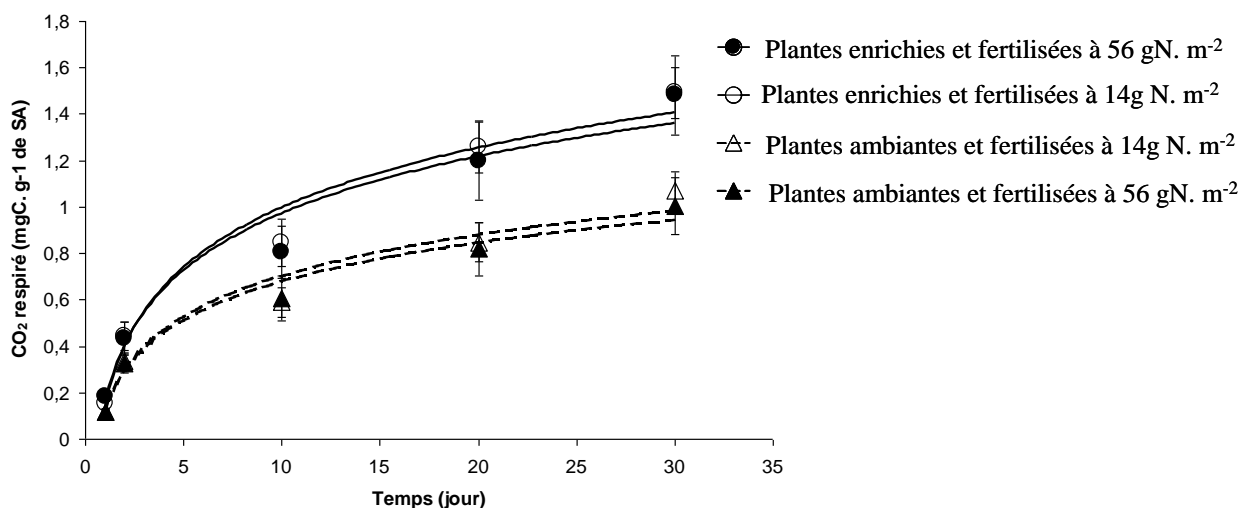


Figure 6: Production de CO₂ pendant l'incubation de sol adhérent (SA) exprimée en mg de C respiré par g de sol adhérent (SA) lors de l'échantillonnage de l'automne au sein des monocultures de ray grass sous atmosphère enrichie ou ambiante en CO₂ sous deux niveaux de traitement azoté. Les points sont reliés par une courbe de tendance logarithmique afin de faciliter la lecture. Les barres verticales représentent les intervalles de confiance (n=12).

Les travaux récents concernant l'impact du CO₂ sur les transferts de carbone au sol intègrent les autres facteurs liés aux changements climatiques (sécheresse, élévation des températures, dépositions azotées) et montrent également une stimulation de la minéralisation du carbone organique (stimulation du priming effect) sous atmosphère enrichie en CO₂. Néanmoins cet effet stimulant est réduit par une élévation des températures et une sécheresse (Vestergård et al., 2016) en prairie, (Xu et al., 2018) chez le blé et le lupin, (Griepentrog et al., 2015; Wang et al., 2017) chez le hêtre et le pin en pot.

II. Influence de la défoliation et de la fertilisation sur la répartition des assimilats dans la plante et les transferts de carbone vers la rhizosphère

Après la défoliation, la production de biomasse des parties aériennes dans les parcelles fertilisées est réduite (Fig. 7a.). A l'inverse dans les parcelles non fertilisées, la défoliation n'affecte pas la croissance des plantes. La défoliation réduit l'assimilation de nutriment par les racines (Donaghy and Fulkerson, 1998; Jarvis and Macduff, 1989). Ainsi, l'apport d'azote ayant lieu après la coupe, la réduction de croissance des plantes défoliées présentes au sein des parcelles fertilisées peut être le résultat de cette capacité réduite à utiliser l'azote supplémentaire disponible dans le sol. Ces données sont confirmées par le fait que l'apport d'azote n'augmente pas de manière significative la production de biomasse des parties aériennes quand les plantes sont coupées, mais stimule la production de biomasse des parties aériennes des plantes non coupées.

Dans notre étude la défoliation induit des changements qualitatifs dans la répartition du carbone dans la plante. La concentration en carbone dans les tiges est plus faible, alors que la concentration en glucides totaux dans les racines est significativement augmentée (Fig 7 b.). Ces résultats vont à l'encontre des observations habituelles, expliquant que les plantes tolèrent la défoliation en mobilisant le carbone issu des réserves vers les méristèmes foliaires à la base des tiges, au dépend des racines (Briske and Richards, 1995; Caldwell et al., 1981; Miller and Rose, 1992). L'augmentation de l'activité photosynthétique des nouvelles feuilles (Hiernaux and Turner, 1996; Richards and Caldwell, 1985) conjointement à la remobilisation des réserves présentes à la

base des tiges (Morvan-Bertrand et al., 1999; Morvan-Bertrand et al., 1999) contribuent à la repousse de la plante.

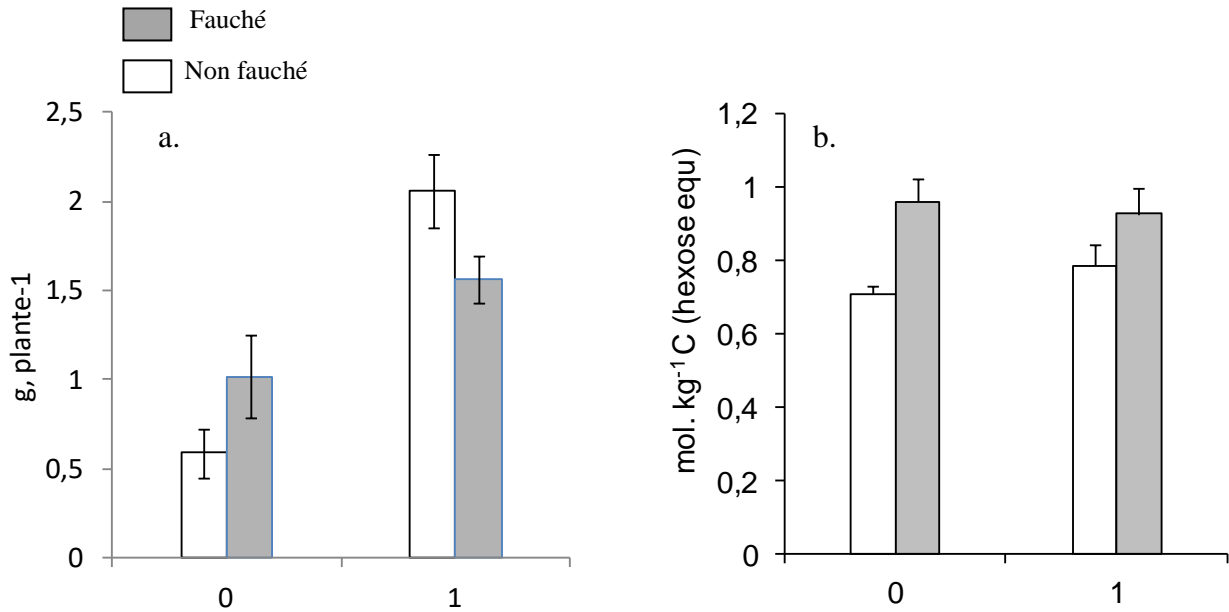


Figure 7: Production de biomasse aérienne des plantes en g.plante-1 (a.) et concentrations en glucides totaux dans les racines (b.), exprimée en mol. kg⁻¹ de carbone en équivalent hexose pour les différents traitements (0 : sans apport d'azote, 1 : avec apport d'azote). Les barres verticales correspondent aux intervalles de confiance (n=20).

L'augmentation de l'allocation de photo-assimilats aux racines après la coupe (Holland et al., 1996) ainsi que l'accroissement de la concentration en carbone soluble dans les racines des plantes défoliées (Paterson and Sim, 1999) devrait donc logiquement entraîner une stimulation de la rhizodéposition carbonée. Or, nos résultats ne confirment pas cette relation ; l'augmentation de la concentration en composés solubles dans les racines suite à la défoliation n'est pas accompagnée d'une plus grande disponibilité en C dans la rhizosphère (Fig. 8 a.). Cette relation contradictoire a été également observée par Paterson *et al.* (2003) qui montrent que la coupe augmente la concentration en C soluble dans les racines de fétuque rouge mais diminue l'exsudation racinaire. Murray *et al.* (2004) a récemment montré qu'il n'y avait pas de changement significatif de l'exsudation de carbone total par les racines de *Agrostis capillaris* suite à une défoliation. Dans d'autres études sur les graminées, la libération de carbone par les racines augmente (Holland *et al.*, 1996 ; Paterson et Sim, 1999, 2000; Paterson *et al.*, 2003) ou diminue (Dilkes et al., 2004; Mikola and Kytöviita, 2002; Nguyen and Henry, 2002) après la défoliation. L'activité et la biomasse microbienne, ainsi que l'abondance des nématodes bactériophages montrent également que la disponibilité en composés carbonés labiles dans la rhizosphère n'est probablement pas affectée par la défoliation (Fig. 8 a. b. c).

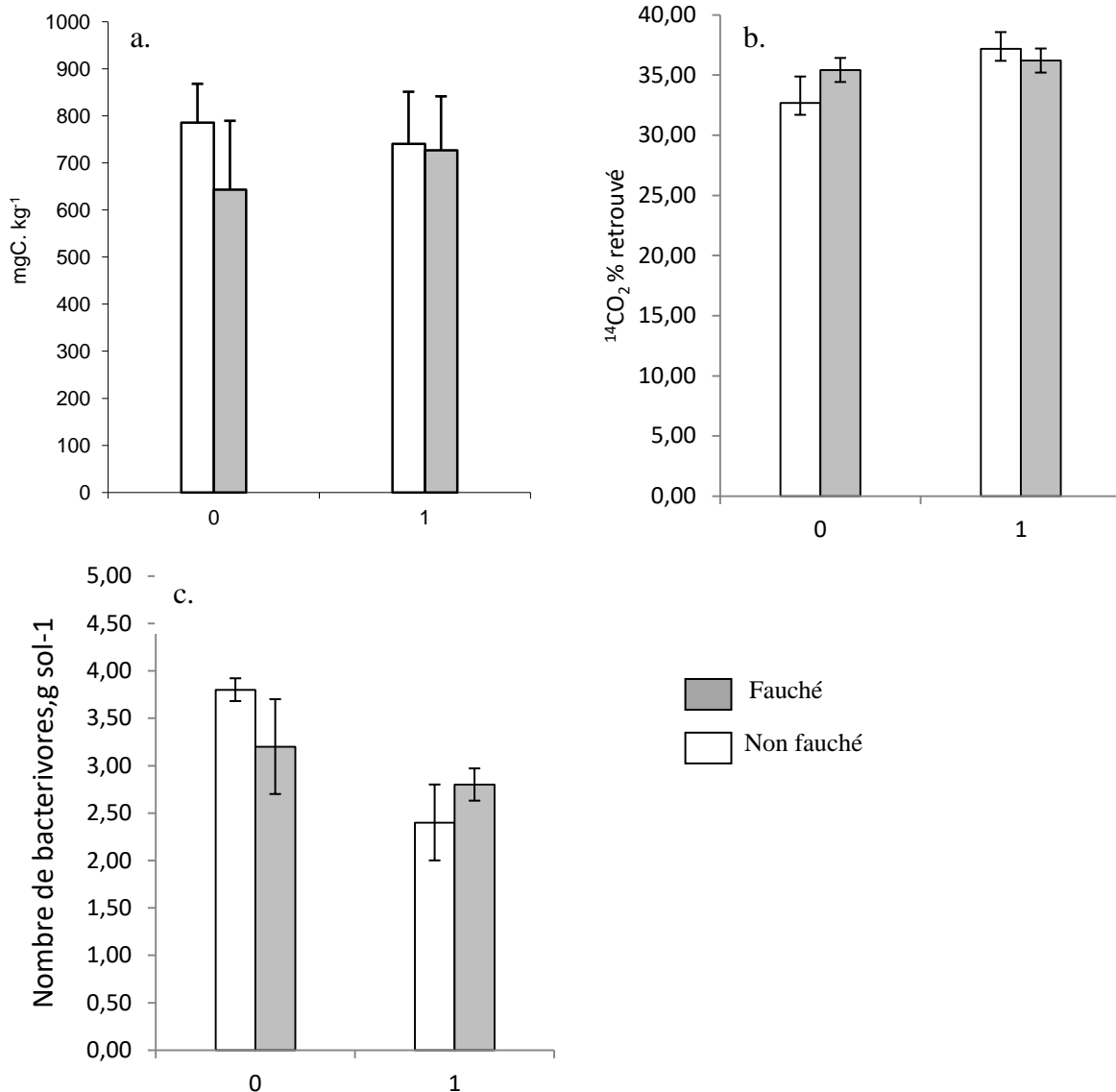


Figure 8: a. Carbone microbien (mg C par kg de sol sec) pour le sol adhérent (SA); b. mesure de l'activité microbienne (¹⁴C respiré (¹⁴CO₂)) et c ; nombre de nématodes bactérivores par gramme de sol, dans les parcelles coupées et non coupées, fertilisées (1) et non fertilisées (0). Les barres verticales correspondent aux intervalles de confiance (n=20).

Tous ces résultats suggèrent que les conséquences de la défoliation sur la libération de carbone par les racines sont controversées et donc difficiles à prédire. Les études précédentes diffèrent cependant de la nôtre et entre elles au niveau des espèces utilisées, du régime de coupe ou encore de la fraction du carbone assimilé mesuré dans la rhizosphère (Mikola and Kytöviita, 2002). Face à ces travaux, nos résultats ont l'avantage d'avoir été obtenus dans des conditions de plein champ en respectant un réalisme agronomique. Dans ce contexte, la défoliation n'a pas d'effets majeurs sur l'allocation de C à la rhizosphère.

Nos observations montrent qu'en conditions de plein champ, le fonctionnement de la plante est conditionné par l'ensemble des interactions entre tous les facteurs de l'environnement (gestion de

la parcelle cultivée, climat...). C'est pourquoi, des effets nets de certains facteurs (comme ceux du CO₂ ou de la défoliation) observés en conditions contrôlées, sont nettement moins marqués en conditions de plein champ.

Notre étude montre que la disponibilité en azote dans le sol est un facteur déterminant la réponse des plantes à l'élévation des concentrations en CO₂ ou à la défoliation. Sous atmosphère enrichie en CO₂, l'azote est le moteur de la réponse de la production de biomasse des plantes au CO₂. La défoliation, après un apport d'azote, réduit la biomasse des plantes, alors qu'à l'inverse, sur les parcelles non fertilisées, la défoliation n'affecte pas la croissance des plantes.

Les flux de rhizodéposition apparaissent comme fluctuants, déterminés par le statut physiologique de la plante en réponse aux conditions environnementales et à la gestion agronomique (fauche, fertilisation N). Par ailleurs, en développant des indicateurs de la rhizodéposition carbonée, l'équipe a précédemment démontré, en conditions contrôlées, une corrélation positive entre la concentration en C soluble racinaire et la concentration en C soluble dans la rhizosphère. Nos résultats obtenus en conditions naturelles ne le montrent pas pour les plantes défoliées, malgré un accroissement de la concentration en glucides totaux dans les racines. Ainsi, cette relation simple n'est probablement pas valide lorsque des facteurs biotiques et abiotiques de l'environnement racinaire interviennent sur la physiologie de la racine.

La contribution de la rhizodéposition aux entrées de C dans le sol est donc difficile à prédire et à modéliser. Pour en rendre compte, il est nécessaire d'appréhender ces flux tout au long de la saison de croissance. Au travers de ce travail nous n'avons évalué qu'un des volets concernant les facteurs modulant les flux de rhizodéposition. Outre des contraintes appliquées aux parties aériennes de la plante, des contraintes appliquées au niveau du système racinaire peuvent influencer la rhizodéposition et les processus lui étant associés. En effet, l'architecture racinaire, le nombre d'apex racinaires, peuvent être affecté par l'environnement « sol ». Des contraintes mécaniques, des variations de températures ou d'humidité (relatives aux changements climatiques) peuvent modifier la morphologie du système racinaire, et affecter quantitativement et qualitativement la rhizodéposition. C'est alors le contrôle de la rhizodéposition par l'environnement racinaire qu'il serait nécessaire d'étudier.

Suite à ce travail il convient de s'interroger quant à l'intérêt de mesurer les flux de rhizodéposition puisque ces derniers ne varient que très faiblement en conditions de plein champ, lorsque les plantes sont soumises à des contraintes tenant à l'environnement ou aux pratiques agronomiques. En effet, dans des agro-systèmes prairiaux intensifs tels que ceux qui ont constitué le cadre de notre étude, la rhizodéposition n'apparaît pas comme contribuant de manière significative à l'apport de C au sol. Ainsi, il paraît difficile d'agir sur la composante quantitative de la rhizodéposition par le biais de la plante afin d'améliorer la gestion et la qualité agro-environnementales des sols. Cependant, l'activité biologique est la clé du fonctionnement de la rhizosphère. Cette activité biologique dépend de la totalité du C entrant dans le sol (détritosphère et rhizosphère), aussi bien par le biais de la rhizodéposition, du renouvellement racinaire ou encore de la chute de litière. La rhizodéposition contrôle le fonctionnement des sols, comme nous avons pu l'observer sur le dispositif FACE où l'activité minéralisatrice des micro-organismes est accrue. Cette activité provoque une libération sous forme de CO₂ plus rapide du C supplémentaire entrant dans le sol du fait d'une production de biomasse végétale stimulée sous atmosphère enrichie en CO₂. Au-delà du flux quantitatif de rhizodéposition, la qualité des rhizodépôts mais également la qualité de l'ensemble des composés carbonés issus de la plante (débris racinaires, litière), contrôlent l'activité et le développement des micro-organismes. En modifiant les relations source-puits dans la plante, la nature des composés libérés par la plante peut varier, influençant ainsi l'activité, la composition et le développement des micro-organismes. En conditions de plein

champ, c'est donc le couplage entre l'écophysiologie de la plante, la nature biochimique des composés libérés dans sol (dont les rhizodépôts font partie) et l'activité biologique du sol qui est intéressant d'étudier en vue de comprendre les processus clés du fonctionnement rhizosphérique et d'améliorer la gestion et la qualité agro-environnementale des sols.

D. Impacts de facteurs biotiques (âge) et abiotiques (déperissement) sur les dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés de réserve

Les composés carbonés non structuraux et azotés non structuraux apportent le carbone et l'azote pour différentes fonctions-puits du métabolisme de l'arbre comme la croissance, le stockage, la respiration, la reproduction ou encore la défense contre différents stress biotiques ou abiotiques.

Parmi les facteurs biotiques pouvant influencer le fonctionnement carboné et azoté, et notamment la dynamique saisonnière des réserves de l'arbre, l'âge joue un rôle prépondérant. En effet il est classiquement constaté une diminution de la productivité avec l'âge de l'arbre. Cette diminution serait le fait d'une modification de l'allocation de la ressource entre les différentes fonctions puits de carbone et d'azote au cours du développement de l'arbre, comme supposé par Genet *et al.* (2010). L'étude des dynamiques saisonnières des réserves carbonées et azotées au sein de l'arbre est une étape vers la compréhension de l'effet de l'âge dans l'allocation de la ressource. Les relations entre l'âge et les concentrations en réserves carbonées de l'arbre ont été partiellement établies. Les résultats sont très contrastés : les concentrations en réserves carbonées diminuent avec la taille de l'arbre dans le tronc et les racines chez trois espèces (*Pinus*, *Abies*, *Acer*) de jeunes arbres (Machado and Reich, 2006), tandis que les concentrations en réserves carbonées restent stables ou augmentent avec la taille de l'arbre dans les branches et le tronc chez *Pinus ponderosa* (Sala and Hoch, 2009), ou encore restent stables avec l'âge de l'arbre dans le tronc et les racines de *Nothofagus pumilio* (Piper and Fajardo, 2011). Genet *et al.* (2010) montrent qu'il n'y a pas de variation des concentrations en réserves carbonées dans le tronc avec l'âge pour une chronoséquence de chênes sessiles âgés de 30 à 134 ans et de hêtres âgés de 14 à 175 ans. En revanche, dans les grosses racines, les concentrations diminuent fortement jusqu'à l'âge de 35 ans chez le hêtre et 75 ans chez le chêne. Cette forte diminution est suivie par une baisse constante, mais faible, de la concentration en réserves carbonées jusqu'à 200 ans chez le hêtre, et par une stabilisation à partir 145 ans chez le chêne. Par ailleurs, ces auteurs observent une augmentation de l'allocation des réserves carbonées aux fonctions de stockage et de reproduction avec l'âge pour la chronoséquence de hêtres, tandis que l'équilibre entre la croissance et le stockage reste stable au sein de la chronoséquence de chênes sessiles. Il n'existe toutefois pas d'étude de l'effet de l'âge sur les concentrations en réserves azotées. De plus, aucune étude à notre connaissance n'a caractérisé l'influence de l'âge sur les dynamiques saisonnières des concentrations en réserves carbonées et réserves azotées de l'arbre.

Parmi les facteurs abiotiques pouvant influencer le fonctionnement carboné et azoté et notamment la dynamique saisonnière des réserves de l'arbre, le déperissement causé par des sécheresses répétées est un facteur intéressant à étudier. Lors d'une sécheresse sévère, l'état de nutrition carbonée et azotée d'un arbre peut se trouver fortement affecté. (Pedersen, 1998) propose un modèle selon lequel une diminution de l'efficacité photosynthétique due à un stress (par exemple une sécheresse) entraînerait des changements dans l'allocation des nouveaux photosynthétats. La production de racines fines s'en trouve alors réduite. L'assimilation d'eau et de nutriments au niveau du sol pourrait être diminuée, ce qui affecterait la biomasse foliaire et réduirait encore les capacités photosynthétiques. On peut noter que dans ce modèle, la remobilisation des réserves n'est pas prise en compte. A plus court terme, (Breda and Badeau, 2008; Breda et al., 2006) proposent que l'état de nutrition de l'arbre serait altéré principalement via deux mécanismes :

- * Une réduction de la surface photosynthétique par chute prématurée des feuilles. De plus, les feuilles tombées au sol peuvent être encore vertes (phénomène observé notamment lors de la sécheresse de 2003), ce qui laisse penser qu'il n'y a pas eu (ou peu) de remobilisation des composés carbonés et azotés présents dans les feuilles.

- * La fermeture des stomates qui diminue la transpiration mais également l'assimilation de carbone. Une baisse de l'évapo-transpiration induit également une diminution du pompage racinaire des nutriments dans le sol (notamment de l'azote).

Ces processus entraineraient une remobilisation des réserves pour faire face aux besoins de la plante. Cette hypothèse est étayée par le fait que Bréda, Huc et al. (2006) ont mesuré des concentrations d'amidon plus faibles dans le xylème de hêtres défoliés par une sécheresse comparativement à des hêtres témoins à la fin de la saison de végétation (soit juste après le stress). Les réserves permettant le découplage entre l'acquisition et l'utilisation des ressources (carbonées et azotées), elles facilitent la réponse des arbres à des situations défavorables à leur métabolisme et à leur croissance (Chapin et al., 1990). De plus faibles concentrations en réserves pourraient par conséquent rendre les arbres dépérissants plus sensibles aux stress abiotiques (sécheresses) ou biotiques (attaques d'insectes) (Bréda et al., 2006). Bréda, Huc et al., (2006) signalent également que la plante peut être affectée pendant plusieurs années après l'événement de sécheresse, ce qui se traduit notamment par une réduction de la croissance en diamètre du tronc et en longueur des branches. (McDowell et al., 2008) reprennent l'idée d'un dysfonctionnement du métabolisme carboné et proposent l'hypothèse suivante : lors d'une sécheresse, la fermeture des stomates limiterait fortement l'assimilation de carbone. La plante devrait alors puiser dans ses réserves pour alimenter son métabolisme de base. A long terme, cela aurait pour effet d'épuiser complètement les réserves carbonées de la plante, induisant ainsi sa mort. Cependant, (Sala et al., 2010) discutent cette hypothèse, avançant notamment qu'aucun cas d'épuisement total des réserves carbonées n'a été documenté jusqu'ici. La mort des arbres observée à la suite d'une sécheresse serait pour ces auteurs plutôt due à un dysfonctionnement de la translocation des composés carbonés depuis les organes de réserves vers les organes puits, et ce à cause d'un manque d'eau dans la plante. Les hypothèses présentées ici restent centrées sur des dysfonctionnements du métabolisme carboné de l'arbre. Or, il est largement connu que les métabolismes carbonés et azotés d'une plante sont très étroitement couplés (Dickson, 1989a). Par conséquent, le fonctionnement azoté des arbres pourrait être également affecté par un dépérissement engendré par une sécheresse. De plus, les données actuellement disponibles sur le lien entre concentration en composé de réserve et dépérissement forestier ne concernent que les mois suivant la sécheresse (Bréda et al., 2006). Cependant, les concentrations en réserves d'un arbre présentent de fortes variations saisonnières (Barbaroux and Bréda, 2002; Chapin et al., 1990).

Le principal objectif de cette partie est de présenter les effets de l'âge de l'arbre et du dépérissement sur les dynamiques saisonnières des réserves carbonées et azotées en conditions *in situ*.

L'effet de l'âge est testé chez une espèce d'arbre décidue tempérée, *Quercus petraea*. Nous avons suivi les variations des concentrations en réserves carbonées et azotées au sein d'une chronoséquence de chênes sessiles de trois âges : 8 (fourré), 20 (gaulis) et 150 ans (futaie) de la forêt domaniale de Barbeau (77).

Les réponses écophysologiques à long terme à des sécheresses récurrentes (en particulier en 1959, 1976, 1990, 1992, 1996 et 2003) sont mesurées chez des hêtres matures (*Fagus sylvatica* L.) poussant dans la forêt domaniale de Fontainebleau (77) en 2011 et en 2012, deux années très contrastées climatiquement, 2011 étant une année sèche et 2012 une année pluvieuse. La faible disponibilité en eau du sol s'est avérée être un facteur prédisposant du déclin du hêtre dans cette forêt.

Pour ces deux études, les principaux organes impliqués dans la dynamique de réserves de carbone et d'azote, à savoir les branches les plus récentes et les racines moyennes et fines, ont été échantillonnés durant un an, en s'appuyant sur des stades phénologiques clés (débourrement, maximum de surface et de masse foliaire, jaunissement, repos hivernal) pour déterminer

l'influence de l'âge et du dépérissement de l'arbre sur les schémas saisonniers des réserves carbonées et azotées. Sous nos latitudes la saisonnalité des arbres décidus est très marquée, avec notamment une phase de dormance hivernale qui limite les dépenses énergétiques de l'arbre pendant les périodes défavorables, cette phase est suivie de la reprise de croissance au printemps dès que les conditions environnementales le permettent (température, lumière). Ce fonctionnement en phénophasse conditionne largement le fonctionnement de la plante. Ainsi l'étude du fonctionnement de l'arbre ne peut-être découplée de la phénologie.

Ces travaux ont fait l'objet des thèses de Angélique Gilson (Gilson, 2015) pour l'effet de l'âge, et de Alice Delaporte (Delaporte, 2015) pour l'effet des sécheresses et du dépérissement.

I. Effet de l'âge de l'arbre sur les dynamiques saisonnières des concentrations en composés carbonés et azotés de réserve

Au moment du débourrement, quel que soit l'âge des arbres, la dynamique classique de remobilisation des réserves carbonées est observée, conformément à la littérature, aussi bien à courte distance, depuis les jeunes branches pour construire les jeunes feuilles, puis dans les organes sources plus éloignés (tronc, racines) (Barbaroux et al., 2003; Bazot et al., 2013; El Zein et al., 2011; Furze et al., 2019; Hoch et al., 2003; Millard and Grelet, 2010). Les concentrations totales en composés de réserves carbonées sont les mêmes quel que soit l'âge de l'arbre. Néanmoins, la nature biochimique du composé carboné remobilisé diffère. En effet, pour les arbres du gaulis et de la futaie, l'amidon est le principal composé remobilisé, alors que pour les arbres du fourré, l'amidon et les sucres solubles sont remobilisés dans les mêmes proportions. De plus, la teneur hivernale en sucres solubles des jeunes branches des arbres du fourré est significativement plus élevée que celles des arbres plus âgés. Les sucres solubles semblent être un composé de stockage préférentiel chez les jeunes arbres. Les concentrations en réserves carbonées augmentent entre le débourrement et le jaunissement dans les branches des arbres quel que soit leur âge. Cette accumulation est définie comme la mise en réserve du carbone (Barbaroux et al., 2003; Bazot et al., 2013; Hoch et al., 2003). La différence majeure entre les âges concerne la dynamique temporelle d'accumulation de l'amidon dans les branches. En effet, la concentration en amidon des branches augmente juste après le débourrement chez les arbres de la futaie, alors qu'elle augmente seulement entre la maturité foliaire et la fin de la croissance du bois chez les arbres du fourré et du gaulis (Fig. 9). Ainsi une stratégie d'allocation du carbone variant avec l'âge de l'arbre est mise en évidence ici. Les arbres les plus âgés privilégient une stratégie de stockage du carbone immédiate, tandis que les plus jeunes arbres commencent à stocker du carbone uniquement une fois la croissance du bois achevée, privilégiant ainsi une allocation du carbone à la croissance durant la saison de végétation. Ces stratégies d'allocation distinctes peuvent être la conséquence de la compétition entre les arbres au sein de la parcelle. En effet, en considérant la densité moyenne de peuplement et la compétition (principalement pour la lumière) au sein de chaque parcelle, les arbres juvéniles investissent une proportion significativement plus grande de leurs photoassimilats pour la croissance, ce qui n'est pas le cas pour les arbres matures.

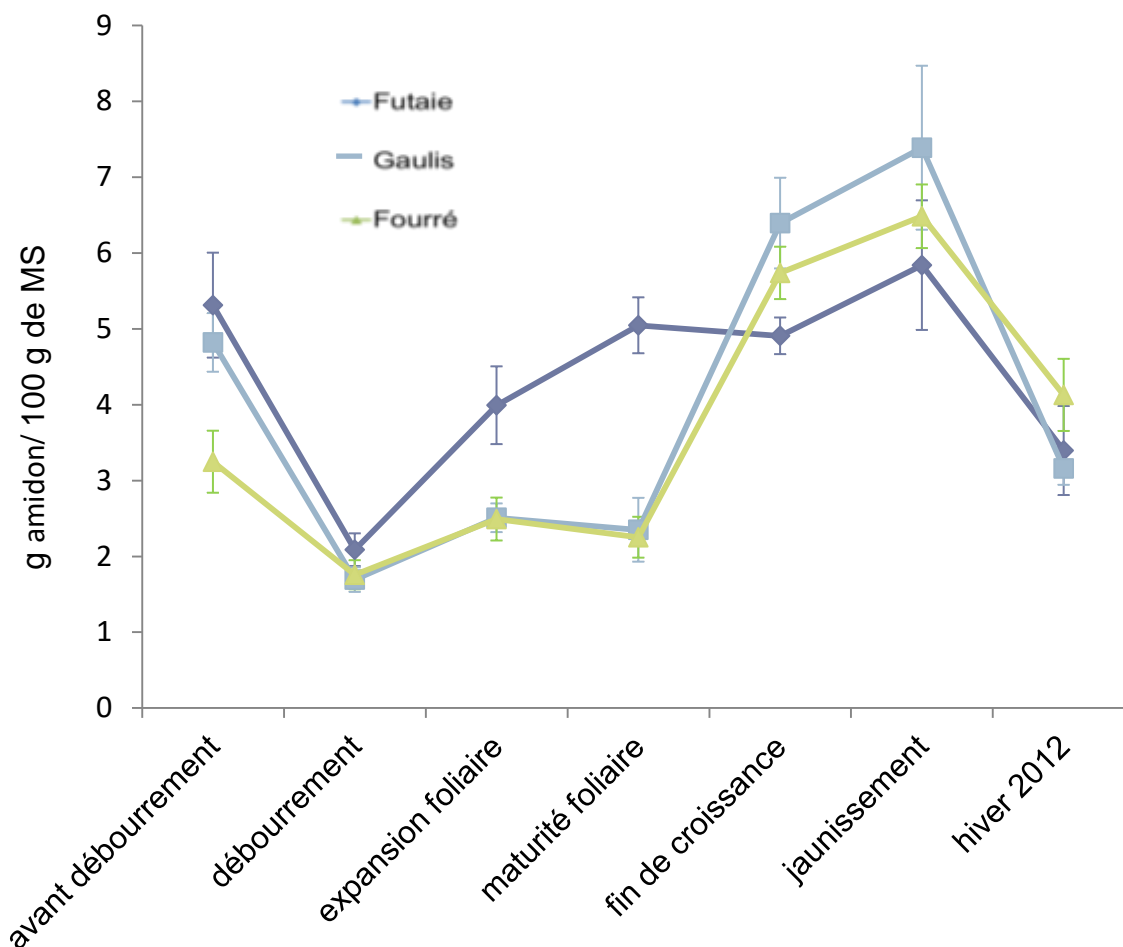


Figure 9 : Dynamique de la concentration en amidon exprimée en g. 100g⁻¹ de matière sèche dans les branches 2011 au cours de l'année 2012. Les barres verticales représentent les écarts types (n=5).

La même dynamique de stockage dans les racines moyennes et fines est observée chez les jeunes arbres. Aucune accumulation de réserves carbonées n'est mise en évidence dans les racines moyennes et fines chez les arbres plus âgées. Les plus grosses racines jouent le rôle de lieu de stockage de réserves carbonées chez ces arbres (Bazot et al. 2013). Ce point permet de souligner la perte de la fonction de stockage des racines moyennes et fines avec l'âge. La concentration plus forte en sucres solubles également observée dans les racines moyennes et fines des jeunes arbres suggère un flux de carbone labile vers le sol plus important. En effet, les arbres juvéniles peuvent produire plus d'exsudats pour optimiser leur croissance et leur survie, en favorisant les relations avec les microorganismes de la rhizosphère (effet rhizosphère) et ainsi stimuler le cycle des nutriments et la mise à disposition d'éléments minéraux pour leur croissance (Millard et al., 2007). Pendant l'hiver les concentrations en composés de réserves carbonées diminuent légèrement quels que soient les compartiments. Il s'agit d'un phénomène bien connu (Barbaroux et al., 2003; Bazot et al., 2013; Hoch et al., 2003) et interprété comme une utilisation du C pour l'entretien des tissus durant l'hiver (Barbaroux and Bréda, 2002; Damesin and Lelarge, 2003), avec une conversion de l'amidon en sucres solubles pour la respiration, régulée par la température (Ogren et al., 1997; Sauter, 1988; Schrader and Sauter, 2002).

Globalement plus un arbre est âgé plus la concentration en composés azotés dans les différents compartiments de stockage est élevée. Le schéma classique de remobilisation de ce type de réserves au moment du débourrement est observé chez les arbres du gaulis et de la futaie, avec une

diminution de la concentration en protéines solubles remarquable dans les jeunes branches (Fig. 10) (Bazot et al., 2013; Gomez and Faurobert, 2002; Grassi et al., 2003; Millard and Grelet, 2010; Tagliavini et al., 1997). En revanche, aucune remobilisation des réserves azotées dans ces jeunes branches n'est observée chez les arbres du fourré (Fig.10), ce qui suggère l'utilisation d'une autre source d'azote pour la construction de nouvelles feuilles.

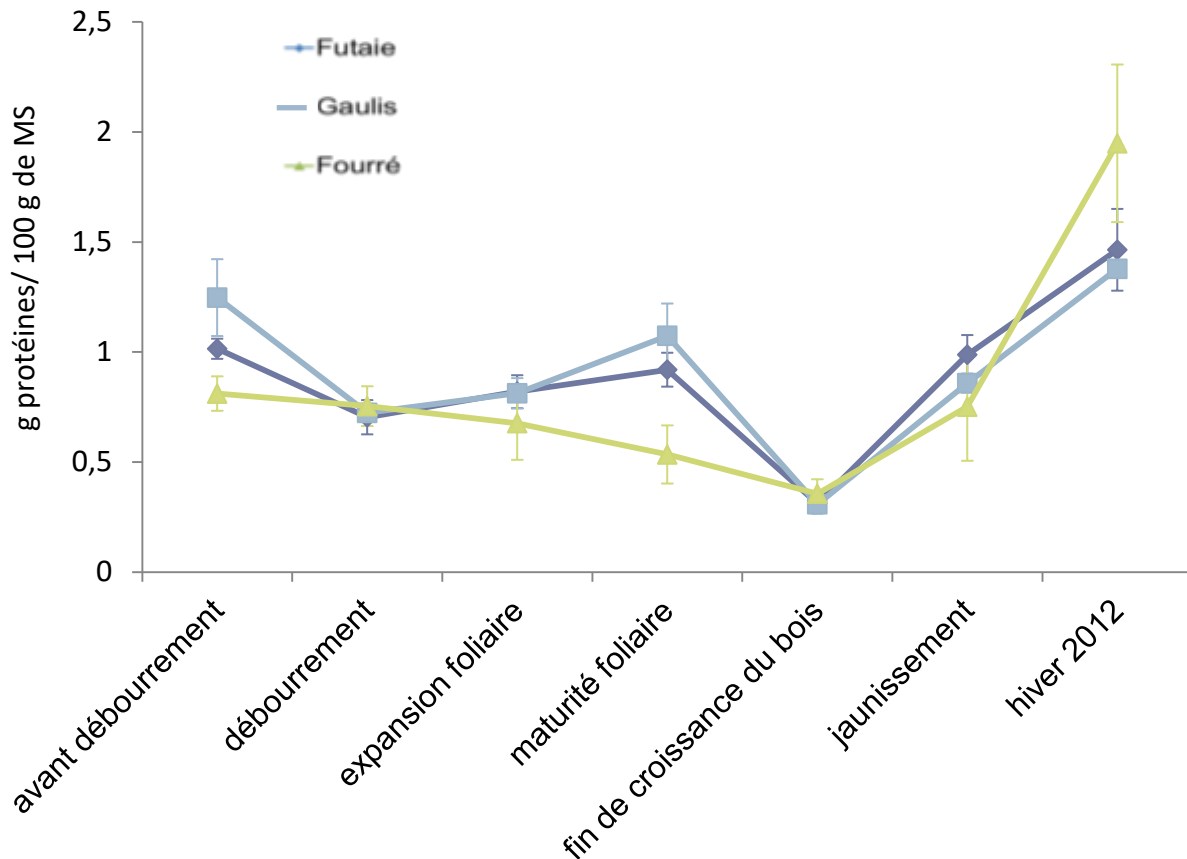


Figure 10 : Dynamique de la concentration en protéines exprimée en g. 100g⁻¹ de matière sèche dans les branches 2011 au cours de l'année 2012. Les barres verticales représentent les écarts types (n=5).

L'azote du sol est très probablement cette source. Néanmoins, l'analyse des composés azotés présents dans les jeunes racines au moment du débourrement montre clairement une concentration moindre en composés azotés dans les racines des jeunes arbres. A l'échelle de l'arbre entier, ces jeunes arbres ont une concentration en composés azotés de réserves très faible comparativement aux arbres plus vieux. On peut émettre l'hypothèse que les jeunes arbres absorbent l'azote minéral du sol (NH₃, NO₃), qui est transporté vers les organes puits d'azote (les jeunes feuilles) où il est métabolisé, comme cela peut être observé chez les graminées (Morot-Gaudry, 2001). La synthèse de nouvelles réserves azotées n'apparaît qu'après l'arrêt de croissance du bois quelque soit l'âge des arbres, les concentrations en réserves azotées augmentent ainsi jusqu'à la chute des feuilles. Ce schéma est celui classiquement observé chez de nombreuses espèces ligneuses (Bazot et al., 2013; Gomez and Faurobert, 2002; Staswick, 1994; Stepien et al., 1994; Valenzuela Nunez et al., 2011). Quel que soit l'âge, les concentrations en protéines solubles des différents compartiments ligneux augmentent entre le jaunissement et l'hiver, correspondant conjointement à la remobilisation de l'N foliaire vers les organes pérennes (Bazot et al., 2013; Gomez and Faurobert, 2002; Staswick, 1994; Stepien et al., 1994; Valenzuela Nunez et al., 2011)), et à l'absorption de l'azote du sol par les racines, observée à l'automne (Bazot et al., 2016; Malaguti et al., 2001) (Fig. 10).

II. Impact du dépérissement sur la croissance et la dynamique des réserves chez le hêtre

La diminution annuelle de la croissance des arbres dépérissants observée est conforme aux données déjà obtenues sur d'autres arbres sur le même site (Silva, 2010). Ces données ont montré que les arbres dépérissants présentaient un accroissement radial du tronc réduit depuis 1959. L'écart de croissance moyen entre les arbres sains et dépérissants est plus important en 2012 qu'en 2011, 2011 étant marquée par une sécheresse printanière (Fig. 11). Ces observations sont cohérentes avec celles de Silva (2010). Pedersen (1998) a observé une réduction similaire des variations de croissance interannuelles au cours des années précédant la mort de chênes d'Amérique du Nord. Cependant, les études à long terme d'Amoroso et al. (2012) et Klein et al. (2014) ont montré une tendance opposée : les arbres en déclin ont montré une réponse plus forte aux variations climatiques interannuelles que les arbres en bonne santé (Amoroso et al., 2012; Klein et al., 2014).

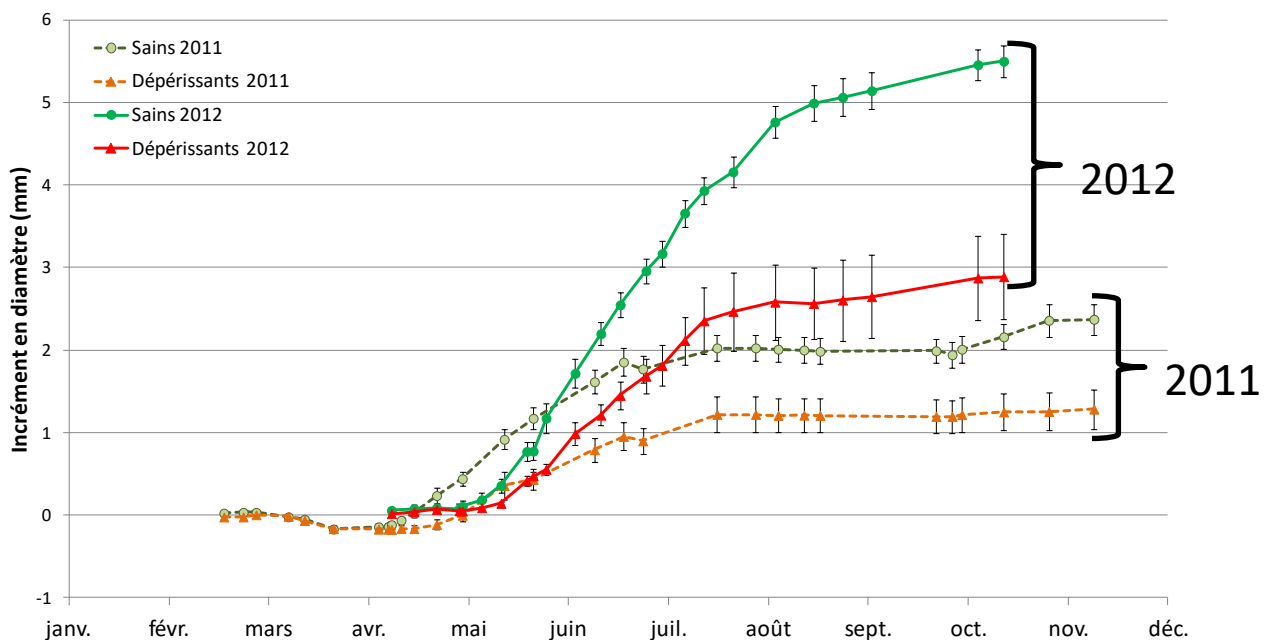


Figure 11 : Croissance du tronc, exprimée en incrément de diamètre en mm, pour les arbres sains et dépérissants en 2011 et 2012. Les barres verticales représentent les écarts types ($n=10$).

Concernant les réserves carbonées et leur dynamique, les branches des arbres dépérissants présentent un déficit de réserves carbonées (principalement en amidon) en fin de saison 2011. Une telle réduction des concentrations en amidon à la suite d'une sécheresse a été documentée dans les tiges de hêtres ayant subi une défoliation lors de la vague de chaleur et de la sécheresse de 2003 (Breda et al., 2006). Cette différence de concentration de réserves carbonées est ensuite toujours présente au printemps 2012, lors du débourrement. Cependant, après la saison 2012, particulièrement humide, les concentrations de réserves carbonées dans ces mêmes branches redeviennent similaires entre arbres sains et arbres dépérissants. Il semble donc qu'en 2012, un ajustement fonctionnel a eu lieu chez les arbres dépérissants. Ces derniers ont mobilisé plus de carbone pour le stockage dans les branches que les arbres sains. (Fig. 12) La réduction de la croissance radiale du tronc des arbres dépérissants est donc associée aux différences de

concentration des réserves entre le débourrement et le jaunissement. Cette relation entre la croissance et les réserves carbonées peut être examinée plus précisément en établissant une corrélation entre croissance radiale du tronc et reconstitution des réserves pendant les deux saisons de croissance, contrastées du point de vue météorologique, chez chaque arbre distinctement. En 2011, la croissance radiale du tronc est positivement corrélée à la reconstitution des réserves carbonées dans les branches : plus un arbre pousse, plus les concentrations de réserves carbonées augmentent pendant la saison de croissance. Cette corrélation n'est en revanche pas significative en 2012.

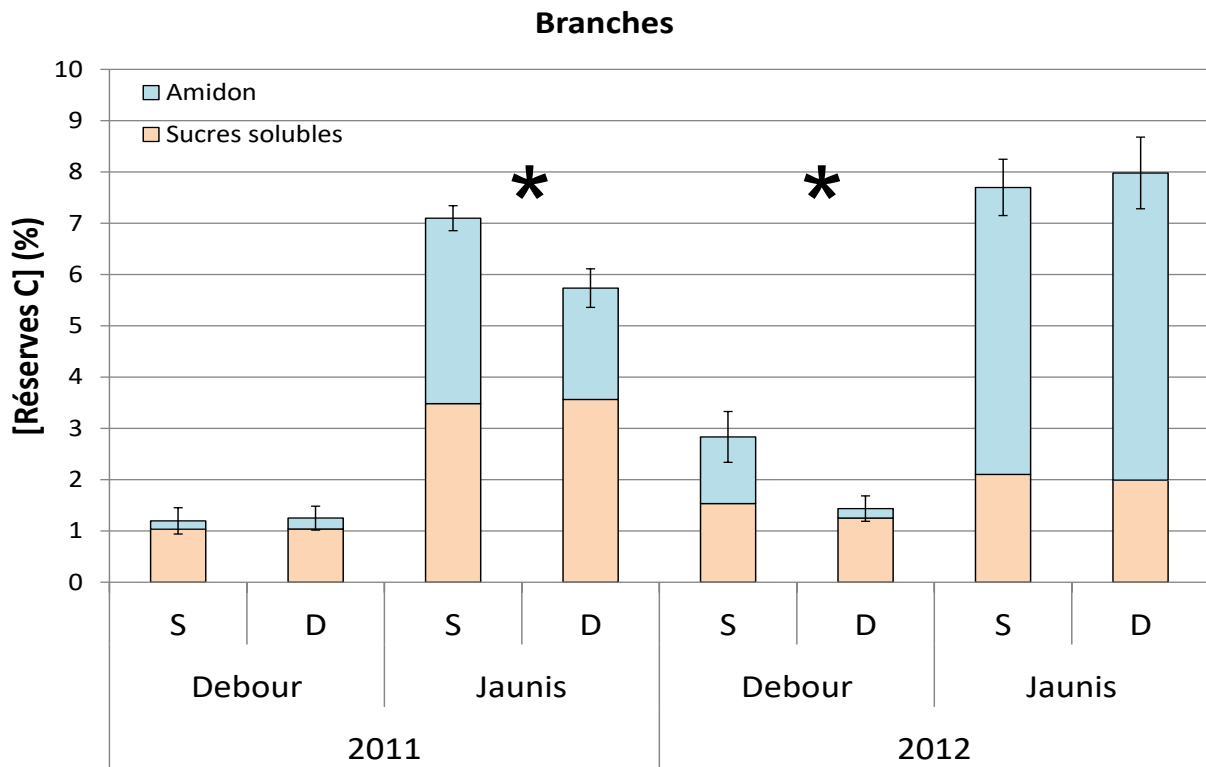


Figure 12 : Concentrations en réserves carbonées (amidon et sucres solubles) exprimée en % dans les branches des arbres sains S et dépérissants D au moment du débourrement et du jaunissement en 2011 et 2012. Les barres verticales représentent les écarts types (n=10).

La croissance radiale des troncs des arbres dépérissants augmente entre 2011 et 2012 mais de manière moins importante que chez les arbres sains. Néanmoins, la synthèse de réserves carbonées dans les branches des arbres dépérissants est accrue en 2012. En 2012, la croissance des arbres dépérissants cesse presque deux semaines avant celle des arbres sains (début août pour les arbres dépérissants et mi-août dans les arbres sains), alors que leur capacité photosynthétique reste effective jusqu'à fin septembre. Ainsi, le C assimilé après l'arrêt de la croissance est préférentiellement mis en réserve. L'arrêt de croissance précoce des arbres dépérissants favorise la plus forte augmentation des concentrations en réserves carbonées dans les branches de ces arbres. La concomitance de la croissance et du stockage du carbone au début de la saison de croissance a confirmé le caractère actif de la formation de réserves de carbone, comme décrit par Chapin et al. (1990), alors que le stockage du carbone est susceptible de devenir un processus passif après la cessation de la croissance. Cependant, si la croissance radiale du tronc des arbres dépérissants est activement régulée, la formation de réserves de carbone à la fin de la saison de croissance de 2012 pourrait être considérée comme semi-active, comme cela a pu être décrit par (Dietze et al., 2014).

En revanche, les effets du dépérissement sur les concentrations et la dynamique des réserves azotées ne sont pas significatifs. Les dynamiques et les concentrations mesurées sont semblables aux données de la littérature quel que soit l'état sanitaire de l'arbre (Bazot et al., 2013; Gilson et al., 2013). La limitation en azote est donc peu probable sur notre site d'étude et n'est probablement pas impliquée de manière significative dans le déclin du hêtre.

En conclusion, cette étude documente les réponses fonctionnelles du hêtre à long terme suite à des sécheresses répétées. Les arbres dépérissants sont caractérisés par une croissance nettement inférieure à celle des arbres sains. Cette diminution est liée à une réduction de l'assimilation du carbone, principalement due à un couvert végétal éclairci plutôt qu'à une altération de la fonction de la feuille. Au cours d'une année favorable après une année difficile, la reprise de leur croissance est malgré tout limitée, notamment par la longueur de la saison de croissance. Cette limitation apparente pourrait néanmoins être bénéfique, en permettant une récupération saisonnière des réserves carbonées dans les principaux organes de stockage.

E. Dynamique saisonnière de l'allocation du carbone dans le système arbre-sol chez le chêne sessile (*Quercus petraea*).

Les modèles de transfert sol-végétation-atmosphère (SVAT) deviennent un outil essentiel pour prévoir la réponse des échanges de carbone entre la biosphère et l'atmosphère en réponse au changement climatique et pour étudier la rétroaction entre le climat et les fonctions de l'écosystème. Néanmoins, ils souffrent toujours d'un manque de description mécaniste de la répartition du carbone et de la respiration. Ils sont donc incapables de prédire avec précision le temps de résidence du carbone dans chacun des compartiments de l'écosystème ((Cannell and Dewar, 1994; Friedlingstein et al., 1999). La répartition du carbone assimilé entre les organes est contrôlée par l'environnement et affecte la croissance de l'arbre, la contribution de chaque organe à la respiration autotrophe, le transfert de carbone dans la rhizosphère et, enfin, la séquestration du carbone dans l'écosystème (Giardina et al., 2003; Magnani et al., 2002). Même si la partie aérienne des arbres (feuilles, branches, tiges) contribue à la respiration de l'écosystème, les deux tiers des sources de carbone sont situées au sol et en sous-sol (Janssens et al., 2001), et comprennent des racines et les microorganismes présents dans la rhizosphère et la détritosphère (Ngao et al., 2005; Raich and Schlesinger, 2011; Vincent, 2006) En particulier, l'importance potentielle du flux de carbone dans la rhizosphère par les racines et les mycorhizes a été reconnue pour les écosystèmes forestiers mais mal documentée par des mesures *in situ* (Högberg and Read, 2006). Une répartition précise de ces flux, entre arbre, sol, microorganismes, nécessite une meilleure connaissance du temps de résidence du carbone dans chacun des compartiments de l'écosystème, ainsi qu'une meilleure compréhension de la répartition du carbone entre ces compartiments. L'enjeu de ces travaux était donc d'améliorer notre compréhension de la répartition du carbone dans les écosystèmes forestiers afin d'améliorer l'intégration des processus d'allocation du carbone et de respiration dans les modèles SVAT développés pour les écosystèmes forestiers (Davi et al., 2005; Dufrene et al., 2005; Longdoz et al., 2004; Ogée et al., 2003). Dans ce contexte j'ai choisi de porter un intérêt particulier au suivi de l'évolution saisonnière de la répartition du C assimilé 1.aux différents compartiments de l'arbre (feuilles, tiges, tronc, racines) et du sol (biomasse microbienne, carbone organique); 2.à la respiration du tronc, des racines et du sol; 3.aux composés biochimiques de la feuille, la tige et des racines.

Le marquage par les isotopes du carbone est un bon outil pour étudier l'assimilation du C par les plantes et la saisonnalité des exportations de photo-assimilats dans le système plante-sol. J'ai pu par exemple le montrer précédemment lors de la caractérisation de la répartition du carbone chez les graminées. Cette approche a été largement utilisée dans des conditions contrôlées, sur des plantes herbacées ainsi que sur de très jeunes arbres (moins de 10 ans). Plus récemment, elle a été développée en conditions naturelles pour les arbres plus âgés (15 à 20 ans) (Epron et al., 2012). Cette expérience est l'une des premières menées sur des chênes (*Quercus petraea*) âgés d'une quinzaine d'années. Le marquage, ici au $^{13}\text{CO}_2$, permet d'évaluer la vitesse de répartition du carbone et sa répartition dans les différents compartiments du système arbre-sol, mais également au sein des différentes fractions biochimiques de la matière organique de l'arbre. Afin d'évaluer la variabilité saisonnière, 3 marquages ont été réalisés en mai, juillet et septembre. Les résultats et conclusions présentés dans cette partie sont intégrés au projet ANR Programme Blanc 2008-2010 CATS, Carbon Allocation in Tree and Soil.

I. Devenir des photoassimilats dans le feuillage

Quelques heures seulement après le marquage des parties aériennes, les résultats montrent clairement que le carbone est rapidement exporté des feuilles vers d'autres compartiments. Des études antérieures sur le hêtre, le chêne ou le pin ont mis en évidence des résultats semblables. En effet, la plupart du C récemment assimilé est intégré au pool de C mobile et exporté vers d'autres

compartiments de la plante (Blessing et al., 2015; Desalme et al., 2017; Keel and Schädel, 2010; Warren et al., 2012).

Juste après chaque marquage, l'analyse de l'allocation du carbone aux différentes fractions biochimiques des feuilles (Fig. 13) montre une allocation préférentielle à l'amidon et à la fraction soluble (principalement les sucres solubles, et dans une moindre mesure les acides organiques et les acides aminés). Une plus petite part du carbone assimilé est allouée au reste de la matière organique et à la matière structurale (protéines, lipides, métabolites secondaires, lignine cellulose). L'amidon et la fraction soluble peuvent être considérés comme un pool mobile, alors que les protéines, les lipides, les métabolites secondaires, la lignine, la cellulose constitueraient une fraction avec un turnover plus lent, voire immobilisée, qui resteraient dans le feuillage (Desalme et al. 2017). Ceci est également en accord avec les observations de Blessing et al (2005) et de Keel et Schädel, (2010), qui mettent en évidence une forte allocation des assimilats récents aux sucres solubles et à l'amidon. Dans les 30 jours suivant les marquages de mai et juillet, l'évolution de la répartition du ^{13}C dans les différentes fractions biochimiques des feuilles montre un appauvrissement de la fraction soluble et de l'amidon dû au fort taux d'export de ces composés. En revanche les pools de matière organique et structurale deviennent les fractions biochimiques les plus marquées. Une partie du carbone assimilé lors du marquage a été intégré à ces fractions.

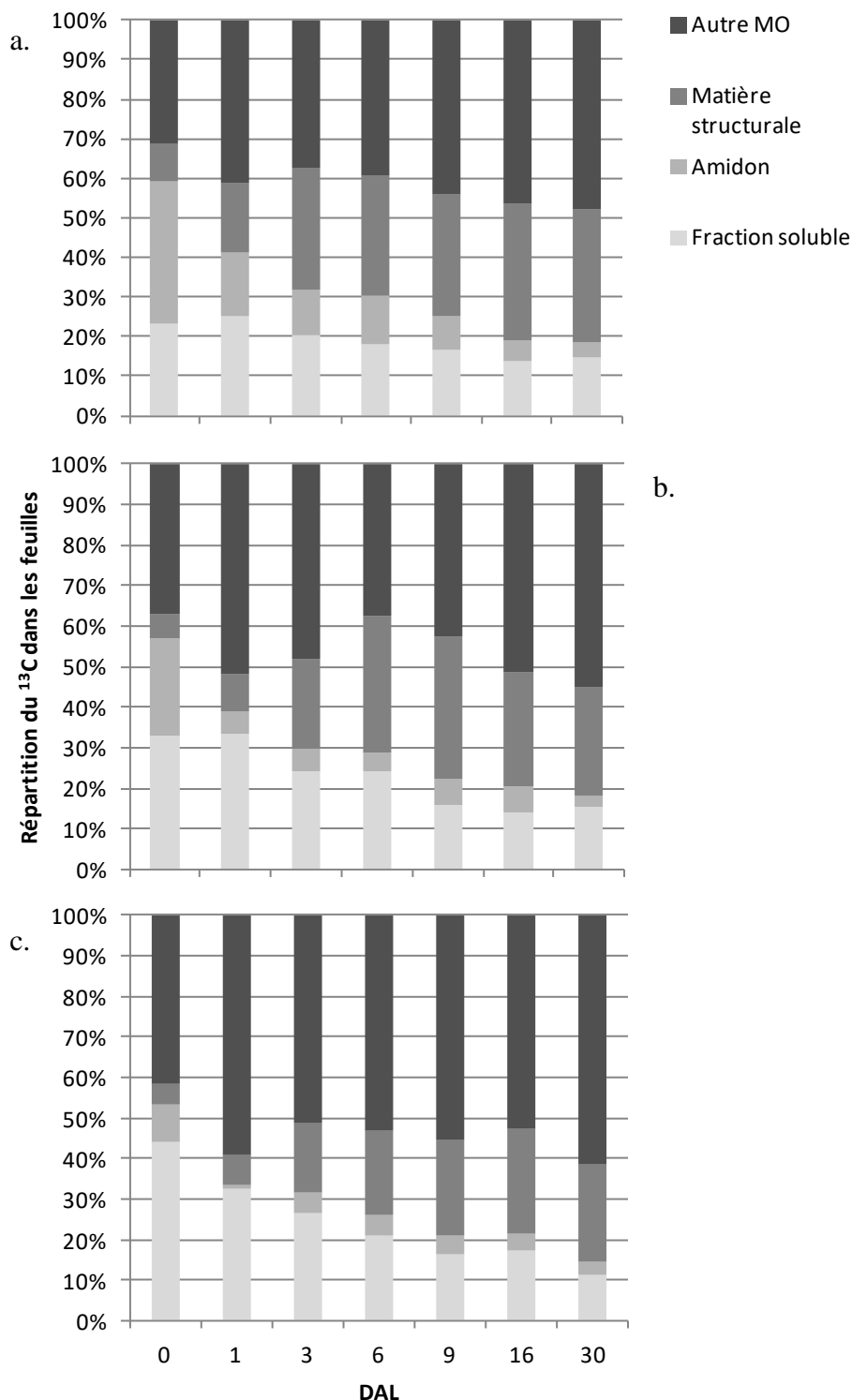


Figure 13 : Répartition du ^{13}C dans les différentes fractions biochimiques de la feuille après le marquage de mai (a.), juillet (b.) et septembre (c.).

Leur faible turnover fait que l'on observe une évolution de la répartition du ^{13}C dans les feuilles en faveur de ce pool biochimique. L'allocation au pool structural est particulièrement marquée en mai, les feuilles étant en pleine construction. Le carbone photosynthétisé est donc en partie alloué à ce pool structural stable sans être remobilisé. Après les marquages des mois de juillet et de septembre, nous avons observé une augmentation moindre du ^{13}C retrouvé dans la matière structurale de la feuille. Cependant, la proportion de ^{13}C retrouvé dans les lipides, les protéines et

les métabolites secondaires augmente dans les jours suivant le marquage. Des stress tels que la sécheresse entraînent généralement une augmentation des concentrations de métabolites secondaires (Gershenzon, 1984; Mattson and Haack, 1987). De plus, le catabolisme des acides gras alimente la synthèse de composés organiques volatils (COV), dont l'acide jasmonique et le méthyl jasmonate, qui assurent une protection contre les dommages cellulaires et tissulaires causés par les espèces réactives de l'oxygène (Holopainen, 2004). Une telle protection est particulièrement importante en cas de stress dû à la sécheresse (Apel and Hirt, 2004; Cruz de Carvalho, 2008). Ainsi, un tel stress pourrait avoir pour effet de stimuler l'attribution de ^{13}C à ces composés biochimiques. L'analyse des données climatiques révèle en effet de faibles précipitations entre juillet et octobre 2009 (cumul de 22 mm de précipitations).

II. Allocation du carbone aux différents compartiments de l'arbre et à la respiration du tronc

Quelle que soit la saison, quelques heures après le marquage, le carbone assimilé est principalement présent dans les feuilles, les branches et les compartiments de l'arbre que nous n'avons pas échantillonné (grosses, branches troncs, grosses racines) (Fig. 14). Ces observations sont en accord avec celle de (Sommer et al., 2016) qui montrent également que juste après marquage, l'allocation relative du C issu du marquage était d'environ 80% dans les feuilles et d'environ 20% dans la tige chez des hêtres et des frênes de 3 à 4 m de haut. Comme nous l'avons démontré plus haut ce carbone foliaire est rapidement exporté vers d'autres compartiments. Un jour après marquage, quelle que soit la saison, nous observons une importante allocation de C récent aux tissus du phloème du tronc. Une petite fraction de ce carbone récent est également retrouvé dans les racines, ce transfert aux racines étant moins rapide en septembre. Cette expérimentation a donc permis de montrer que la vitesse de transfert des photoassimilats vers les racines de l'arbre est relativement rapide : entre 0,36 et 1,02 m.h⁻¹ (Dannoura et al., 2011). De telles vitesses de transport ont également été observées dans d'autres expériences de marquage chez d'autres espèces (Blessing et al., 2015; Epron et al., 2012; Kuptz et al., 2011). En mai et juillet, une part importante des photoassimilats récents est allouée à la respiration du tronc. En effet, tout au long de la saison de croissance, les photoassimilats récents sont souvent considérées comme la source de C la plus importante pour la respiration (Wertin and Teskey, 2008). Un efflux de CO₂ important indique une activité élevée des processus de croissance tels que la croissance en diamètre et la synthèse de la lignine (Kuptz et al., 2011; Stockfors and Linder, 1998), ce qui est totalement cohérent avec la dynamique de croissance de ces chênes. En revanche, en septembre, la proportion de ^{13}C assimilé allouée à la respiration du tronc est particulièrement réduite. Ceci s'explique par l'arrêt de la croissance fin juillet.

May

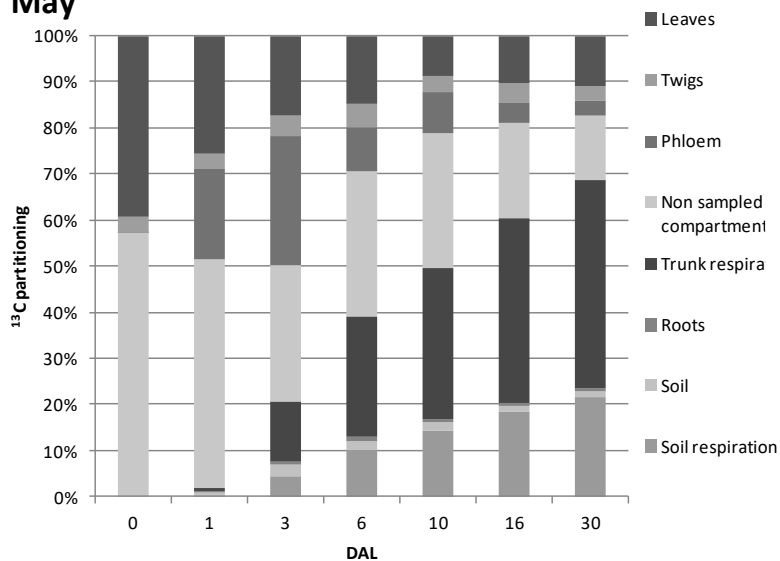
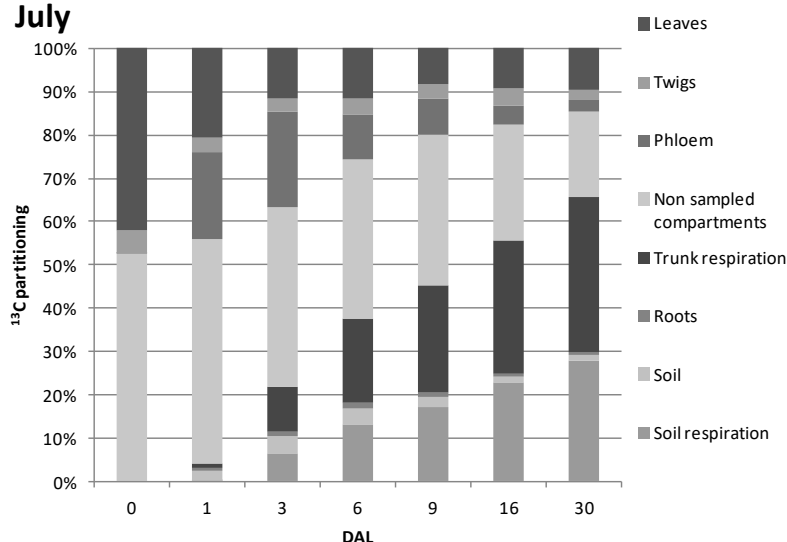
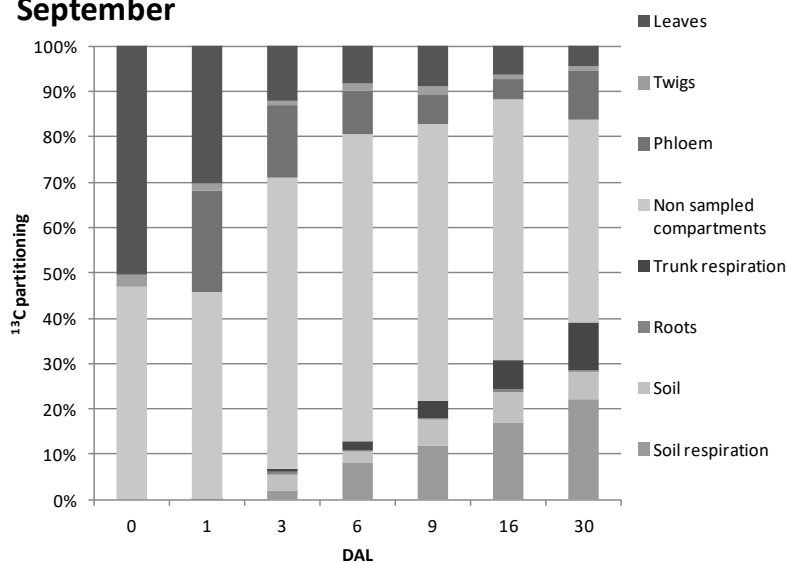


Figure 14 : Répartition du ^{13}C dans les différents compartiments de l'arbre 30 jours après chaque marquage (Mai, Juillet et Septembre).

July



September



Concernant la répartition des photoassimilats récents aux différentes fractions biochimiques des tiges et des racines, à l'inverse des feuilles, un jour après le marquage de mai, le ^{13}C assimilé est retrouvé principalement dans la fraction composée de lipides, de protéines et de métabolites

secondaires, et dans une moindre mesure dans la fraction mobile composé d'amidon et de composés solubles. Par la suite, au cours des 30 jours suivants, la proportion de ^{13}C retrouvée dans ces fractions diminue, du fait de l'exportation, mais aussi de l'allocation de C aux composés structuraux : lignine, cellulose et hémicelluloses. En effet, en cette saison, la croissance est importante et ce puits de C est prédominant. Après le marquage de juillet, la matière structurale des tiges et des racines constitue également un puits de carbone récent dû notamment à la synthèse de nouveaux tissus dans ces compartiments jusqu'à la fin du mois de juillet, fin de la croissance. Cependant, nous avons également observé, particulièrement dans les tiges, une augmentation significative de la proportion de ^{13}C retrouvé dans l'amidon. L'amidon est l'un des principaux composés de stockage du C (Barbaroux et al., 2003; Bazot et al., 2013; Gilson et al., 2013; Hoch et al., 2003). La littérature montre que le remplissage des réserves commence en juin (Barbaroux et al. 2003), de sorte que cette augmentation de l'allocation de ^{13}C à l'amidon correspond à la synthèse des réserves carbonées principalement dans les tiges à cette saison. Les tiges constituent un stock de carbone à courte distance (Bazot et al. 2013). Après le marquage de septembre, pendant les 30 jours suivants, la part de ^{13}C retrouvée dans l'amidon augmente significativement. Comme expliqué précédemment, cette augmentation correspond à la synthèse des réserves carbonées dans les tiges, mais également dans les racines, ces deux compartiments étant connus pour être un lieu de stockage du C (Barbaroux et al. 2003; Bazot et al. 2013). Comme le concluent Blessing et al. (2015) sur le hêtre, nos résultats ont confirmé l'importance des tiges et des racines de chêne en tant que réserves carbonées à long terme.

III. Allocation du carbone au sol

Nos résultats ont révélé un transfert rapide des photoassimilats vers le sol. Ce transfert rapide a déjà été discuté dans des articles précédents (Epron et al. 2011; Högberg et al. 2010). Il est similaire à l'observation récente faite sur des frênes et des hêtres (Sommer et al. 2016). Le transfert de carbone récent vers le sol est ensuite continu, près de 30% des photoassimilats sont transférés au sol en 30 jours (Fig. 14). Cette proportion est légèrement réduite en septembre. Cette saisonnalité de l'allocation de carbone dans le sol a été discutée dans Epron et al. (2011) à partir de ces mêmes données. Nos résultats ont également souligné que l'efflux de CO_2 du sol était un puits de C considérable. En effet, plus de 90% du C récent attribué au compartiment sol est alloué à la respiration du sol. Le carbone récent est libéré dans le sol sous forme de rhizodépôts, formés de composés labiles facilement minéralisables. Le carbone de ces composés est rapidement respiré par le sol du fait de l'activité microbienne (Sommer et al. 2016). En septembre la proportion de C récent immobilisée dans la biomasse microbienne est plus importante qu'aux autres saisons.

3^{eme} PARTIE : Projet

Ce bilan d'une partie de mes travaux de recherches, conduites depuis 2001, montre clairement mon intérêt double pour 1. Le fonctionnement de la plante à l'échelle individuelle, en réponse à différents facteurs biotiques et abiotiques, en intégrant des analyses biochimiques et l'analyse de différents traits fonctionnels ; 2. Le fonctionnement du sol en lien avec le fonctionnement de la plante par le biais des entrées de matières organiques (principalement rhizodépôts). J'ai abordé le point 1 aussi bien dans les écosystèmes prairiaux que dans les écosystèmes forestiers. En revanche, le point 2 a été abordé jusqu'à maintenant principalement en prairie, avec une caractérisation des flux de rhizodéposition. Je me suis également intéressé aux transferts de carbone au sol en forêt dans le cadre du projet d'analyse de l'allocation du carbone dans tout le système arbre-sol et ce dernier point constitue l'objectif central de mon projet pour les années à venir. J'envisage d'améliorer la caractérisation des flux de carbone de l'arbre vers le sol et l'influence de ces flux sur le compartiment microbien en termes de diversité et de fonctions. Cette partie, bien qu'en continuité avec les précédentes, a pour but de présenter mes perspectives de recherches au cours des années à venir. Je commencerai par une mise en contexte permettant clairement d'identifier les points de blocages existant encore aujourd'hui concernant les connaissances sur le système atmosphère-arbre-sol-microorganismes en forêt. Cette partie se terminera par une présentation plus détaillée des différents axes que je développe actuellement et que je développerai à l'avenir. Certains de ces axes sont parties intégrantes de projets acquis et financés en collaboration avec des collègues issus de l'ESE mais également de différents autres laboratoires (IEES Paris, EFNO Irstea, ECODIV Rouen...).

A. Contexte : vers une meilleure connaissance du fonctionnement carboné des sols forestiers

La Conférence de Paris sur le climat (COP21) de 2015 a marqué une étape décisive dans les négociations pour un accord international sur un régime post-2020 des émissions de CO₂. Les mesures d'atténuation et d'adaptation pour lutter contre les changements globaux et pour fournir une ressource soutenue et durable d'énergie sont ainsi une priorité. Les forêts jouent un rôle crucial dans la régulation du climat. Elles absorbent chaque année 9 milliards de tonnes de CO₂ de l'atmosphère, soit près de 20 % des émissions mondiales de gaz à effet de serre. Il devient essentiel de caractériser le rôle et les effets des diverses composantes du cycle du carbone, notamment au niveau du sol des forêts, part non négligeable du stock de carbone : sur les 2000 Mt C stockés dans les forêts métropolitaines françaises, 1140 Mt sont stockés dans le sol [Biomasse : tronc et branches (640 MtC), racines (140 MtC), feuillage (40 MtC) et ligneux bas + végétation non ligneuse + bois mort (40 MtC). Sol : humus (120 MtC dont la litière) et horizons minéraux (1020 MtC entre 0 et 30 cm de profondeur)] (Arrouays et al., 2001; Dupouey et al., 1999). Il est donc capital de mieux connaître les processus relatifs à la formation de ce stock. C'est dans ce contexte que l'initiative 4 pour 1000 a vu le jour et vise à mettre en place des actions concrètes sur le stockage du carbone dans les sols et préconise le type de pratiques pour y parvenir (agro-écologie, agroforesterie, agriculture de conservation, de gestion des paysages...). En parallèle, des modèles basés sur les processus biophysiques sont développés pour expliquer et prédire le bilan de carbone des forêts sous différents scénarios environnementaux. La confrontation des simulations avec les données expérimentales fait apparaître des incohérences dues en particulier à un manque de compréhension de certains processus à différentes échelles spatiales et temporelles, ce qui limite le développement de modèles plus précis. A partir de ce constat, il semble donc essentiel d'améliorer nos connaissances sur les processus qui restent des «boîtes noires» dans les modèles, en particulier ceux agissant à l'interface arbre-sol (Alegria Terrazas et al., 2016), zone d'activité biologique intense. Les deux voies d'entrées de matière organique dans les sols sont les litières, dans la détritosphère et les rhizodépôts dans la rhizosphère. Dans les sols, la rhizosphère et la

détritusphère sont des « hot spots » d'activité microbienne, du fait de la présence de composés organiques labiles issus des racines ou des feuilles. La densité microbienne et l'activité enzymatique sont élevées dans ces zones de sols. De plus, la structure des communautés microbiennes change fortement aussi bien temporellement que spatialement à proximité de ces voies d'entrées (Kandeler et al., 2002; Marschner et al., 2012; Poll et al., 2006).

Les litières aériennes contribueraient en forêts tempérées à environ 20% de la production primaire nette (NPP) (Newman et al., 2006) alors que l'allocation de carbone au compartiment souterrain, via le système racinaire, peut représenter plus de 50% de la production primaire nette (Helmisaari et al., 2002; Keyes and Grier, 1981).

B. Caractérisation du système racinaire forestier et de sa dynamique saisonnière

Les racines fines représenteraient entre 13 et 27% de la production primaire nette annuelle dans les écosystèmes forestiers (Finér et al., 2019; McCormack et al., 2015). Ces racines correspondent à l'un des plus importants apports de matière organique au sol, en particulier dans les forêts boréales (Clemmensen et al., 2013; Lehtonen et al., 2005; Leppälampi-Kujansuu et al., 2014; Ojanen et al., 2014). Malheureusement, la quantité de racines fines et leur durée de vie sont mal connues (Brunner et al., 2013), ce qui entraîne de graves incertitudes dans les modèles de bilan de carbone forestier (McCormack et al., 2014b; Peltoniemi et al., 2006; Smithwick et al., 2014). Ainsi, dans l'objectif de mieux comprendre les entrées de matière organique dans le sol, il est important de quantifier et de connaître le turnover de ces racines fines dans le sol. Cependant, étudier les racines fines est un travail laborieux et peu de données sont disponibles. La biomasse racinaire fine varie selon les peuplements et les essences (Børja et al., 2008; Kalliokoski et al., 2010; Makkonen and Helmisaari, 2001; Vanninen and Mäkelä, 1999), et la biomasse racinaire fine des arbres à feuilles caduques est généralement supérieure à celle des conifères (Finér et al., 2007; Kalliokoski et al., 2010). La biomasse racinaire fine du pin sylvestre et de l'épinette de Norvège, dominantes en région boréale européenne, diminue généralement avec la fertilité croissante du site (Finér and Laine, 1998; Helmisaari et al., 2002; Kalliokoski et al., 2010). Il a été démontré que la biomasse racinaire fine est fortement et positivement corrélée avec les caractéristiques du peuplement, principalement avec la surface terrière du peuplement forestier ((Vanninen and Mäkelä, 1999). Des facteurs tels que la température, les précipitations et la densité, la compaction et l'aération du sol affectent également la croissance et la biomasse des racines fines (Helmisaari et al., 2002; Persson et al., 1995; Puhe, 2003).

Les données de la littérature concernant la dynamique saisonnière du cycle de vie des racines montrent que la phénologie de la croissance racinaire diffère selon les écosystèmes et les espèces (Vogt et al., 1986). Dans les peuplements forestiers tempérés de feuillus, la biomasse racinaire maximale a été identifiée avant la croissance de nouvelles pousses au printemps. Un pic de croissance est également rapporté dans certaines études en juin et en juillet, alors que celle-ci diminue ensuite en août et septembre (Lahti et al., 2005; Montagnoli et al., 2019). Des différences interspécifiques concernant les périodes de croissance racinaires ont également été observées dans le cadre d'une expérience regroupant différentes espèces cultivées dans les mêmes conditions. Les résultats montrent que d'une espèce à l'autre les périodes de fortes croissance racinaire varient jusqu'à 49 jours, indiquant ainsi que la phénologie souterraine repose en partie sur des signaux internes, en plus de la température (McCormack et al., 2014a).

C. Rhizosphère et détritosphère, un seul et même compartiment

Les racines modifient la rhizosphère en absorbant des éléments nutritifs et en libérant diverses substances telles que des sucres, des acides organiques et des acides aminés, composés facilement utilisables par les micro-organismes. Ainsi, par rapport au reste du sol, la rhizosphère est caractérisée par une abondance et une activité élevées des microorganismes (Chen et al., 2002; Foster, 1986; Joner and Jakobsen, 1995; Wang and Yang, 2007), ainsi que par une grande activité des enzymes libérées par les racines et les micro-organismes : c'est l'effet rhizosphère ou « rhizosphère priming effect » (Badalucco et al., 1996; Fontaine et al., 2003; Joner and Jakobsen, 1995; Tarafdar and Jungk, 1987). L'abondance et l'activité des micro-organismes ainsi que l'activité enzymatique diminuent avec l'éloignement de la surface des racines, créant des gradients distincts de l'ordre de quelques millimètres (Kandeler et al., 2002; Tarafdar and Jungk, 1987). Par ailleurs, dans les sols des écosystèmes forestiers, l'effet rhizosphère est également contrôlé par la présence de champignons et notamment du type mycorhizien (mycorhizes arbusculaires AM vs. ectomycorhizes ECM) (Brzostek et al., 2015). Tant dans les forêts tempérées que dans les forêts tropicales, l'effet rhizosphère des ECM est plus fort que celui des AM (Brzostek et al., 2015; Lin et al., 2018), notamment du fait de la sécrétion d'oxydase plus marquée chez les ECM (Meier et al., 2014). Il est d'ailleurs maintenant largement établi que les ECM peuvent être considérées comme un écosystème microbien à part entière et complexe, combinant les ECM, les racines fines des arbres et les bactéries et champignons de la rhizosphère (Uroz et al., 2013). Le concept de rhizosphère dans les écosystèmes forestiers est donc étendu aux champignons mycorhiziens, on parle alors de mycorhizosphère.

Tout comme la rhizosphère (ou la mycorhizosphère), la détritosphère est caractérisée par de fortes concentrations en composés labiles, en particulier aux premiers stades de la décomposition des feuilles, lorsque des composés hydrosolubles sont libérés (Bastian et al., 2009; Poll et al., 2010). Après la minéralisation de ces composés solubles dans l'eau, des composés plus complexes nécessitant des enzymes spécialisées sont décomposés plus lentement (Theuerl and Buscot, 2010). Comme dans la rhizosphère, il existe un gradient de disponibilité en nutriments et d'activité enzymatique (Gaillard et al., 2003), de la densité microbienne et de la composition de la communauté en fonction de la distance à la litière (Bastian et al., 2009; Nicolardot et al., 2007; Poll et al., 2006). De plus, la composition et l'abondance des communautés microbiennes évoluent avec le temps, à mesure que les composés présents dans les litières évoluent ou s'épuisent (Poll et al., 2010).

Ainsi, les propriétés chimiques, physiques et biologiques de la rhizosphère et de la détritosphère ont été étudiées de manière approfondie, mais séparément. Cependant, en forêt, le chevelu racinaire se développe densément dans les horizons de surface, juste sous la couche de litière en décomposition. La rhizosphère et la détritosphère ne forment alors qu'une entité, créant une interface influencée à la fois par les propriétés de la rhizosphère et de la détritosphère. Les conditions dans ce milieu évoluent avec le temps, à mesure que la libération de C par la décomposition des litières et par la rhizodéposition change. Ainsi, la dominance relative des propriétés de la rhizosphère ou de la détritosphère dans cette zone d'interface évolue grandement. Les communautés microbiennes caractéristiques de la rhizosphère et de la détritosphère peuvent entrer en concurrence et créer de nouvelles communautés spécifiques à cette interface. Nous pouvons en conséquent parler de rhizo-détritosphère, voir de myco-rhizo-détritosphère dans les écosystèmes forestiers.

D. Allocation du carbone à la rhizo-détritusphère et dynamique saisonnière chez les arbres

La littérature actuelle met clairement en évidence le manque de données concernant la caractérisation des transferts de carbone au sol notamment via la rhizodéposition au sein des écosystèmes forestiers (Abramoff and Finzi, 2016). En effet, l'allocation de carbone au sol via la rhizodéposition, constitue, avec la litière, la principale voie par laquelle le C atmosphérique est intégré à la matière organique du sol (An et al., 2017; Pausch and Kuzyakov, 2018).

La décomposition des litières a été largement étudiée depuis de très nombreuses années ((Krishna et al., 2017)). Le taux de décomposition varie d'une espèce à l'autre, d'un écosystème à l'autre (Prescott, 2010). La décomposition de la litière renvoie le carbone à l'atmosphère (CO₂, CH₄) par le biais de la respiration hétérotrophique des organismes du sol, principalement des microorganismes (Krishna and Mohan, 2017). Les facteurs climatiques, telles que la température, les précipitations et les variations saisonnières, la disponibilité en éléments minéraux, peuvent influencer la présence et l'activité des organismes décomposeurs présents dans le sol (microorganismes, micro, macrofaune...)(Aerts, 1997). Le processus de décomposition de la litière est également associé à la qualité de la litière (Hattenschwiler et al., 2008; Henneron et al., 2017) et à la quantité de décomposeurs présents dans le sol (Ayres et al., 2009; Veen et al., 2015). Plusieurs études sur la décomposition de la litière ont également mis en évidence que la décomposition se produit plus rapidement lorsque la litière est placée sous l'espèce dont elle provient, que sous une autre espèce (HFA, Home-Field-Advantage, (Ayres et al., 2009; Gholz et al., 2000). En dépit de son rôle essentiel dans la décomposition de la matière organique (Krishna et al., 2017), la biodiversité du sol reste aujourd'hui mal comprise, à l'exception des vers de terre, des termites et des fourmis (Jones et al., 1994) .

Les racines convertissent une partie du carbone alloué au sol en CO₂ via la respiration d'entretien, mais produisent également de nouvelles racines et stockent des glucides pour une utilisation ultérieure. Par le renouvellement, la rhizodéposition et l'allocation aux champignons mycorhiziens, les tissus racinaires affectent l'activité et la diversité microbienne ainsi que le contenu et la composition des réservoirs de C organique du sol (Finzi et al., 2015). En tant que tels, les composants carbonés alloués au sol, la croissance des racines, la respiration et la rhizodéposition sont importants pour les cycles biogéochimiques dans les écosystèmes forestiers. À ce jour, peu d'études ont mesuré les variations saisonnières de l'allocation totale de C au sol via les racines de même que ses différentes composantes. Cela rend donc difficile la compréhension de la répartition du flux de C entre croissance racinaire, respiration, allocation mycorhizienne et rhizodéposition (Drake et al., 2011). Les données de la littérature indiquent malgré tout des variations notables dans les dynamiques saisonnières de croissance racinaire en relation avec les flux de respiration et de rhizodéposition. Par exemple, Cardon et al. (2002), chez des chênes d'Amérique (*Quercus rubra*) cultivés en pot, montrent une forte variabilité des flux de respiration du sol avec de nombreux pics. Ces pics suggèrent une croissance racinaire et/ ou une rhizodéposition couplées à une activité microbienne variables dans le temps chez ces chênes. Néanmoins, il est important de noter que ces pics de respiration alternent avec des pics de croissance des parties aériennes. Ainsi une désynchronisation existerait entre allocation du carbone aux parties aériennes et aux parties souterraines de l'arbre (Cardon et al., 2002). Cette asynchronicité est également observée sur d'autres espèces, même si les arbres à feuilles caduques ont une phénologie plus synchrone que les arbres à feuilles persistantes (Abramoff and Finzi, 2016; Steinaker and Wilson, 2008).

Le carbone alloué au compartiment souterrain est en partie perdu par la plante, soit via la respiration racinaire, soit via la rhizodéposition. Ces composées carbonés et azotés labiles rhizodéposés servent de substrats aux communautés microbiennes (Hirsch et al., 2013) et

constituent une part importante du cycle rapide du carbone. Cette rhizodéposition stimule la biomasse microbienne et les activités enzymatiques extracellulaires, augmentant ainsi le taux de décomposition de la matière organique du sol (Kuzyakov 2010, Phillips et al. 2011, Finzi et al. 2015). Une étude récente a montré une augmentation de la rhizodéposition visualisée par une stimulation de la biomasse bactérienne spécifique de la rhizosphère et de la mycorrhizosphère en été chez le chêne sessile (*Quercus petraea*) (López-Mondéjar et al., 2015). D'autres études ont montré, en forêt tempérée, une stimulation de la densité des bactéries dans la rhizosphère au printemps quand l'activité photosynthétique des arbres est élevée et que la quantité de carbone augmente dans la rhizosphère (Esperschütz et al., 2009) (Collignon et al., 2011). Il existe néanmoins peu de données concernant la quantité et la qualité des rhizodépôts métabolisés par les microorganismes (Phillips et al. 2008, Pritchard et al. 2008 ; (Abramoff and Finzi, 2016)) ; la majorité des données disponibles ont été obtenues sur des jeunes arbres, voir des plantules cultivés en hydroponie (Prescott and Grayston, 2013a), excepté l'étude de (Shi et al., 2012) qui a cherché à caractériser les exsudats racinaires *in situ* chez *Pinus radiata*.

E. Rôles des microorganismes dans la décomposition des matières organiques

De nombreuses études ont démontré que les champignons jouent un rôle important dans le processus de dégradation de la litière en raison de leur capacité à sécréter des enzymes aptes à catalyser la dégradation des macromolécules complexes telles que la cellulose, l'hémicellulose et la lignine (Aneja et al., 2006; Bani et al., 2018; Kuramae et al., 2013; Purahong et al., 2014; Purahong et al., 2016; Talbot et al., 2008). De même, des travaux sur la décomposition de litière de chêne montrent que la perte de masse est associée à des changements dans la communauté fongique au cours du processus de décomposition (Voříšková and Baldrian, 2013). La diversité fongique est la plus faible au début du processus de dégradation, atteint un maximum après 4 à 8 mois et se stabilise aux stades de décomposition ultérieurs (Voříšková and Baldrian, 2013). Cependant, les facteurs précis à l'origine de cette succession ne sont pas entièrement compris.

Le rôle des bactéries dans la dégradation de la matière organique issue de la litière est toujours en discussion. Bien que certains auteurs considèrent que les bactéries facilitent la dégradation par les champignons en leur fournissant des électrons ou des micronutriments essentiels (Frey-Klett et al., 2011), d'autres auteurs considèrent que les bactéries colonisent simplement l'interface sol-litière où elles bénéficient de substances facilement disponibles formées lors de la dégradation de macromolécules complexes par des exoenzymes fongiques (Boer et al., 2005; Romani and Puccetti, 2006). Certaines études récentes utilisant des méthodes moléculaires ont suggéré la présence de diverses bactéries et de différents champignons interagissant lors de la décomposition de la litière (Purahong et al., 2015; Urbanová et al., 2015). Cependant, très peu d'étude sont disponibles sur ces interactions. Les données issues des travaux cités précédemment concernent les communautés microbiennes impliquées dans la décomposition de la litière, en revanche en forêt peu de données sont disponibles concernant la dégradation des rhizodépôts. La littérature disponible sur d'autres écosystèmes / d'autres plantes montre clairement une forte abondance des bactéries au détriment des champignons dans la rhizosphère, à l'inverse de ce qui est observé dans la détritosphère (Subba Rao, 1999). On peut donc s'interroger, dans un milieu défini comme étant à l'interface de la rhizosphère et de la détritosphère, comment l'équilibre bactéries-champignons va évoluer. Par ailleurs, la forte abondance de biomasse fongique dans les sols forestiers a de multiples conséquences sur les bactéries. Des niches spécifiques colonisées par des champignons mycorrhiziens (la mycorrhizosphère) et des tapis mycéliens du sol (Lladó et al., 2017; Walker et al., 2013) sont créés avec un apport spécifique de nutriments (Bonito et al., 2014). Le fonctionnement des mycorhizes est, dans ces zones, modulé par les bactéries auxiliaires des mycorhizes (MHB) (Izumi et al., 2006). L'étude de la diversité fonctionnelle et structurale des

communautés microbiennes présentes dans la myco-rhizo-détritosphère est donc complexe du fait de ces nombreuses interactions mais cette vision globale constitue un des challenges concernant la caractérisation du fonctionnement des sols forestiers et des communautés microbiennes impliquées dans ce fonctionnement.

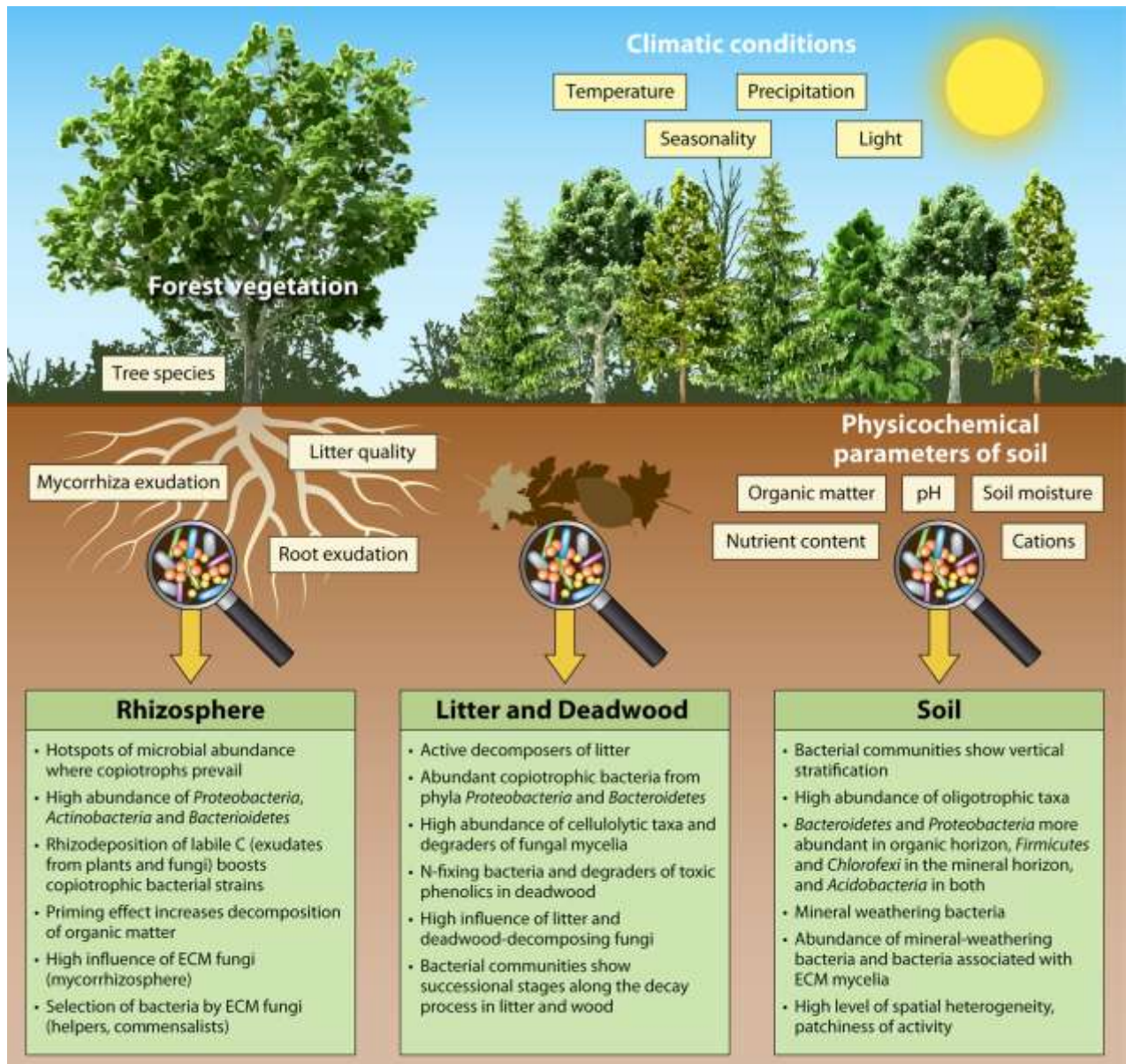


Figure 15 : Facteurs influençant la composition des communautés microbiennes dans les sols forestiers et caractéristiques de l'écologie microbienne dans la (myco)rhizosphère, la détritosphère, et plus globalement le sol forestier (d'après (Lladó et al., 2017)).

F. Projet de recherche

L'objectif général du projet proposé est le développement de connaissances des processus biotiques et abiotiques déterminant la dynamique du carbone et/ou de l'azote dans les sols forestiers tempérés. Le bilan des connaissances actuelles sur le fonctionnement des sols établi ci-dessus montre l'importance de la compréhension des processus liés à la décomposition des matières organiques et aux communautés des micro-organismes du sol. De là, j'ai identifié 5 axes.

Chacun d'entre eux repose sur les liens entre la biodiversité présente dans les sols et une composante fonctionnelle majeure du sol (décomposition de la MO, dégagement des flux de gaz à effet de serre, interaction avec la plante).

Le projet de recherche ci-dessous reposera principalement sur la plateforme expérimentale de la forêt de Barbeau, située au sud-est de Paris, et gérée par l'équipe EV de l'ESE. La forêt de Barbeau est une forêt de chênes sessiles (*Quercus petraea*), dominants, avec un sous étage de charmes (*Carpinus betulus*). Sur ce site, les activités sont centrées sur la compréhension des processus qui gouvernent le fonctionnement de l'arbre et de l'écosystème forestier dans son ensemble. Ce site est équipé d'une tour à flux dont l'objectif est d'établir un bilan précis des flux de matière et d'énergie entre le sol et l'atmosphère. Il s'agit en particulier de mesurer les échanges de dioxyde de carbone (CO₂) et de vapeur d'eau entre la forêt et l'atmosphère. Cette plateforme expérimentale est intégrée au réseau ICOS (Integrated Carbon Observation System). ICOS est une infrastructure de recherche européenne dédiée à l'observation et au suivi précis, sur le long terme (plus de 20 ans), des flux de gaz à effet de serre. Le site forestier de Barbeau est l'un des 15 sites français impliqués dans le réseau ICOS Ecosystèmes. Bien évidemment, les questions posées dans le projet ci-dessous pourront être étendues à d'autres écosystèmes forestiers. Je planifie notamment, dans le cadre d'une collaboration avec l'IRSTEA de Nogent sur Vernisson, de m'intéresser à l'impact de la gestion forestière sur le fonctionnement carboné et azoté du sol. Ces expérimentations seront menées grâce au dispositif expérimental OPTIMix, situé en forêt d'Orléans.

1. Dynamique saisonnière de croissance du système racinaire des arbres

Comme nous l'avons montré précédemment, les racines sont une des deux voies d'entrée de matière organique dans les sols. Les connaissances actuelles concernant la biomasse et la dynamique saisonnière de croissance des racines en forêts tempérées sont controversées et limitées. Ainsi la première partie de mon projet de recherche s'intéressera à une meilleure caractérisation du compartiment racinaire en forêt tempérée. Il s'agira, grâce à des systèmes de carottes de recolonisation mises en place dans les 60 premiers cm de sol, de suivre l'évolution saisonnière de la biomasse de racines fines dans ces carottes. Au préalable, le sol de ces carottes aura été tamisé et les racines présentes identifiées à l'œil, récoltées et pesées. Cette opération sera répétée à plusieurs dates dans l'année correspondant à des périodes clés de la phénologie de l'arbre (débourrement, surface et masse foliaires maximales, jaunissement et dormance hivernale). Les carottes de recolonisation seront récoltées à intervalles de temps réguliers : 3 et 6 mois après leur mise en place. Ainsi il sera possible de quantifier la biomasse racinaire et de suivre les périodes de croissance de cette biomasse.

2. Variation temporelle de la qualité et de la quantité de matière organique entrant au sol

Cette partie propose donc d'analyser quantitativement et qualitativement la matière organique entrant dans la rhizodétritosphère tout au long de l'année : litière et rhizodépôts.

Au sein de la MO, on distingue la biomasse vivante du sol et la MO dite « non-vivante ». Parmi cette MO non vivante, on distingue généralement plusieurs catégories de composés : les MO dissoutes (MO labile, soluble dans l'eau), les « substances non-humiques », les « substances humiques ». Le temps de résidence de ces différentes catégories de MO est inférieur à un an. Enfin il existe les MO réfractaires dont le temps de résidence est inférieur à 20 ans. Les MO dissoutes (MO extractibles à l'eau) regroupent, par définition, l'ensemble des molécules à structure carbonée contenues dans l'eau du sol. Ce pool de C labile peut constituer un substrat

important pour l'activité microbienne. Les «substances non-humiques» sont des composés aux structures chimiques identifiables provenant de résidus organiques végétaux ou animaux récemment apportés au sol ou partiellement décomposés (e.g. cellulose, hémicelluloses et lignines, les constituants les plus abondants des plantes, mais aussi lipides, composés azotés, tannins) (Gobat et al., 2010). Ces substances non-humiques regroupent également des molécules synthétisées par les organismes du sol, tels que les polysaccharides microbiens ou les exsudats racinaires. Les « substances humiques » sont une série de composés aux structures hétérogènes, de couleur jaune à noire, de masse moléculaire élevée, formées d'un réseau de noyaux aromatiques reliés par des chaînes aliphatiques et des groupements acides et alcools, résistants à la dégradation et hautement réactifs du fait de leurs nombreuses fonctions hydrophiles et hydrophobes (Aiken, 1985; Stevenson, 1994). L'« humification » est le processus de néosynthèse de ces macromolécules complexes aromatiques par polycondensation ou transformation de fragments de la MO originelle, de manière plus ou moins aléatoire (MacCarthy, 2001; Calvet, 2000).

Ainsi, dans l'objectif de caractériser ces différentes entrées de matière organique, une collecte régulière dans des bacs disposés sous le couvert permettra de quantifier les chutes de litière issues des différentes strates de la végétation. Des bacs seront disposés sous le couvert. Ils permettent de récupérer la MO issue des différentes strates de végétation. La litière sera récoltée, triée en fonction des espèces (arborées, arbustives), séchée et pesée à pas de temps régulier tout au long de l'automne. L'estimation de la variation saisonnière de la quantité de MO libérée par les racines sera effectuée de manière indirecte en s'intéressant à différents proxys corrélés à la rhizodéposition (Bazot et al., 2005) comme le C et l'N de la biomasse microbienne ou le C et N solubles du sol.

La qualité de la litière issue des bacs de récoltes sera estimée en termes de C, N, P, hémicelluloses, cellulose, lignine, sucres solubles, amidon. Sur la base des carottes de sol prélevées pour étudier la dynamique de croissance des racines (*cf.* ci-dessus), la composition chimique du sol rhizosphérique et du sol non rhizosphérique sera analysée. Je chercherai, d'un point de vue qualitatif, à analyser les composés chimiques des différentes fractions de MO, à l'exception des MO réfractaires. Les horizons organiques et organo-minéral seront séparés. Après tri des racines, le carbone organique total de ces sols ainsi que le carbone de la biomasse microbienne seront extraits suivant la technique d'extraction fumigation (Vance et al., 1987). Les acides organiques et les sucres seront extraits selon les techniques de (Puglisi et al., 2013) : extraction des acides organiques sur une résine échangeuse d'ions (1-X8 anion exchange resin, Biorad), hydrolyse des sucres grâce à une solution d'acide trifluoroacétique (Rumpel and Dignac, 2006). Les dosages sont ensuite réalisés sur les extraits par GC-MS. Une caractérisation par les méthodes de spectroscopie infrarouge (NIRS) est également envisagée au travers d'une collaboration avec Lauric Cécillon (IRSTEA). Cette technique permet des prédictions quantitatives de teneurs en composés de l'échantillon (ex. C ou N) et/ou une analyse qualitative de l'échantillon via l'identification de fonctions chimiques spécifiques. La structure chimique et la stabilité de la MO pourront être analysées par pyrolyse Rock-Eval (Collaboration Pierre Barré, Laboratoire de Géologie ENS, Paris). Cette technique classiquement utilisée pour l'analyse géochimique des roches sédimentaires est aujourd'hui reconnue comme un outil prometteur pour la caractérisation de la MO des sols (Soucémariadin et al., 2018). La méthode consiste à faire subir à la MO deux montées en température successives, une en pyrolyse et l'autre en présence d'oxygène, et de suivre les dégagements de CO₂, de CO et d'effluents de pyrolyse (lors de la phase de pyrolyse) en fonction de la température de chauffe.

3. Evolution saisonnière de la décomposition de la matière organique du sol dans la rhizodétritosphère et « priming effect »

L'activité microbienne est le principal agent de contrôle de la décomposition avec plus de 80% de l'énergie carbonée du sol utilisée par les microorganismes, contre seulement 10 à 15% utilisés par la faune du sol (Wolters, 2000). Les processus abiotiques d'oxydation chimique de la MOS, quant à eux, interviendraient à hauteur de quelques pourcents seulement (Lavelle et al., 1993). L'activité de minéralisation de la MO du sol par le compartiment microbien pourra être suivie grâce à des tests de type MicroResp™. Ces tests consistent à mesurer l'activité de minéralisation (= production de CO₂) des microorganismes directement présents dans un échantillon de sol avec différents substrats organiques en microplaques (Lerch et al., 2013). Cette technique permet de mettre en évidence le profil d'activité catabolique des microorganismes du sol. Ainsi nous caractériserons le profil fonctionnel des communautés microbiennes, par rapport à l'utilisation préférentielle de certains substrats organiques.

Le phénomène appelé « priming effect » consiste en une minéralisation accrue de carbone déjà stabilisé suite à l'apport de carbone organique frais dans le sol. Le « priming effect », déjà mis en évidence en conditions contrôlées (Fontaine et al., 2003), n'a été que très peu étudié dans les sols forestiers (Prévost-Bouré et al., 2010). Il semblerait qu'il soit particulièrement marqué chez les espèces ligneuses comparativement aux plantes prairiales, avec une forte dépendance de la texture du sol (Huo et al., 2017). L'hypothèse avancée semble indiquer que le niveau de mycorhization (ectomycorhize) élevé des arbres pourrait justifier cet effet rhizosphère accru (Phillips and Fahey, 2006; Yin et al., 2018). Néanmoins les données disponibles ne sont pas suffisantes pour pouvoir valider ce point. Quelle est son ampleur en forêt tempérée ? Est-ce qu'il dépend de la nature de l'apport organique, de la physico-chimie des sols, de la composition fonctionnelle des communautés microbiennes ? On peut également s'interroger quant au rôle des rhizodépôts sur ce « priming effect ». Des études à la fois empiriques (Drake et al., 2011; Kuzyakov, 2010; Yin et al., 2018) et théoriques (Cheng et al., 2014; Wutzler and Reichstein, 2013) ont indiqué que des taux d'exsudation élevés pouvaient favoriser la libération d'éléments nutritifs en accélérant la décomposition de la MOS via le « rhizosphere priming effect ». Quel est l'importance de l'effet rhizosphère dans la stimulation de la décomposition de la matière organique ? Une étude conduite sur des conifères matures semble montrer que la stimulation de la minéralisation du carbone par la rhizodéposition serait due à une augmentation de la taille de la biomasse microbienne et à une augmentation de la décomposition des composés riches en azote (protéines), mais pas à une augmentation de la dégradation de la cellulose ou de la lignine, principaux constituants des litières (Weintraub et al., 2007).

Un autre objectif important de ce projet en est la caractérisation *in situ*, en sols forestiers. Une approche méthodologique possible est l'apport au sol de MO marquée (molécules biochimiques précises ou litière totale). L'outil « isotopes stables » pourra être de grande utilité pour préciser les pools et circuits du C dans les sols (Pausch and Kuzyakov, 2018).

4. Contrôle microbien de la décomposition de la matière organique dans les sols forestiers

Les variations quantitatives et qualitatives de la MO issues de la litière et de la rhizodéposition influencent inévitablement les communautés microbiennes impliquées dans l'immobilisation et la transformation de cette MO (Sauvadet et al., 2016). De même, la décomposition de la MO conditionne la disponibilité minérale et la séquestration du carbone dans le sol, ce qui constitue un service écosystémique majeur. Cette décomposition est assurée par les communautés vivantes dont les microorganismes qui regroupent majoritairement des bactéries, des archées et des champignons. Le nombre d'espèces et leur abondance varient en fonction des caractéristiques du

sol, de son usage, des perturbations (Bressan et al., 2008). L'évolution des communautés microbiennes dans le processus de décomposition de la litière est plutôt bien connu (Bani et al., 2018). Dans un milieu à l'interface entre la rhizosphère et la détritusphère, comment évolue l'équilibre bactéries champignons ?

Malgré l'acceptation généralisée des relations entre le fonctionnement des arbres et la structure des communautés microbiennes (Aponte et al., 2013; Grayston et al., 1997; Hackl et al., 2004; Hobbie, 2006), peu de connaissances concernent l'influence du fonctionnement saisonnier des arbres sur la diversité structurale et fonctionnelle des bactéries, des archées et des champignons (Urbanová et al., 2015). Ceci est principalement dû au fait que la plupart des résultats précédents ont été obtenus à l'aide de méthodes à faible résolution. Il s'agit par exemple de la comparaison de profils PLFA (Koranda et al., 2011), considérant uniquement des groupes généralistes composant la communauté microbienne (comme les bactéries ou les champignons ectomycorhiziens) Par ailleurs, la conception expérimentale a pu limiter leur interprétation du fait d'un petit nombre de répétitions ou de l'impossibilité d'exclure des facteurs externes indépendants de l'arbre (Prescott and Grayston, 2013b).

L'étape à développer maintenant, dans un cadre de compréhension du fonctionnement du sol, est de déterminer les rôles de ces microorganismes. Ces études sont encore rares. La modification des déterminants abiotiques (température, eau du sol, biophysique locale) et la dynamique des entrées de matières organiques depuis la plante, entraînent-elles des modifications des communautés microbiennes du sol en même temps que des modifications de minéralisation du C organique du sol ? Qu'en est-il des différentes étapes de la dynamique de l'azote (ammonification, nitrification et dénitrification) ? Les techniques moléculaires récentes (notamment en métagénomique et métabolomique) offrent l'opportunité de développer ces études par la connaissance des populations et leur activité métabolique. Une première approche consistera à quantifier les abondances des 3 groupes microbiens (Bactéries, Archées et Fungi) par PCR quantitative à l'aide des amorces universelles des ARNr 16S et 18S respectivement (qPCR). Un focus pourra également être fait vers les communautés de microorganismes spécifiquement impliqués dans le cycle de l'azote. Dans un second temps, la diversité des communautés microbiennes au printemps, en été et en automne sera déterminée par séquençage haut débit (HTS) de type Illumina MiSeq (2 × 300 pb) des gènes codant les ARNr16S et 18S décrits précédemment ou potentiellement par séquençage de 3^{ème} génération, type technologie MinION™ (Oxford Nanopore Technologies).

5. Déterminisme des flux de gaz à effet de serre du sol

Ce thème porte sur la fonction « source de carbone » des écosystèmes. Certains facteurs favorisant les entrées de carbone dans les écosystèmes (comme l'addition d'azote), peuvent aussi favoriser par ailleurs les émissions de GES (Liu et al., 2009). Les sols européens sont des puits nets de carbone (114 TgC an⁻¹) mais lorsque l'on considère les émissions de GES (NO, N₂O, NO₂, CH₄), les sols semblent constituer une source nette (26 TgC équivalent CO₂ an⁻¹) (Schulze et al., 2010). Ces estimations restent incertaines et il est important de compléter les informations dont nous disposons sur les émissions des GES des sols forestiers et de caractériser leurs déterminants. Les flux de CO₂ ont été particulièrement bien décrits et quantifiés ces dernières années. Une forte variabilité spatiale et temporelle (interannuelle et intra annuelle (Epron et al., 2004a; Epron et al., 2004b; Vincent, 2006)) a été mise en évidence. Les connaissances sur les autres flux, notamment N₂O et CH₄, sont beaucoup plus limitées car ces gaz ont été mesurés principalement dans d'autres écosystèmes (prairies, tourbières, agroécosystèmes). Une quantification et caractérisation de leurs variations spatio-temporelles est la première étape. Il serait intéressant de développer des techniques de mesure concomitantes de l'ensemble de ces flux et ce, en continu et à des pas de temps courts. L'enjeu suivant sera de comprendre les processus à l'origine de ces flux et leurs

déterminants. Le climat (effet sécheresse), les propriétés physicochimiques des sols, la nature et la localisation des intrants (litières, rhizodéposition) sont à examiner. De plus, les déterminants de ces flux, en termes de composition, de quantité et d'activité des communautés microbiennes peuvent être étudiés en relation avec l'axe précédent.

Il est évident que les différents axes du projet présentés ci-dessus ne sont pas indépendants. Par exemple, les communautés microbiennes ont un rôle à la fois dans la décomposition et séquestration de la MO et dans les flux de GES. Il s'agit au total d'un programme ambitieux qui ne pourra être mené qu'étape par étape. Il permettra d'appuyer les recherches fonctionnelles à l'échelle du sol en ouvrant et développant une nouvelle thématique dans l'équipe autour de la caractérisation de la biodiversité microbienne et du fonctionnement du sol, complémentaire à celles existantes.

A plus long terme, ce projet devrait déboucher sur :

-une perspective écosystémique

Les processus étudiés devront permettre de développer une vision intégrative du cycle du carbone et/ou de l'azote à l'échelle de l'écosystème forestier. Le projet aboutira à une compréhension mécaniste de caractéristiques clés à l'échelle de l'écosystème forestier concernant notamment : 1) les flux de CO₂ et autres gaz à effet de serre (rôle notamment des communautés de micro-organismes), 2) les potentialités de séquestration du carbone dans les sols, 3) les interactions entre les deux composantes principales de la forêt : l'arbre et le sol (dynamique et interdépendance entre intrants de matière organique et biodisponibilité des minéraux). Le projet permettra d'établir les rôles fonctionnels de la biodiversité des sols forestiers et de faire le lien entre recyclage de la matière organique et productivité forestière.

-une perspective de modélisation

Les connaissances des processus, issues de l'expérimentation, permettront également d'améliorer la formalisation du cycle du carbone et/ou de l'azote du sol dans les modèles. Cette étape se fera avec les modélisateurs de l'équipe Ecophysiologie végétale à partir du modèle CASTANEA (Dufrêne *et al.* 2005). Elle améliorera la valeur prédictive du modèle sur la croissance et la séquestration du carbone dans les forêts. On peut ainsi également espérer obtenir plus de repères sur les réajustements nécessaires des pratiques de gestion sylvicole (relation essence utilisée / type de sol, durée de la révolution forestière, apports d'amendements ou fertilisation).

Conclusion

Au-delà du développement de projets de recherche autour des relations arbres-sol, j'ai pour volonté d'élargir mes collaborations avec des collègues spécialistes d'autres domaines de l'écologie notamment de l'écologie évolutive et de la dynamique des populations. J'initie en effet actuellement des recherches couplant à la fois des approches d'écologie fonctionnelle / d'écophysiologie, et d'écologie évolutive (collaboration Amandine Cornille, CR CNRS, Laboratoire Génétique quantitative et Evolution). L'écologie fonctionnelle s'intéresse aux processus écologiques et biophysiques ; elle cherche à comprendre la façon dont les contraintes environnementales influencent le fonctionnement et la dynamique des individus ou des écosystèmes. L'écologie évolutive s'intéresse à la compréhension de traits particuliers de comportement, d'histoire de vie et de démographie, ceci en considérant les mécanismes d'évolution et d'adaptation du fait de la sélection naturelle à une échelle fine. Ainsi le projet en cours de développement vise à évaluer la réponse des pommiers sauvages au climat et au puceron cendré, et de comprendre les bases génomiques sous-jacentes. Des expériences de simulations de climats à l'ECOTRON (Foljuif) et d'infestations croisées combineront à la fois des données phénotypiques (mesures écophysiologiques sur des pépins mis à germer et de la valeur adaptative des pucerons) et génomiques (RNAseq et génomes complets). Le succès de ce projet repose sur l'intégration de différents champs disciplinaires - la génomique des populations, la génomique fonctionnelle, et l'écophysiologie végétale (le pommier domestique n'est pas une espèce forestière) - qui permettront de comprendre l'impact du climat et des ravageurs à différentes échelles de temps - à long terme (écologie évolutive, génomique) et à court terme (écophysiologie) - sur des arbres fruitiers subissant des forçages anthropiques récents.

Pour conclure, la rédaction de ce mémoire d'HDR a pour moi été l'occasion d'une réflexion tout à fait constructive sur la cohérence de mon parcours de chercheur et d'enseignant-chercheur. Cela m'a permis de me rendre compte que je portais au sein de l'équipe écophysiologie végétale une thématique à part entière, qui n'existait pas avant mon arrivée. Cette prise de conscience d'une certaine légitimité dans notre équipe de recherche est par conséquent très stimulante. Elle est ainsi initiatrice d'une dynamique de recherche cohérente. Dans les mois qui arrivent, la thèse d'Aminu Fanda va continuer à prendre forme, et grâce à l'obtention d'un financement DEB Irstea (Direction de l'Eau et de la Biodiversité du Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire), j'accueillerai au printemps prochain un post-doctorant pour travailler sur mes thématiques.

Enfin, même si ce document s'intitule « Habilitation à Diriger des Recherches », je ne conçois pas mon métier de chercheur sans mon métier d'enseignant. La transmission de savoir, le contact avec les étudiants, la coordination, l'organisation, l'évolution, la création de formations, comme le master Biodiversité Ecologie Evolution, dont je suis responsable, sont parts intégrantes de ma carrière. Je continuerai à contribuer à la dynamique de ces formations, à leurs adaptations aux connaissances et à l'enseignement d'aujourd'hui. Mon objectif restera toujours de former des écologues scientifiques citoyens capables d'apporter leurs compétences, de défendre leurs convictions dans leurs carrières professionnelles et dans notre société, et ce, grâce à une formation adaptée à leurs attentes et à leurs besoins mais aussi aux besoins de la société.

Je terminerai par un retour à mon envie d'adolescent de devenir architecte paysagiste. L'architecte paysagiste réalise une analyse paysagère du site d'intérêt afin d'élaborer un diagnostic et de dégager les solutions techniques les plus adaptées aux problèmes et contraintes posés par l'environnement. A cette définition manque à mon sens la prise en compte de l'environnement naturel, de sa dynamique, de son fonctionnement. L'environnement n'est vu qu'au travers de contraintes alors qu'il présente naturellement un équilibre pouvant être vu comme un ensemble de solutions techniques exploitables. Il devient crucial de former des écologues-paysagistes alliant de solides compétences en écologie avec la maîtrise du projet de paysage, capables de concevoir et de

gérer les espaces verts fonctionnant comme des écosystèmes autonomes. Ainsi avec mon regard d'écologue fonctionnel d'aujourd'hui, j'ai la conviction que cet aspect du métier d'architecte paysagiste, tel qu'il est aujourd'hui, et que je convoitais étant lycéen, ne m'aurait pas convenu. J'aurais très probablement cherché à compléter ma formation par de l'écologie en tentant d'acquérir une double compétence en écologie et en paysage, me permettant d'être capable de concevoir et gérer des projets de paysages urbains avec la maîtrise des outils de l'ingénierie écologique et de l'ingénierie urbaine. Aujourd'hui, je suis grandement satisfait de pouvoir apporter mes compétences de chercheur aux étudiants actuels notamment dans des formations telle que la Licence Ecopaysage Végétal Urbain ou le M2 Approche Ecologique du Paysage, afin qu'ils deviennent demain des architectes paysagers accomplis, c'est-à-dire un peu écologues !

Remerciements

Bien évidemment une multitude de personnes, famille, amis, collègues, stagiaires etc... ont contribué à faire du travail décrit dans ce mémoire une réalité. Il m'est donc impossible de tous les citer.

Cependant, quelques personnes clés marquent un peu plus un parcours professionnel, et je vois ici l'occasion de les citer et de les remercier.

Je commencerai donc chronologiquement par Jean Vallade, professeur à l'Université de Bourgogne. J'ai pu le rencontrer lors des journées portes ouvertes de l'Université lors de mon année de terminale. Ce professeur m'a fait visiter ses laboratoires, ses serres expérimentales, m'a parlé de son métier de chercheur, d'enseignant. Cette personne m'a permis d'avoir le déclic me faisant oublier mon idée de devenir architecte paysagiste. J'ai pu par la suite bénéficier de ses très bons cours de biologie et écologie végétale lors de mes années étudiantes à Dijon. Sa pédagogie m'a largement inspirée dans mon métier d'enseignant.

La seconde personne clé est Henry Darmency, DR INRA au sein de l'Unité de Agronomie-Malherbologie à Dijon. Ce dernier m'a donné l'opportunité d'effectuer mes stages de maîtrise et de DEA sous sa responsabilité. J'ai découvert avec lui ce qu'était la recherche, comment réfléchir et écrire en chercheur. Je poursuivrai avec Christophe Robin, DR INRA au sein de l'Unité Agronomie Environnement à Nancy. Christophe est mon directeur de thèse. Ma manière de faire de la recherche aujourd'hui est largement construite sur ce qu'il m'a transmis tout au long de mon doctorat. Henry et Christophe ont su transformer la simple affinité que j'avais pour la recherche en une passion durable.

Vient ensuite Thierry Lebeau, Professeur à l'Université de Haute Alsace, aujourd'hui à l'Université de Nantes. Thierry m'a offert l'opportunité d'effectuer un post-doc sur une thématique appliquée, et de découvrir ce qu'était l'écologie microbienne des sols dans un cadre idéal, le vignoble alsacien !

Arrive le tour de mes collègues d'aujourd'hui, Claire Damesin, Eric Dufrene, qui ont contribué à mon intégration dans l'équipe Ecophysiologie végétale et qui, avec Chantal Fresneau et Laure Barthes, font que nos recherches partagées avancent dans la joie, la bonne humeur et l'amitié.

J'ai la chance d'être dans une équipe où la liberté d'action et d'expression sont très présentes. Je remercie donc tous mes collègues, Kamel Soudani, Zoran Cerovic, Nicolas Delpierre, Daniel Berveiller, Peter Streb, Paul Leadley, Gwendal Latouche, Jaleh Ghasghaie, pour toutes ces discussions scientifiques et non scientifiques toujours aussi enrichissantes !

Je tiens également à remercier Jane Lecomte, la directrice actuelle de notre unité, mais également l'ancienne responsable du master EBE (maintenant BEE !). Jane m'a transmis et me transmet encore toute son expérience des rouages de l'Université, elle m'a accompagné dans la complexité de notre université avec attention et gentillesse. Son intelligence et ses qualités humaines sont un atout précieux, autant dans le fonctionnement de l'unité que pour ce qu'elle m'a transmis pour le master. Je lui en suis reconnaissant.

Qui dit HDR, dit jury, je me dois donc de remercier mes collègues qui ont acceptés de lire mon mémoire, Stephan Hattenschwiller DR CNRS au CEFV Montpellier, Quentin Ponette, Professeur à l'Université de Louvain ainsi que Nathalie Frascaria Professeure à Agroparistech, mes rapporteurs. Une mention spéciale à Nathalie, co-directrice de notre unité également ancienne responsable du master EBE. Tout comme Jane, Nathalie a contribué à ma progression d'enseignant chercheur avec une grande finesse et une extrême bienveillance. Je n'oublie pas mes

examineurs Pascale Maillard CR Inra Nancy, et Jean Christophe Lata, maître de conférences SU. Un lien spécial me lie à Jean Christophe, Paimpont n'y est pas étranger, mais à mon arrivée à l'ESE tu as largement facilité mon intégration au labo et à l'équipe enseignante. Quand on parle de Paimpont, il faut mentionner l'équipe Paimponesque ! Il y a Claire, Jean Christophe, mais aussi Ludwig Jardillier, Augusto Zanella et Jean Michel Dreuillaux, grâce à eux un simple stage de terrain est devenu un moment de partage annuel incroyable !

Je terminerai par ma famille mais surtout Gaëlle qui m'accompagne dans mon quotidien personnel et professionnel !! Que ferais-je sans une super ingénieure ? Enfin un clin d'œil à Lise qui supporte toujours les sauts d'humeur de son papa sans trop broncher !!!

Références bibliographiques

- Abramoff, R.Z., Finzi, A.C., 2016. Seasonality and partitioning of root allocation to rhizosphere soils in a midlatitude forest. *Ecosphere* 7, e01547.
- Aerts, R., 1997. Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos* 79, 439-449.
- Aiken, G.R., 1985. Humic substances in soil, sediment, and water: geochemistry, isolation, and characterization.
- Alegria Terrazas, R., Giles, C., Paterson, E., Robertson-Albertyn, S., Cesco, S., Mimmo, T., Pii, Y., Bulgarelli, D., 2016. Chapter One - Plant–Microbiota Interactions as a Driver of the Mineral Turnover in the Rhizosphere, in: Sima, S., Geoffrey Michael, G. (Eds.), *Advances in Applied Microbiology*. Academic Press, pp. 1-67.
- Amoroso, M.M., Daniels, L.D., Larson, B.C., 2012. Temporal patterns of radial growth in declining *Austrocedrus chilensis* forests in Northern Patagonia: the use of tree-rings as an indicator of forest decline. *Forest Ecology and Management* 265, 62-70.
- Amthor, J.S., 1995. Terrestrial higher - plant response to increasing atmospheric [CO₂] in relation to the global carbon cycle. *Global Change Biology* 1, 243-274.
- An, J.Y., Park, B.B., Chun, J.H., Osawa, A., 2017. Litterfall production and fine root dynamics in cool-temperate forests. *PloS one* 12, e0180126-e0180126.
- Andersen, C.P., 2003. Source–sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone. *New Phytologist* 157, 213-228.
- Aneja, M.K., Sharma, S., Fleischmann, F., Stich, S., Heller, W., Bahnweg, G., Munch, J.C., Schlöter, M., 2006. Microbial colonization of beech and spruce litter—influence of decomposition site and plant litter species on the diversity of microbial community. *Microbial Ecology* 52, 127-135.
- Apel, K., Hirt, H., 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55, 373-399.
- Aponte, C., García, L.V., Marañón, T., 2013. Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: a feedback mechanism favouring species coexistence. *Forest Ecology and Management* 309, 36-46.
- Arrouays, D., Deslais, W., Badeau, V., 2001. The carbon content of topsoil and its geographical distribution in France. *Soil Use and Management* 17, 7-11.
- Ayres, E., Steltzer, H., Simmons, B.L., Simpson, R.T., Steinweg, J.M., Wallenstein, M.D., Mellor, N., Parton, W.J., Moore, J.C., Wall, D.H., 2009. Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 606-610.
- Badalucco, L., Kuikman, P., Nannipleri, P., 1996. Protease and deaminase activities in wheat rhizosphere and their relation to bacterial and protozoan populations. *Biology and fertility of soils* 23, 99-104.
- Bani, A., Pioli, S., Ventura, M., Panzacchi, P., Borruso, L., Tognetti, R., Tonon, G., Brusetti, L., 2018. The role of microbial community in the decomposition of leaf litter and deadwood. *Applied Soil Ecology* 126, 75-84.
- Barbaroux, C., Bréda, N., 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology* 22, 1201-1210.

- Barbaroux, C., Bréda, N., Dufrêne, E., 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist* 157, 605-615.
- Bastian, F., Bouziri, L., Nicolardot, B., Ranjard, L., 2009. Impact of wheat straw decomposition on successional patterns of soil microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 262-275.
- Bazot, S., Barthes, L., Blanot, D., Fresneau, C., 2013. Distribution of non-structural nitrogen and carbohydrate compounds in mature oak trees in a temperate forest at four key phenological stages. *Trees-Structure and Function* 27, 1023-1034.
- Bazot, S., Fresneau, C., Damesin, C., Barthes, L., 2016. Contribution of previous year's leaf N and soil N uptake to current year's leaf growth in sessile oak. *Biogeosciences* 13, 3475-3484.
- Bazot, S., Mikola, J., Nguyen, C., Robin, C., 2005. Defoliation-induced changes in carbon allocation and root soluble carbon concentration in field-grown *Lolium perenne* plants: do they affect carbon availability, microbes and animal trophic groups in soil? *Functional Ecology* 19, 886-896.
- Bihmidine, S., Hunter, C., Johns, C., Koch, K., Braun, D., 2013. Regulation of assimilate import into sink organs: update on molecular drivers of sink strength. *Frontiers in Plant Science* 4.
- Blessing, C.H., Werner, R.A., Siegwolf, R., Buchmann, N., 2015. Allocation dynamics of recently fixed carbon in beech saplings in response to increased temperatures and drought. *Tree Physiology* 35, 585-598.
- Boer, W.d., Folman, L.B., Summerbell, R.C., Boddy, L., 2005. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS microbiology reviews* 29, 795-811.
- Bonito, G., Reynolds, H., Robeson, M.S., Nelson, J., Hodkinson, B.P., Tuskan, G., Schadt, C.W., Vilgalys, R., 2014. Plant host and soil origin influence fungal and bacterial assemblages in the roots of woody plants. *Molecular Ecology* 23, 3356-3370.
- Børja, I., De Wit, H.A., Steffenrem, A., Majdi, H., 2008. Stand age and fine root biomass, distribution and morphology in a Norway spruce chronosequence in southeast Norway. *Tree physiology* 28, 773-784.
- Breda, N., Badeau, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geoscience* 340, 651-662.
- Breda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63, 625-644.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, 625-644.
- Bressan, M., Mougél, C., Dequiedt, S., Maron, P.A., Lemanceau, P., Ranjard, L., 2008. Response of soil bacterial community structure to successive perturbations of different types and intensities. *Environmental Microbiology* 10, 2184-2187.
- Briske, D.D., Richards, J.H., 1995. Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. *Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology*, 635-710.
- Brunner, I., Bakker, M.R., Björk, R.G., Hirano, Y., Lukac, M., Aranda, X., Børja, I., Eldhuset, T.D., Helmisaari, H.-S., Jourdan, C., 2013. Fine-root turnover rates of European forests revisited: an analysis of data from sequential coring and ingrowth cores. *Plant and Soil* 362, 357-372.

- Brzostek, E.R., Dragoni, D., Brown, Z.A., Phillips, R.P., 2015. Mycorrhizal type determines the magnitude and direction of root-induced changes in decomposition in a temperate forest. *New Phytologist* 206, 1274-1282.
- Caldwell, M., Richards, J., Johnson, D., Nowak, R., Dzurec, R., 1981. Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia* 50, 14-24.
- Cannell, M.G., Dewar, R., 1994. Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. *Advances in ecological research* 25, 59-104.
- Cardon, Z.G., Andrew, D.C., Funk, J.L., Pati, L.V., 2002. Periodic Carbon Flushing to Roots of *Quercus rubra* Saplings Affects Soil Respiration and Rhizosphere Microbial Biomass. *Oecologia* 133, 215-223.
- Chapin, F.S., Schulze, E., Mooney, H.A., 1990. The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 423-447.
- Chen, C., Condron, L., Davis, M., Sherlock, R., 2002. Phosphorus dynamics in the rhizosphere of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and radiata pine (*Pinus radiata* D. Don.). *Soil Biology and Biochemistry* 34, 487-499.
- Cheng, W., Parton, W.J., Gonzalez - Meler, M.A., Phillips, R., Asao, S., McNickle, G.G., Brzostek, E., Jastrow, J.D., 2014. Synthesis and modeling perspectives of rhizosphere priming. *New Phytologist* 201, 31-44.
- Clemmensen, K., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R., Wardle, D., Lindahl, B., 2013. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* 339, 1615-1618.
- Collignon, C., Uroz, S., Turpault, M.P., Frey-Klett, P., 2011. Seasons differently impact the structure of mineral weathering bacterial communities in beech and spruce stands. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 2012-2022.
- Cox, P.M., Betts, R.A., Jones, C.D., Spall, S.A., Totterdell, I.J., 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408, 184.
- Cruz de Carvalho, M.H., 2008. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. *Plant signaling & behavior* 3, 156-165.
- Damesin, C., Lelarge, C., 2003. Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant, Cell & Environment* 26, 207-219.
- Dannoura, M., Maillard, P., Fresneau, C., Plain, C., Berveiller, D., Gerant, D., Chipeaux, C., Bosc, A., Ngao, J., Damesin, C., Loustau, D., Epron, D., 2011. In situ assessment of the velocity of carbon transfer by tracing ¹³C in trunk CO₂ efflux after pulse labelling: variations among tree species and seasons. *New Phytologist* 190, 181-192.
- Davi, H., Dufrêne, E., Granier, A., Le Dantec, V., Barbaroux, C., François, C., Bréda, N., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest: Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecological Modelling* 185, 387-405.
- Davidson, E.A., Chorover, J., Dail, D.B., 2003. A mechanism of abiotic immobilization of nitrate in forest ecosystems: the ferrous wheel hypothesis. *Global Change Biology* 9, 228-236.
- Davidson, R., 1969. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Annals of Botany* 33, 561-569.

- De Graaff, M.-A., Six, J., Harris, D., Blum, H., Van Kessel, C., 2004. Decomposition of soil and plant carbon from pasture systems after 9 years of exposure to elevated CO₂: impact on C cycling and modeling. *Global Change Biology* 10, 1922-1935.
- Desalme, D., Priault, P., Gérant, D., Dannoura, M., Maillard, P., Plain, C., Epron, D., 2017. Seasonal variations drive short - term dynamics and partitioning of recently assimilated carbon in the foliage of adult beech and pine. *New Phytologist* 213, 140-153.
- Detling, J., Dyer, M., Winn, D., 1979. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia* 41, 127-134.
- Dickson, R.E., 1989a. Carbon and nitrogen allocation in trees. *Annales des sciences forestières* 46, 631s-647s.
- Dickson, R.E., 1989b. Carbon and nitrogen allocation in trees. *Annales Des Sciences Forestieres* 46, S631-S647.
- Dietze, M.C., Sala, A., Carbone, M.S., Czimczik, C.I., Mantooh, J.A., Richardson, A.D., Vargas, R., 2014. Nonstructural Carbon in Woody Plants. *Annual Review of Plant Biology* 65, 667-687.
- Dilkes, N.B., Jones, D.L., Farrar, J., 2004. Temporal dynamics of carbon partitioning and rhizodeposition in wheat. *Plant Physiology* 134, 706-715.
- Donaghy, D., Fulkerson, W., 1998. Priority for allocation of water-soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perenne*. *Grass and Forage Science* 53, 211-218.
- Drake, J.E., Davis, S.C., Raetz, L.M., DeLucia, E.H., 2011. Mechanisms of age-related changes in forest production: the influence of physiological and successional changes. *Global Change Biology* 17, 1522-1535.
- Dufrene, E., Davi, H., Francois, C., le Maire, G., Le Dantec, V., Granier, A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling* 185, 407-436.
- Dupouey, J.-L., Pignard, G., Badaeu, V., Thimonier, A., Dhôte, J.-F., Nepveu, G., Bergès, L., Augusto, L., Belkacem, S., Nys, C., 1999. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises. *CR Acad. Agric. Fr* 85, 293-310.
- Dyckmans, J., Flessa, H., 2001. Influence of tree internal N status on uptake and translocation of C and N in beech: a dual ¹³C and ¹⁵N labeling approach. *Tree Physiology* 21, 395-401.
- El Zein, R., Maillard, P., Breda, N., Marchand, J., Montpied, P., Gerant, D., 2011. Seasonal changes of C and N non-structural compounds in the stem sapwood of adult sessile oak and beech trees. *Tree Physiology* 31, 843-854.
- Epron, D., Bahn, M., Derrien, D., Lattanzi, F.A., Pumpanen, J., Gessler, A., Högberg, P., Maillard, P., Dannoura, M., Gérant, D., 2012. Pulse-labelling trees to study carbon allocation dynamics: a review of methods, current knowledge and future prospects. *Tree Physiology* 32, 776-798.
- Epron, D., Ngao, J., Dannoura, M., Bakker, M.R., Zeller, B., Bazot, S., Bosc, A., Plain, C., Lata, J.C., Priault, P., Barthes, L., Loustau, D., 2011. Seasonal variations of belowground carbon transfer assessed by in situ ¹³CO₂ pulse labelling of trees. *Biogeosciences* 8, 1153-1168.
- Epron, D., Ngao, J., Granier, A., 2004a. Interannual variation of soil respiration in a beech forest ecosystem over a six-year study. *Annals of Forest Science* 61, 499-505.

- Epron, D., Nouvellon, Y., Roupsard, O., Mouvondy, W., Mabiala, A., Saint-André, L., Joffre, R., Jourdan, C., Bonnefond, J.-M., Berbigier, P., 2004b. Spatial and temporal variations of soil respiration in a Eucalyptus plantation in Congo. *Forest Ecology and Management* 202, 149-160.
- Esperschütz, J., Buegger, F., Winkler, J.B., Munch, J.C., Schloter, M., Gatteringer, A., 2009. Microbial response to exudates in the rhizosphere of young beech trees (*Fagus sylvatica* L.) after dormancy. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1976-1985.
- Farrar, J., 1996a. Regulation of root weight ratio is mediated by sucrose: opinion. *Plant and Soil* 185, 13-19.
- Farrar, J., 1996b. Sinks—integral parts of a whole plant. *Journal of Experimental Botany*, 1273-1279.
- Farrar, J., Jones, D., 2000. The control of carbon acquisition by roots. *The New phytologist* 147, 43-53.
- Finér, L., Helmisaari, H.-S., Löhmus, K., Majdi, H., Brunner, I., Børja, I., Eldhuset, T., Godbold, D., Grebenc, T., Konôpka, B., 2007. Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems* 141, 394-405.
- Finér, L., Laine, J., 1998. Root dynamics at drained peatland sites of different fertility in southern Finland. *Plant and Soil* 201, 27-36.
- Finér, L., Zverev, V., Palviainen, M., Romanis, T., Kozlov, M.V., 2019. Variation in fine root biomass along a 1000 km long latitudinal climatic gradient in mixed boreal forests of North-East Europe. *Forest Ecology and Management* 432, 649-655.
- Finzi, A.C., Abramoff, R.Z., Spiller, K.S., Brzostek, E.R., Darby, B.A., Kramer, M.A., Phillips, R.P., 2015. Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. *Global Change Biology* 21, 2082-2094.
- Fontaine, S., Mariotti, A., Abbadie, L., 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry* 35, 837-843.
- Foster, G.L., Royer, D.L., Lunt, D.J., 2017. Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications* 8, 14845.
- Foster, R., 1986. The ultrastructure of the rhizoplane and rhizosphere. *Annual Review of Phytopathology* 24, 211-234.
- Foyer, C.H., Ferrario-Méry, S., Noctor, G., 2001. Interactions Between Carbon and Nitrogen Metabolism, in: Lea, P.J., Morot-Gaudry, J.-F. (Eds.), *Plant Nitrogen*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 237-254.
- Frey-Klett, P., Burlinson, P., Deveau, A., Barret, M., Tarkka, M., Sarniguet, A., 2011. Bacterial-fungal interactions: hyphens between agricultural, clinical, environmental, and food microbiologists. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 75, 583-609.
- Friedlingstein, P., Joel, G., Field, C.B., Fung, I.Y., 1999. Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. *Global Change Biology* 5, 755-770.
- Furze, M.E., Huggett, B.A., Aubrecht, D.M., Stolz, C.D., Carbone, M.S., Richardson, A.D., 2019. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. *New Phytologist* 221, 1466-1477.
- Gaillard, V., Chenu, C., Recous, S., 2003. Carbon mineralisation in soil adjacent to plant residues of contrasting biochemical quality. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 93-99.

- Gammon, R., Sundquist, E., Fraser, P., 1985. History of carbon dioxide in the atmosphere. *Atmospheric carbon dioxide and the global carbon cycle*, 25-62.
- Gershenson, J., 1984. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress, *Phytochemical adaptations to stress*. Springer, pp. 273-320.
- Gholz, H.L., Wedin, D.A., Smitherman, S.M., Harmon, M.E., Parton, W.J., 2000. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition, pp. 751-751-766.
- Giardina, C.P., Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H., 2003. Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. *Global Change Biology* 9, 1438-1450.
- Gifford, R., 1994. The global carbon cycle: a viewpoint on the missing sink. *Functional Plant Biology* 21, 1-15.
- Gilbert, G.S., Strong, D.R., 2007. Fungal symbionts of tropical trees. *Ecology*.
- Gilson, A., Bazot, S., Barthes, L., Delpierre, N., Fresneau, C., Audebert, L., Dufrêne, E., 2013. Tree age-related effects on seasonal dynamics of carbon reserves in *Quercus petraea*: an in situ experimental approach, EGU General Assembly Conference Abstracts, p. 10698.
- Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 2010. *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols*. PPUR Presses polytechniques.
- Gomez, L., Faurobert, M., 2002. Contribution of vegetative storage proteins to seasonal nitrogen variations in the young shoots of peach trees (*Prunus persica* L. Batsch). *Journal of Experimental Botany* 53, 2431-2439.
- Grassi, G., Millard, P., Gioacchini, P., Tagliavini, M., 2003. Recycling of nitrogen in the xylem of *Prunus avium* trees starts when spring remobilization of internal reserves declines. *Tree Physiology* 23, 1061-1068.
- Grayston, S.J., Vaughan, D., Jones, D., 1997. Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology* 5, 29-56.
- Griepentrog, M., Eglinton, T.I., Hagedorn, F., Schmidt, M.W., Wiesenberg, G.L., 2015. Interactive effects of elevated CO₂ and nitrogen deposition on fatty acid molecular and isotope composition of above- and belowground tree biomass and forest soil fractions. *Glob Chang Biol* 21, 473-486.
- Hackl, E., Zechmeister-Boltenstern, S., Bodrossy, L., Sessitsch, A., 2004. Comparison of diversities and compositions of bacterial populations inhabiting natural forest soils. *Appl. Environ. Microbiol.* 70, 5057-5065.
- Hattenschwiler, S., Aeschlimann, B., Couteaux, M.M., Roy, J., Bonal, D., 2008. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *The New phytologist* 179, 165-175.
- Helmisaari, H.-S., Makkonen, K., Kellomäki, S., Valtonen, E., Mälkönen, E., 2002. Below-and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management* 165, 317-326.
- Henneron, L., Chauvat, M., Archaux, F., Akpa-Vinceslas, M., Bureau, F., Dumas, Y., Mignot, L., Ningre, F., Perret, S., Richter, C., Balandier, P., Aubert, M., 2017. Plant interactions as biotic drivers of plasticity in leaf litter traits and decomposability of *Quercus petraea*. *Ecological Monographs* 87, 321-321-340.

- Hiernaux, P., Turner, M.D., 1996. The effect of clipping on growth and nutrient uptake of Sahelian annual rangelands. *Journal of Applied Ecology*, 387-399.
- Hirsch, P.R., Miller, A.J., Dennis, P.G., 2013. Do root exudates exert more influence on rhizosphere bacterial community structure than other rhizodeposits. *Molecular microbial ecology of the rhizosphere* 1, 229-242.
- Hobbie, E.A., 2006. Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. *Ecology* 87, 563-569.
- Hoch, G., Richter, A., Korner, C., 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment* 26, 1067-1081.
- Högberg, P., Högberg, M., Göttlicher, S., Betson, N., Keel, S., Metcalfe, D., Campbell, C., Schindlbacher, A., Hurry, V., Lundmark, T., 2008. High temporal resolution tracing of photosynthate carbon from the tree canopy to forest soil microorganisms. *New Phytologist* 177, 220-228.
- Högberg, P., Read, D.J., 2006. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 548-554.
- Holland, J.N., Cheng, W., Crossley, D., 1996. Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia* 107, 87-94.
- Holopainen, J.K., 2004. Multiple functions of inducible plant volatiles. *Trends in Plant Science* 9, 529-533.
- Horwath, W., Van Kessel, C., Hartwig, U., Harris, D., 2000. Use of ¹³C isotopes to determine net carbon sequestration in soil under ambient and elevated CO₂. *Assessment Methods for Soil Carbon*, 221.
- Huo, C., Luo, Y., Cheng, W., 2017. Rhizosphere priming effect: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry* 111.
- Izumi, H., Anderson, I.C., Alexander, I.J., Killham, K., Moore, E.R.B., 2006. Diversity and expression of nitrogenase genes (*nifH*) from ectomycorrhizas of Corsican pine (*Pinus nigra*). *Environmental Microbiology* 8, 2224-2230.
- Janssens, I., Lankreijer, H., Matteucci, G., Kowalski, A., Buchmann, N., Epron, D., Pilegaard, K., Kutsch, W., Longdoz, B., Grünwald, T., 2001. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology* 7, 269-278.
- Jarvis, S., Macduff, J., 1989. Nitrate Nutrition of Grasses from Steady-State Supplies in Flowing Solution Culture following Nitrate Deprivation and/or Defoliation: I RECOVERY OF UPTAKE AND GROWTH AND THEIR INTERACTIONS. *Journal of Experimental Botany* 40, 965-975.
- Joner, E., Jakobsen, I., 1995. Growth and extracellular phosphatase activity of arbuscular mycorrhizal hyphae as influenced by soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 1153-1159.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers, *Ecosystem management*. Springer, pp. 130-147.
- Kalliokoski, T., Pennanen, T., Nygren, P., Sievänen, R., Helmisaari, H.-S., 2010. Belowground interspecific competition in mixed boreal forests: fine root and ectomycorrhiza characteristics along stand developmental stage and soil fertility gradients. *Plant and Soil* 330, 73-89.

- Kandeler, E., Marschner, P., Tschirko, D., Gahoonia, T.S., Nielsen, N.E., 2002. Microbial community composition and functional diversity in the rhizosphere of maize. *Plant and Soil* 238, 301-312.
- Keel, S.G., Schädel, C., 2010. Expanding leaves of mature deciduous forest trees rapidly become autotrophic. *Tree Physiology* 30, 1253-1259.
- Keel, S.G., Siegwolf, R.T., Körner, C., 2006. Canopy CO₂ enrichment permits tracing the fate of recently assimilated carbon in a mature deciduous forest. *New Phytologist* 172, 319-329.
- Keyes, M.R., Grier, C.C., 1981. Above-and below-ground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Canadian Journal of Forest Research* 11, 599-605.
- Klein, T., Hoch, G., Yakir, D., Körner, C., 2014. Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. *Tree Physiology* 34, 981-992.
- Koranda, M., Schnecker, J.r., Kaiser, C., Fuchslueger, L., Kitzler, B., Stange, C.F., Sessitsch, A., Zechmeister-Boltenstern, S., Richter, A., 2011. Microbial processes and community composition in the rhizosphere of European beech – The influence of plant C exudates. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 551-558.
- Körner, C., 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* 91, 4-17.
- Kozłowski, T.T., 1992. Carbohydrate Sources and Sinks in Woody Plants. *Botanical Review* 58, 107-222.
- Krishna, M.P., Mohan, M., 2017. Litter decomposition in forest ecosystems: a review. *Energy, Ecology and Environment* 2, 236-249.
- Krishna, M.P., Mohan, M.J.E., Ecology, Environment, 2017. Litter decomposition in forest ecosystems: a review. 2, 236-249.
- Kuptz, D., Fleischmann, F., Matyssek, R., Grams, T.E.E., 2011. Seasonal patterns of carbon allocation to respiratory pools in 60-yr-old deciduous (*Fagus sylvatica*) and evergreen (*Picea abies*) trees assessed via whole-tree stable carbon isotope labeling. *New Phytologist* 191, 160-172.
- Kuramae, E.E., Hillekens, R.H., Hollander, M.d., van der Heijden, M.G., van den Berg, M., van Straalen, N.M., Kowalchuk, G.A., 2013. Structural and functional variation in soil fungal communities associated with litter bags containing maize leaf. *FEMS Microbiology ecology* 84, 519-531.
- Kuzyakov, Y., 2010. Priming effects: interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 1363-1371.
- Lacointe, A., Déleens, E., Ameglio, T., Saint Joanis, B., Lelarge, C., Vandame, M., Song, G.C., Daudet, F.A., 2004. Testing the branch autonomy theory: a ¹³C/¹⁴C double-labelling experiment on differentially shaded branches. *Plant, Cell & Environment* 27, 1159-1168.
- Lahti, M., Aphalo, P., Finér, L., Ryyppö, A., Lehto, T., Mannerkoski, H., 2005. Effects of soil temperature on shoot and root growth and nutrient uptake of 5-year-old Norway spruce seedlings. *Tree Physiology* 25, 115-122.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., Spain, A., 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, 130-150.
- Lehtonen, P., Helander, M., Saikkonen, K., 2005. Are endophyte-mediated effects on herbivores conditional on soil nutrients? *Oecologia* 142, 38-45.

- Leppälampi-Kujansuu, J., Salemaa, M., Kleja, D.B., Linder, S., Helmisaari, H.-S., 2014. Fine root turnover and litter production of Norway spruce in a long-term temperature and nutrient manipulation experiment. *Plant and Soil* 374, 73-88.
- Lerch, T.Z., Coucheney, E., Herrmann, A.M., 2013. Sensitivity of soil microbial catabolic profiles to a gradient of carbon inputs: Does the soil organic matter matter? *Soil Biology and Biochemistry* 57, 911-915.
- Lin, G., Guo, D., Li, L., Ma, C., Zeng, D.-H., 2018. Contrasting effects of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal tropical tree species on soil nitrogen cycling: the potential mechanisms and corresponding adaptive strategies. *Oikos* 127, 518-530.
- Lindquist, E.J., D'Annunzio, R., 2016. Assessing Global Forest Land-Use Change by Object-Based Image Analysis. *Remote Sensing* 8.
- Liu, S.B., Wang, X.C., Shi, M.J., Chen, Y.Y., Hu, Z.H., Tian, W.M., 2009. Vegetative Storage Protein with Trypsin Inhibitor Activity Occurs in *Sapindus mukorassi*, a Sapindaceae Deciduous Tree. *Journal of Integrative Plant Biology* 51, 352-359.
- Lladó, S., López-Mondéjar, R., Baldrian, P., 2017. Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change.
- Longdoz, B., Aubinet, M., François, L., 2004. Model of forest carbon sequestration incorporating aerial wood radiative budget. *Agricultural and forest meteorology* 125, 83-104.
- López-Mondéjar, R., Voříšková, J., Větrovský, T., Baldrian, P., 2015. The bacterial community inhabiting temperate deciduous forests is vertically stratified and undergoes seasonal dynamics. *Soil Biology and Biochemistry* 87, 43-50.
- Lynch, J.M., Whipps, J.M., 1990. SUBSTRATE FLOW IN THE RHIZOSPHERE. *Plant Soil* 129, 1-10.
- Machado, J.-L., Reich, P.B., 2006. Dark respiration rate increases with plant size in saplings of three temperate tree species despite decreasing tissue nitrogen and nonstructural carbohydrates. *Tree Physiology* 26, 915-923.
- Magnani, F., Grace, J., Borghetti, M., 2002. Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints. *Functional Ecology* 16, 385-393.
- Makkonen, K., Helmisaari, H.-S., 2001. Fine root biomass and production in Scots pine stands in relation to stand age. *Tree physiology* 21, 193-198.
- Malaguti, D., Millard, P., Wendler, R., Hepburn, A., Tagliavini, M., 2001. Translocation of amino acids in the xylem of apple (*Malus domestica* Borkh.) trees in spring as a consequence of both N remobilization and root uptake. *Journal of Experimental Botany* 52, 1665-1671.
- Mangenot, F., Toutain, F., 1980. Litter. *Litter.*, 3-59.
- Marschner, P., Marhan, S., Kandeler, E., 2012. Microscale distribution and function of soil microorganisms in the interface between rhizosphere and detritosphere. *Soil Biology and Biochemistry* 49, 174-183.
- Mattson, W.J., Haack, R.A., 1987. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *Bioscience* 37, 110-118.
- McCormack, M., P. Gaines, K., Pastore, M., Eissenstat, D., 2014a. Early season root production in relation to leaf production among six diverse temperate tree species.
- McCormack, M.L., Adams, T.S., Smithwick, E.A., Eissenstat, D.M., 2014b. Variability in root production, phenology, and turnover rate among 12 temperate tree species. *Ecology* 95, 2224-2235.

- McCormack, M.L., Dickie, I.A., Eissenstat, D.M., Fahey, T.J., Fernandez, C.W., Guo, D., Helmisaari, H.S., Hobbie, E.A., Iversen, C.M., Jackson, R.B., 2015. Redefining fine roots improves understanding of below - ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist* 207, 505-518.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yezzer, E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178, 719-739.
- Meersmans, J., Martin, M.P., Lacarte, E., De Baets, S., Jolivet, C., Boulonne, L., Lehmann, S., Saby, N.P.A., Bispo, A., Arrouays, D., 2012. A high resolution map of French soil organic carbon. *Agronomy for Sustainable Development* 32, 841-851.
- Meier, I.C., Pritchard, S.G., Brzostek, E.R., McCormack, M.L., Phillips, R.P., 2014. The rhizosphere and hyphosphere differ in their impacts on carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂. *New Phytologist* 205, 1164-1174.
- Mikola, J., Kytöviita, M.-M., 2002. Defoliation and the availability of currently assimilated carbon in the *Phleum pratense* rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1869-1874.
- Millard, P., Grelet, G.-a., 2010. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology* 30, 1083-1095.
- Millard, P., Sommerkorn, M., Grelet, G.A., 2007. Environmental change and carbon limitation in trees: a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. *The New phytologist* 175, 11-28.
- Millard, P., Thomson, C., 1989. The effect of the autumn senescence of leaves on the internal cycling of nitrogen for the spring growth of apple trees. *Journal of Experimental Botany* 40, 1285-1289.
- Miller, R.F., Rose, J.A., 1992. Growth and carbon allocation of *Agropyron desertorum* following autumn defoliation. *Oecologia* 89, 482-486.
- Montagnoli, A., Dumroese, R.K., Terzaghi, M., Onelli, E., Scippa, G.S., Chiatante, D., 2019. Seasonality of fine root dynamics and activity of root and shoot vascular cambium in a *Quercus ilex* L. forest (Italy). *Forest Ecology and Management* 431, 26-34.
- Montealegre, C.M., Van Kessel, C., Russelle, M.P., Sadowsky, M.J., 2002. Changes in microbial activity and composition in a pasture ecosystem exposed to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil* 243, 197-207.
- Morot-Gaudry, J.F., 2001. Nitrate assimilation: Historical resume. Science Publishers Inc, Enfield.
- Morvan-Bertrand, A., Boucaud, J., Prud'homme, M.-P., 1999. Influence of initial levels of carbohydrates, fructans, nitrogen, and soluble proteins on regrowth of *Lolium perenne* L. cv. Bravo following defoliation. *Journal of Experimental Botany* 50, 1817-1826.
- Morvan - Bertrand, A., Pavis, N., Boucaud, J., Prud' Homme, M.P., 1999. Partitioning of reserve and newly assimilated carbon in roots and leaf tissues of *Lolium perenne* during regrowth after defoliation: assessment by ¹³C steady - state labelling and carbohydrate analysis. *Plant, Cell & Environment* 22, 1097-1108.
- Nahm, M., Holst, T., Matzarakis, A., Mayer, H., Rennenberg, H., Gessler, A., 2006. Soluble N compound profiles and concentrations in European beech (*Fagus sylvatica* L.) are influenced by local climate and thinning. *European Journal of Forest Research* 125, 1-14.
- Newman, G., A. Arthur, M., N. Muller, R., 2006. Above- and Belowground Net Primary Production in a Temperate Mixed Deciduous Forest.

- Ngao, J., Epron, D., Brechet, C., Granier, A., 2005. Estimating the contribution of leaf litter decomposition to soil CO₂ efflux in a beech forest using ¹³C - depleted litter. *Global Change Biology* 11, 1768-1776.
- Nguyen, C., Henry, F., 2002. A carbon-14-glucose assay to compare microbial activity between rhizosphere samples. *Biology and Fertility of Soils* 35, 270-276.
- Nicolardot, B., Bouziri, L., Bastian, F., Ranjard, L., 2007. A microcosm experiment to evaluate the influence of location and quality of plant residues on residue decomposition and genetic structure of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 1631-1644.
- O'Kennedy, B.T., Titus, J., 1979. Isolation and mobilization of storage proteins from apple shoot bark. *Physiologia Plantarum* 45, 419-424.
- Ogé, J., Brunet, Y., Loustau, D., Berbigier, P., Delzon, S., 2003. MuSICA, a CO₂, water and energy multilayer, multileaf pine forest model: evaluation from hourly to yearly time scales and sensitivity analysis. *Global Change Biology* 9, 697-717.
- Ogren, E., Nilsson, T., Sundblad, L.G., 1997. Relationship between respiratory depletion of sugars and loss of cold hardiness in coniferous seedlings over-wintering at raised temperatures: Indications of different sensitivities of spruce and pine. *Plant Cell and Environment* 20, 247-253.
- Ojanen, P., Lehtonen, A., Heikkinen, J., Penttilä, T., Minkkinen, K., 2014. Soil CO₂ balance and its uncertainty in forestry-drained peatlands in Finland. *Forest Ecology and Management* 325, 60-73.
- Pallardy, S.G., 2008. CHAPTER 7 - Carbohydrates, in: Pallardy, S.G. (Ed.), *Physiology of Woody Plants (Third Edition)*. Academic Press, San Diego, pp. 199-215.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D., 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333, 988-993.
- Paterson, E., Sim, A., 1999. Rhizodeposition and C-partitioning of *Lolium perenne* in axenic culture affected by nitrogen supply and defoliation. *Plant and soil* 216, 155-164.
- Pausch, J., Kuzyakov, Y., 2018. Carbon input by roots into the soil: Quantification of rhizodeposition from root to ecosystem scale. 24, 1-12.
- Pedersen, B.S., 1998. Modeling tree mortality in response to short-and long-term environmental stresses. *Ecological Modelling* 105, 347-351.
- Peltoniemi, M., Palosuo, T., Monni, S., Mäkipää, R., 2006. Factors affecting the uncertainty of sinks and stocks of carbon in Finnish forests soils and vegetation. *Forest Ecology and Management* 232, 75-85.
- Persson, H., Majdi, H., Clemensson-Lindell, A., 1995. Effects of acid deposition on tree roots. *Ecological Bulletins*, 158-167.
- Phillips, R.P., Fahey, T.J., 2006. Tree species and mycorrhizal associations influence the magnitude of rhizosphere effects. *Ecology* 87, 1302-1313.
- Piper, F.I., Fajardo, A., 2011. No evidence of carbon limitation with tree age and height in *Nothofagus pumilio* under Mediterranean and temperate climate conditions. *Annals of botany* 108, 907-917.
- Poll, C., Ingwersen, J., Stemmer, M., Gerzabek, M., Kandeler, E., 2006. Mechanisms of solute transport affect small - scale abundance and function of soil microorganisms in the detritosphere. *European Journal of Soil Science* 57, 583-595.

- Poll, C., Pagel, H., Devers-Lamrani, M., Martin-Laurent, F., Ingwersen, J., Streck, T., Kandeler, E., 2010. Regulation of bacterial and fungal MCPA degradation at the soil–litter interface. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 1879-1887.
- Prescott, C.E., 2010. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry* 101, 133-149.
- Prescott, C.E., Grayston, S.J., 2013a. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 309, 19-27.
- Prescott, C.E., Grayston, S.J., 2013b. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 309, 19-27.
- Prévost-Bouré, N.C., Soudani, K., Damesin, C., Berveiller, D., Lata, J.-C., Dufrêne, E., 2010. Increase in aboveground fresh litter quantity over-stimulates soil respiration in a temperate deciduous forest. *Applied Soil Ecology* 46, 26-34.
- Puglisi, E., Pascazio, S., Suci, N., Cattani, I., Fait, G., Spaccini, R., Crecchio, C., Piccolo, A., Trevisan, M., 2013. Rhizosphere microbial diversity as influenced by humic substance amendments and chemical composition of rhizodeposits. *Journal of Geochemical Exploration* 129, 82-94.
- Puhe, J., 2003. Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands—a review. *Forest Ecology and Management* 175, 253-273.
- Purahong, W., Kapturska, D., Pecyna, M.J., Jariyavidyanont, K., Kaunzner, J., Juncheed, K., Uengwetwanit, T., Rudloff, R., Schulz, E., Hofrichter, M., 2015. Effects of forest management practices in temperate beech forests on bacterial and fungal communities involved in leaf litter degradation. *Microbial Ecology* 69, 905-913.
- Purahong, W., Kapturska, D., Pecyna, M.J., Schulz, E., Schloter, M., Buscot, F., Hofrichter, M., Krüger, D., 2014. Influence of different forest system management practices on leaf litter decomposition rates, nutrient dynamics and the activity of ligninolytic enzymes: a case study from Central European forests. *PLoS one* 9, e93700.
- Purahong, W., Wubet, T., Lentendu, G., Schloter, M., Pecyna, M.J., Kapturska, D., Hofrichter, M., Krüger, D., Buscot, F., 2016. Life in leaf litter: novel insights into community dynamics of bacteria and fungi during litter decomposition. *Molecular Ecology* 25, 4059-4059-4074.
- Raich, J.W., Schlesinger, W.H., 2011. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B* 44.
- Richards, J., Caldwell, M., 1985. Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology*, 907-920.
- Robert, M., Saugier, B., 2003. Contribution des écosystèmes continentaux à la séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience* 335, 577-595.
- Romani, L., Puccetti, P., 2006. Protective tolerance to fungi: the role of IL-10 and tryptophan catabolism. *Trends in microbiology* 14, 183-189.
- Rumpel, C., Dignac, M.-F., 2006. Gas chromatographic analysis of monosaccharides in a forest soil profile: Analysis by gas chromatography after trifluoroacetic acid hydrolysis and reduction–acetylation. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1478-1481.
- Sala, A., Hoch, G., 2009. Height-related growth declines in ponderosa pine are not due to carbon limitation. *Plant Cell and Environment* 32, 22-30.

- Sala, A., Piper, F., Hoch, G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186, 274-281.
- Sauter, J.J., 1988. Temperature induced changes in starch and sugars in the stem of *populus x canadensis robusta*. *Journal of Plant Physiology* 132, 608-612.
- Sauter, J.r.J., van Cleve, B., 1994. Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees. *Trees - Structure and Function* 8, 297-304.
- Sauvadet, M., Chauvat, M., Fanin, N., Coulibaly, S., Bertrand, I., 2016. Comparing the effects of litter quantity and quality on soil biota structure and functioning: Application to a cultivated soil in Northern France. *Applied Soil Ecology* 107, 261-271.
- Schaberg, P.G., Snyder, M.C., Shane, J.B., Donnelly, J.R., 2000. Seasonal patterns of carbohydrate reserves in red spruce seedlings. *Tree Physiology* 20, 549-555.
- Scharpenseel, H., 1993. Major carbon reservoirs of the pedosphere; source-sink relations; potential of $\delta^{14}C$ and $\delta^{13}C$ as supporting methodologies. *Water, Air, and Soil Pollution* 70, 431-442.
- Schrader, S., Sauter, J.J., 2002. Seasonal changes of sucrose-phosphate synthase and sucrose synthase activities in poplar wood (*Populus x canadensis* Moench 'robusta') and their possible role in carbohydrate metabolism. *Journal of Plant Physiology* 159, 833-843.
- Schulze, E.D., Ciais, P., Luyssaert, S., Dolmann, A.J., 2010. The European carbon balance. Part 4: integration of carbon and other trace-gas fluxes. *Global Change Biology* 16, 1451-1469.
- Shi, S., O'Callaghan, M., Jones, E.E., Richardson, A.E., Walter, C., Stewart, A., Condron, L.J.P., Soil, 2012. Investigation of organic anions in tree root exudates and rhizosphere microbial communities using in situ and destructive sampling techniques. 359, 149-163.
- Silpi, U., Lacoïnte, A., Kasempsap, P., Thanysawanyangkura, S., Chantuma, P., Gohet, E., Musigamart, N., Clément, A., Améglio, T., Thaler, P., 2007. Carbohydrate reserves as a competing sink: evidence from tapping rubber trees. *Tree Physiology* 27, 881-889.
- Silva, D.E., 2010. Ecologie du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en marge sud-ouest de son aire de distribution. Université Henri Poincaré-Nancy 1.
- Smithwick, E.A., Lucash, M.S., McCormack, M.L., Sivandran, G., 2014. Improving the representation of roots in terrestrial models. *Ecological Modelling* 291, 193-204.
- Sommer, J., Dippold, M.A., Flessa, H., Kuzyakov, Y., 2016. Allocation and dynamics of C and N within plant-soil system of ash and beech. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 179, 376-387.
- Soucémariadin, L., Cécillon, L., Chenu, C., Baudin, F., Nicolas, M., Girardin, C., Barré, P., 2018. Is Rock-Eval 6 thermal analysis a good indicator of soil organic carbon lability?—A method-comparison study in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 117, 108-116.
- Staswick, P.E., 1994. Storage proteins of vegetative plant tissue. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45, 303-322.
- Steinaker, D.F., Wilson, S.D., 2008. Phenology of fine roots and leaves in forest and grassland. *Journal of Ecology* 96, 1222-1229.
- Steinmann, K., Siegwolf, R.T., Saurer, M., Körner, C., 2004. Carbon fluxes to the soil in a mature temperate forest assessed by ^{13}C isotope tracing. *Oecologia* 141, 489-501.
- Stepien, V., Sauter, J.J., Martin, F., 1994. Vegetative storage proteins in woody plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 32, 185-192.

- Stevenson, F.J., 1994. Humus chemistry: genesis, composition, reactions. John Wiley & Sons.
- Stockfors, J., Linder, S., 1998. The effect of nutrition on the seasonal course of needle respiration in Norway spruce stands. *Trees-Structure and Function* 12, 130-138.
- Subba Rao, N.S., 1999. Soil microbiology: of soil microorganisms and plant growth.
- Tagliavini, M., Quartieri, M., Millard, P., 1997. Remobilised nitrogen and root uptake of nitrate for spring leaf growth, flowers and developing fruits of pear (*Pyrus communis* L.) trees. *Plant and Soil* 195, 137-142.
- Talbot, J.M., Allison, S.D., Treseder, K.K., 2008. Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. *Functional Ecology* 22, 955-963.
- Tarafdar, J., Jungk, A., 1987. Phosphatase activity in the rhizosphere and its relation to the depletion of soil organic phosphorus. *Biology and Fertility of Soils* 3, 199-204.
- Theuerl, S., Buscot, F., 2010. Laccases: toward disentangling their diversity and functions in relation to soil organic matter cycling. *Biology and Fertility of Soils* 46, 215-225.
- Tromp, J., 1983. Nutrient reserves in roots of fruit trees, in particular carbohydrates and nitrogen. *Plant and Soil* 71, 401-413.
- Urbanová, M., Šnajdr, J., Baldrian, P., 2015. Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology and Biochemistry* 84, 53-64.
- Uroz, S., Courty, P.E., Pierrat, J.C., Peter, M., Buée, M., Turpault, M.P., Garbaye, J., Frey-Klett, P., 2013. Functional Profiling and Distribution of the Forest Soil Bacterial Communities Along the Soil Mycorrhizosphere Continuum. *Microbial Ecology* 66, 404.
- Valenzuela Nunez, L., Gerant, D., Maillard, P., Breda, N., Gonzalez Cervantes, G., Sanchez Cohen, I., 2011. Evidence for 26KDa vegetative storage protein in the stem sap wood of mature pedunculate oak. *Intersciencia* 36, 142-147.
- Van de Geijn, S., Van Veen, J., 1993. Implications of increased carbon dioxide levels for carbon input and turnover in soils, CO₂ and biosphere. Springer, pp. 283-292.
- Van Der Krift, T.A.J., Berendse, F., 2001. The effect of plant species on soil nitrogen mineralization. *Journal of Ecology* 89, 555-561.
- VAN GROENIGEN, K.-J., HARRIS, D., HORWATH, W.R., HARTWIG, U.A., VAN KESSEL, C., 2002. Linking sequestration of ¹³C and ¹⁵N in aggregates in a pasture soil following 8 years of elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology* 8, 1094-1108.
- Van Kessel, C., Horwath, W.R., Hartwig, U., Harris, D., Lüscher, A., 2000a. Net soil carbon input under ambient and elevated CO₂ concentrations: isotopic evidence after 4 years. *Global Change Biology* 6, 435-444.
- Van Kessel, C., Nitschelm, J., Horwath, W.R., Harris, D., Walley, F., Lüscher, A., Hartwig, U., 2000b. Carbon-13 input and turn-over in a pasture soil exposed to long-term elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology* 6, 123-135.
- Vance, E., Brookes, P., Jenkinson, D., 1987. An Extraction Method for Measuring Soil Microbial Biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19, 703-707.
- Vanninen, P., Mäkelä, A., 1999. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. *Tree physiology* 19, 823-830.

- Veen, G.F., Freschet, G.T., Ordonez, A., Wardle, D.A., 2015. Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. *124*, 187-195.
- Vestergård, M., Reinsch, S., Bengtson, P., Ambus, P., Christensen, S., 2016. Enhanced priming of old, not new soil carbon at elevated atmospheric CO₂. *Soil Biology and Biochemistry* 100, 140-148.
- Vincent, G., 2006. Etude de la variabilité spatiale et temporelle de la respiration de sols forestiers hydromorphes à ennoyage temporaire
- Vizoso, S., Gerant, D., Guehl, J.M., Joffre, R., Chalot, M., Gross, P., Maillard, P., 2008. Do elevation of CO₂ concentration and nitrogen fertilization alter storage and remobilization of carbon and nitrogen in pedunculate oak saplings? *Tree Physiology* 28, 1729-1739.
- Vogt, K.A., Grier, C.C., Gower, S.T., Sprugel, D.G., Vogt, D.J., 1986. Overestimation of net root production: a real or imaginary problem? *Ecology* 67, 577-579.
- Voříšková, J., Baldrian, P., 2013. Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *The ISME journal* 7, 477.
- Walker, J.K.M., Cohen, H., Higgins, L.M., Kennedy, P.G., 2013. Testing the link between community structure and function for ectomycorrhizal fungi involved in a global tripartite symbiosis. *New Phytologist* 202, 287-296.
- Wang, C., Yang, J., 2007. Rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in six Chinese temperate forests. *Global change biology* 13, 123-131.
- Wang, Y.H., Yan, D.H., Wang, J.F., Ding, Y., Song, X.S., 2017. Effects of Elevated CO₂ and Drought on Plant Physiology, Soil Carbon and Soil Enzyme Activities. *Pedosphere* 27, 846-855.
- Warembourg, F., Paul, E., 1977. Seasonal transfers of assimilated ¹⁴C in grassland: plant production and turnover, translocation and respiration. *The belowground ecosystem-A synthesis of plant-associated processes* (JK Marshall, ed.), 133-140.
- Warren, J.M., Iversen, C.M., Garten, J.C.T., Norby, R.J., Childs, J., Brice, D., Evans, R.M., Gu, L., Thornton, P., Weston, D.J., 2012. Timing and magnitude of C partitioning through a young loblolly pine (*Pinus taeda* L.) stand using ¹³C labeling and shade treatments. *Tree Physiology* 32, 799-813.
- Weintraub, M.N., Scott-Denton, L.E., Schmidt, S.K., Monson, R.K.J.O., 2007. The effects of tree rhizodeposition on soil exoenzyme activity, dissolved organic carbon, and nutrient availability in a subalpine forest ecosystem. *154*, 327-338.
- Wertin, T.M., Teskey, R.O., 2008. Close coupling of whole-plant respiration to net photosynthesis and carbohydrates. *Tree Physiology* 28, 1831-1840.
- Whipps, J., Lynch, J., 1985. Energy losses by the plant in rhizodeposition. *Plant products and the new technology*.
- Wolters, V., 2000. Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biology and fertility of Soils* 31, 1-19.
- Wutzler, T., Reichstein, M., 2013. Priming and substrate quality interactions in soil organic matter models. *Biogeosciences* 10, 2089-2103.
- Xu, Q., Wang, X.J., Tang, C.X., 2018. The effects of elevated CO₂ and nitrogen availability on rhizosphere priming of soil organic matter under wheat and white lupin. *Plant and Soil* 425, 375-387.

Yin, L., Dijkstra, F.A., Wang, P., Zhu, B., Cheng, W., 2018. Rhizosphere priming effects on soil carbon and nitrogen dynamics among tree species with and without intraspecific competition. *The New phytologist* 218, 1036-1048.