



HAL
open science

Dynamique du système racinaire de l'écosystème prairial et contribution au bilan de carbone du sol sous changement climatique

Rémi Pilon

► **To cite this version:**

Rémi Pilon. Dynamique du système racinaire de l'écosystème prairial et contribution au bilan de carbone du sol sous changement climatique. Sciences agricoles. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, 2011. Français. NNT: 2011CLF22133 . tel-00673439

HAL Id: tel-00673439

<https://theses.hal.science/tel-00673439>

Submitted on 23 Feb 2012

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.

Université Blaise Pascal

N°D.U. : 2133

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE,
AGRONOMIE ET ENVIRONNEMENT

N°549

Thèse

Présentée pour l'obtention du grade de DOCTEUR D'UNIVERSITE

Spécialité : Ecologie/Environnement

Par Rémi Pilon

Dynamique du système racinaire de l'écosystème prairial et contribution au bilan de carbone du sol sous changement climatique

Soutenue publiquement le 16 juin 2011 devant le jury composé de

Mr Philippe Hinsinger	Rapporteur
Directeur de Recherche, INRA, Montpellier	
Mr Daniel Epron	Rapporteur
Professeur d'Université, Nancy	
Mme Sylvie Recous	Examineur
Directrice de Recherche, INRA, Reims	
Mme Catherine Roumet	Examineur
Chargée de Recherche, CNRS, Montpellier	
Mr Jean-Louis Julien	Président, Examineur
Professeur d'Université, Clermont-Ferrand	
Mr Philippe Balandier	Directeur de Thèse
Chargé de Recherche, CEMAGREF, Clermont-Ferrand	
Mme Catherine Picon-Cochard	Encadrant de Thèse
Chargée de Recherche, INRA, Clermont-Ferrand	

Laboratoire d'accueil : INRA – Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial (UR 874)
234 Av. du Brézet – 63100 Clermont-Ferrand

REMERCIEMENTS

Je lance l'appel du presque 18juin pour les Mercis.

Merci aux rapporteurs Daniel Epron, Philippe Hinsinger et aux membres du jury Sylvie Recous, Catherine Roumet, Jean-Louis Julien, Catherine Picon-Cochard (encadrante) et Philippe Balandier (directeur, merci pour les corrections et les conseils), d'avoir accepté de lire et d'évaluer ce rapport de thèse.

Merci à l'ancienne unité d'agronomie composée des deux ex-équipes APAC, FGEP de m'avoir accueilli depuis 2003.

Merci, au personnel de l'APAC ancien APACiein devenu GDECois. Dans l'ordre alphabétique Bernard, Joëlle, Michel, Nathalie, Nicole, Pierre, Sybille, Vincent...et à tout les autres membres titulaires et non titulaires (Anne Marie, Eugène et Vitalli,) que j'ai oublié.

*Merci surtout à **FGEP**, devenue **UREP** qui est l'équipe dans laquelle j'ai développé mes « racines ».*

Merci à Jean François Soussana de m'avoir accueilli au sein de son unité et à Pascal Carrère d'avoir pris le relais et surtout pour tes conseils privés et prisés pour lesquels on aurait besoin d'un magnétophone pour les enregistrer. Merci à l'AERES.

*Merci à tout le personnel **UREP** (titulaire, non titulaire, stagiaire, contractuel, thésard, post doc, moo...) qui est d'abord remercié collectivement car c'est le collectif qui prime sur l'individuel. On peut comparer cet effet du collectif à de l'overyielding (seuls les initiés comprendront). Parmi le collectif, je tiens à te remercier Catherine pour l'encadrement que tu as effectué et pour les conseils que tu m'as apportés durant mon premier stage « expérience dans le milieu de la recherche », mon stage de Master recherche et l'expérience en Ecosse et durant cette thèse qui s'est presque déroulée en 3 ans et quelques...*

Merci aux copains, copines, amis, amies pour votre soutien, les bons moments. C'est dans l'ordre alphabétique encore !!! comme belotte, bricolage, canoé, cantine,, vacances, week end.

Merci Vincent M. pour ton soutien, tes calculs, tes théories, la cabane au fond du jardin. Je pense que tu as apporté beaucoup de chose à ce travail (effets directs et indirects sur...) comme Nicolas G. t'a apporté lors de ta thèse, un peu tard mais c'était bon ;-)) (Merci à ma fausse sœur Aurélie).

Merci Nicolas G. pour tes grandes théories, tes méthodes de chasses amazoniennes (Merci Laura et Marcelle)

Merci Sébastien (tête de ...), Chercheurs surprenant passant des recherches du vivant à l'au-delà sans problème, Syndicaliste défiant le système actuel, Bricoleur ambitieux, et Parent et ça c'est pas évidant mais c'est super !! (Merci à Crevette, Aglagla et Sati).

Merci Raphaël pour les jeux, barbecues, rigolade, bd, poissons et surtout pour les weekends bricolo et défonçage de Thuyas. (Merci Juju et aux toutous wouf wouf).

Merci Michaël pour ton aide en « modélisation » et en math (j'ai réussi Syracuse \$\$ et à bientôt sur le Live avec Franck Go.).

Merci Juliette pour les conseils de statistiques anglaises, d'analyse, de rédaction française, de non prise de tête. (Merci Franck Gi. pour le liège ;-)). Merci Raphaël et Juliette pour les discussions Koh Lantesque.

Merci Frédérique et Michel L pour vos visons agronomiques.

Merci Amélie pour l'entraide entre thésard sur le même dispositif et dans la même galère !! (Merci Laurent de l'avoir récupéré maintenant, bon courage à vous deux)

Merci Tiphaine pour ton écoute et ton soutien à la fin, tes petits plats tout le long Top Chef (Merci Cédric et vive la JAV)

Merci et surtout bon courage pour les thésards (Tanvir : tu devrais parler un peu plus l'anglais, Romain : Si tu ne trouves pas de travail, tu peux au moins faire pâtissier, merci pour les gâteaux, Marine : tu rigoles pas assez et bon courage pour la soutenance en 2031, Nazia : bon courage avec Séb, Haytem n'ait pas peur de l'Uranium c'est naturel, Antoine dit le toinou grand caribou : bien plus qu'un thésard, un ami mais aussi parfois un enfant aussi avec les légos tu fais un coucou à Maurice et Bill), aux futurs thésards (encore inconnus ou Mathilde l'ingé...normande si tu te décides) et les anciens (Florence ma première maître de stage sans qui rien de tout cela n'aurait été possible (chance et hasard de la vie), Emmanuelle P pour les grands débats, Laise et Pédro, Elisabetta je ne sais pas si tu as fais une thèse, Anne-Isabelle, encore Vinvin...).

Merci Nicolas D. et Robert F. pour les conseils électroniques (au boulot ou dans un flipper), les réparations et les discussions.

Merci à mes stagiaires Elise, Ylan, Judicaël à qui j'en ai fait baver sur les racines et les multiples stagiaires de l'unité qui sont passés par là (Murielle pour la coqueluche, Romain...)

Merci Katja (pour tout), Pierrick (pour ton aide avec les coussins pour mulots), Eliott (pour avoir bien dormi), Daniel, Arlette, Delphine, Philippe, Vincent pour m'avoir supporté !! C'est pas facile je le reconnais!!

Merci Thierry et Annie (Aurélie et Julien) pour les coups de main en gardes d'enfant et les ballades.

Merci à « bibi the apple », alias le dragon des labos, ma petite technicienne pour ton aide, tes discussion, ton écoute, nos batailles d'hélico, pour ton gâteau au chocolat, pour ta paonne...merci à Jules et à ton René avec qui je discutais bien le soir très tard pour un fonctionnaire à 16h30.

Merci Patrick pour ta moustache auvergnate, ta disponibilité légendaire (tous les jours), tes fromages, les tours en tracteurs.

Merci aux gens des labos Michel J, Jean-Luc et Laurence pour leur rapidité et leurs conseils.

Merci aux collègues Alex, Lionel (conseiller jardinage) et Vincent G pour le foot et les bons moments aux adayades, Bernard pour ta détermination OREique sur ces prairies qui valent de l'or (rétablit toi), bon courage pour les tris. Sylvie et Jean Marie, merci pour vos implications syndicales et politiques et vos coups de gueule sympathiques.

Merci Olivier pour les ballades (orchidées, cailloux et autres), les discussions (rdv début avril à octobre chaque année dans les bois) (Séverine, j'espère qu'elle est finie la véranda pour cet été, et la piscine)

Merci Yvo pour ton aile protectrice ancienne Responsable RH, Merci Annick pour la réponse simple oui les crédits UB sur la ligne TF37 sont disponibles entre le 15 et 25 de chaque mois selon la ns12351. Merci et bon courage à la nouvelle, Laurence. Merci aux Sdar ;-))

Bref tous ces Merci, c'est un peu chiant et pathétique mais c'est vrai à la fin on est triste de partir ! C'était bien, c'était enrichissant de travailler ou de grandir à vos côtés. Merci une dernière fois à tout le monde pour ne pas vexer les gens que j'aurai oublié.

SOMMAIRE

SOMMAIRE	1
RESUME.....	5
TABLE DES FIGURES	8
TABLES DES TABLEAUX.....	14
1 ^{er} Chapitre INTRODUCTION.....	17
L'effet de serre : origine naturelle et anthropique.....	18
1. Les gaz à effet de serre.....	18
2. Rôle anthropique	19
3. Observations du GIEC	19
4. Prévisions par le GIEC.....	20
Compartiments de carbone (C) et répartition des écosystèmes à la surface du globe	22
1. Prairie tempérée permanente : « un écosystème en péril » ?	24
2. Etude du fonctionnement de l'écosystème prairial	25
2 ^{ème} Chapitre ETAT DE L'ART.....	28
Les déterminants du fonctionnement prairial.....	29
1. Cycles biogéochimiques dans l'écosystème prairial.....	29
2. Biodiversité fonctionnelle dans l'écosystème prairial	29
Capacité de stockage de carbone dans l'écosystème prairial.....	32
1. Les flux entrants de carbone à court, moyen et long terme dans le sol.....	33
1.1. Système racinaire dans l'écosystème prairial.....	35
1.2. Moyens d'études du système racinaire et variabilités méthodologiques	36
1.3. Morphologie et fonctionnement racinaire	38
a) Croissance racinaire	38
b) Mortalité racinaire.....	40
c) Echanges de carbone dans la rhizosphère	41
1.4. Lien entre « traits ou variables racinaires » et fonctionnement racinaire.....	42
a) Liste des traits ou variables racinaires	42
b) Liens fonctionnels.....	42
-Avec le transport et l'absorption de l'eau	43
-Avec l'acquisition des nutriments.....	44
-Compromis observés entre ces traits.....	46

1.5.	Plasticité physiologique, morphologique intraspécifique et différence interspécifique	46
1.6.	Variabilité spatio-temporelle des flux entrants	50
2.	Les principaux facteurs affectant les flux entrants de carbone	52
2.1.	Quelques effets de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle	53
2.2.	Quelques effets de la gestion.....	54
2.3.	L'effet du climat (Température, Précipitation, Concentration atmosphérique en CO ₂)	56
	a) L'augmentation de la température de l'air	56
	b) La réduction des précipitations	58
	c) L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO ₂	61
3.	Les flux sortants de carbone du sol	64
3.1.	Les composantes de la respiration du sol : autotrophe (racinaire), rhizomicrobienne et hétérotrophe.....	65
3.2.	Moyens d'études et variabilités méthodologiques	68
4.	Principaux facteurs affectant les flux sortants.....	69
4.1.	Quelques effets de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle	69
4.2.	Quelques effets de la gestion.....	71
4.3.	L'effet du climat (Température, Précipitation, Concentration atmosphérique en CO ₂)	72
	a) L'augmentation de la température de l'air	72
	b) La réduction des précipitations	73
	c) L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO ₂	74
5.	Effet du Changement climatique (T, D, CO ₂ combinés) sur les entrées, les sorties et les stocks de carbone	78
3 ^{ème} Chapitre	MATERIELS & METHODES.....	86
	Présentation	88
	Plan expérimental.....	89
	Mesures effectuées	92
4 ^{ème} Chapitre : PARTIE 1	Dynamique et démographie racinaire	94
	Abstract	96
	Introduction	97
	Materials & Methods.....	100
	Results	105

	Discussion	117
	Conclusion.....	121
5 ^{ème} Chapitre : PARTIE 2	Fonctionnement et morphologie racinaire	123
	Abstract	125
	Introduction	126
	Materials & Methods.....	129
	Results	132
	Discussion	142
6 ^{ème} Chapitre : PARTIE 3	Décomposition racinaire	147
	Abstract	149
	Introduction	150
	Materials & Methods.....	153
	Results	156
	Discussion	162
	Conclusion.....	165
7 ^{ème} Chapitre : PARTIE 4	Dynamique de la respiration du sol	167
	Abstract	169
	Introduction	170
	Materials and methods	173
	Results	175
	Discussion	183
	Conclusion.....	185
8 ^{ème} Chapitre : PARTIE 5	Bilan de carbone dans la matière organique particulaire du sol	187
	Introduction	189
	Matériels et méthodes.....	194
	Résultats	197
	Discussion	205
9 ^{ème} Chapitre :	Discussion	209
	Les effets du changement climatique sur la dynamique racinaire	212
	Les effets du changement climatique sur les caractéristiques racinaires (morphologie, composition chimique).....	218
	Les effets du changement climatique sur le bilan de carbone du sol de l'écosystème prairial	221

Critiques générales et Perspectives	225
Conclusion.....	230
ANNEXE 1	231
ANNEXE 2	232
ANNEXE 3	233
ANNEXE 4	234
ANNEXE 5	235
REFERENCES.....	236

RESUME

En Europe, les prairies occupent 25% de la surface du territoire soit près de 40% de la surface agricole utile. De nombreux services écosystémiques dépendent de cet écosystème comme par exemple la production fourragère, un réservoir de diversité végétale et animale et une capacité de stockage de carbone dans les sols. Dans un contexte de changement climatique (augmentation de la température moyenne de l'air et de la concentration atmosphérique en CO₂) et de déprise agricole (extensification des prairies de moyenne montagne), les recherches actuelles s'intéressent au maintien des services écosystémiques tels que la capacité de stockage de carbone dans le sol pour limiter l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂, la production fourragère et la conservation de la richesse spécifique.

Cette thèse a pour objectif d'observer *in situ* les effets des principaux déterminants du changement climatique (température de l'air, précipitations, concentration atmosphérique en CO₂) sur le fonctionnement du système racinaire et des déterminants du stockage de carbone sur une prairie permanente de moyenne montagne gérée de manière extensive. Cette étude porte sur l'influence d'un scénario de changement climatique prévu à l'horizon 2080 pour le centre de la France. Ce scénario (ACCACIA A2) prévoit une augmentation de la température de l'air de 3.5°C (T) et de la concentration atmosphérique en CO₂ de 200 μmol mol⁻¹ (CO₂) et une réduction des précipitations estivales de 20 % (D).

La démographie (croissance, mortalité, durée de vie et risque de mortalité) de cohortes racinaires a été suivie durant 3 à 4 ans à l'aide du Minirhizotron. La croissance potentielle des racines dans un ingrowth core a été suivie pendant une année après 4 ans de changement climatique avec en même temps des mesures de décomposition de litière racinaire et de respiration du sol.

Après 3 ans d'expérimentation, un effet positif du réchauffement (T) et du changement climatique (TDCO₂) a été observé sur la production racinaire, ainsi qu'une baisse de la durée de vie sous réchauffement. Une stimulation de l'allongement des racines (ratio longueur/volume), sous climat réchauffé (T, TD, TDCO₂), a certainement permis de favoriser l'absorption en eau et en nutriments. Cependant, après 5 ans d'application des traitements, le réchauffement (T) a diminué la production racinaire et accéléré la décomposition d'une litière standard. L'augmentation du CO₂ a permis de compenser l'effet négatif du réchauffement sur la production racinaire. Le changement climatique (TDCO₂) a accéléré les entrées mais aussi les sorties (décomposition et respiration accélérées) de carbone du sol. De part, l'effet négatif

du réchauffement sur la production aérienne et souterraine sur le moyen terme et sur la demande en nutriment, les matières organiques se sont accumulées dans le sol, contrairement à l'augmentation du CO₂ qui a diminuée cette quantité.

Dans un contexte de changement climatique, la production racinaire semble en partie maintenue ainsi que les stocks de matière organique dans les sols. Les processus souterrains (croissance, mortalité, décomposition) et la respiration du sol se sont accrus. A l'avenir, le bilan de CO₂ et des différents gaz à effet de serre pourrait être négatif et accentuer le changement climatique.

Mots Clés : Prairies permanentes, changement climatique, fonctionnement, système racinaire, démographie, risque de mortalité, décomposition, flux de CO₂

ABSTRACT

In Europe, grasslands occupy 25% of the land area and nearly 40% of the agricultural area. Many ecosystem services depend on this ecosystem such as forage production, reservoir of plant and animal diversity and ability of carbone storage in soils. In a context of climate change and agricultural abandonment (extensification of grassland in upland), current research interest to estimate the storage capacity of carbon in the soil with the maintenance of ecosystem services.

This thesis aims to observe in situ the effects of major determinants of climate change (air temperature, precipitation, atmospheric CO₂ concentration) on the functioning of the root system and determinants of carbon storage on extensive permanent grasslands. This study examines the influence of projected climate change scenario by 2080 for the center of France. This scenario (Accacia A2) provides an increase in air temperature of 3.5°C (T) and atmospheric CO₂ concentration of 200 μmol mol⁻¹ (CO₂) and a reduction in summer precipitation by 20% (D).

A follow-up of root cohorts for 3 to 4 years with the Minirhizotron is performed to monitor the demography (growth, mortality, life span and risk of mortality). The potential growth in ingrowth core is followed over a year after 4 years of climate change along with measures of root litter decomposition and soil respiration.

After 3 years of experiment, we observed a positive effect of air warming (T) and climate change (TDCO₂) on root production and climate change and a decreasing of root life span under air warming. An increasing of root fineness under warmed conditions (T, TD, TDCO₂) should facilitate nutrients and water uptake. After 5 years of experiment, air

warming (T) decreases the root production, root life span and accelerates decomposition of root litter. The increase in CO₂ offset the negative effect of air warming on production. Climate change (TDCO₂) accelerates the inputs but also outputs (decomposition and respiration were accelerated) in soil carbon. With the negative effect of air warming on above and belowground production in the medium term and nutrient demand, organic matter accumulated in the soil, whereas the increase of atmospheric CO₂ concentration has reduced this amount.

In a context of climate change, root production and the stock of organic matter in soils seems to be partly retained. However, with the acceleration of belowground process (growth, mortality, decomposition), soil respiration was increased. The CO₂ and the others greenhouse gas emissions balance could be negative and accentuate climate change in the future.

Key Words: Pasture, climate change, functioning, root system, demography, risk of mortality, decomposition, CO₂ flux

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : A : Evolution de la concentration atmosphérique en CO ₂ des derniers 400 000 ans avec le cercle indiquant la concentration actuelle (d'après Petit et al., 1999, Years BP*000 = milliers d'années avant le présent). B : Evolution de la courbe de Keeling de la concentration atmosphérique (ppm : partie par millions) en CO ₂ à Mauna Loa, Hawaï.....	19
Figure 2 : A : Contribution à l'échelle mondiale des différents secteurs aux émissions totales de gaz à effet de serre anthropiques en 2004 (la foresterie inclut le déboisement), B : Emissions annuelles des gaz à effet de serre anthropiques dans le monde en Giga tonnes équivalent CO ₂ entre 1970-2004 (GIEC ou IPCC, 2007).....	20
Figure 3 : Stock de carbone dans les 9 principaux écosystèmes et répartition dans les parties aériennes et souterraines en PgC (10 ⁹ t C) (Données extraites du rapport du GIEC, 2001).....	23
Figure 4 : A : Part des prairies permanentes dans la Surface Agricole Utile (SAU) du territoire européen. Les données sont issues d'une Enquête Structure de Eurostat (2000) et la cartographie a été réalisée par l'Institut de l'Elevage (2006). B : Evolution de la surface occupée par les prairies permanentes et temporaires en France. (Agreste Recensements agricoles 1970, 1979, 1980, 1988, 2000, Enquête Structure 2003 et 2005 de l'Institut de l'Elevage).....	25
Figure 5 : Fonctionnement des écosystèmes et interaction avec les sociétés humaines, adapté de Chapin et al., (2000). (site internet de la Société Française d'Ecologie).....	26
Figure 6 : Représentation du cadre conceptuel proposé par Lavorel & Garnier (2002) sur les effets des changements environnementaux sur la structure des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes.	30
Figure 7 : Cadre conceptuel de la thèse adapté de Gounot & Bouché, (1974) et Pendall et al., (2004a). Remarque : Les herbivores ne sont pas représentés comme compartiment avec des flux entrants et sortants car ils sont inclus dans la gestion.....	32
Figure 8 : Profil racinaire d'espèce de prairie (à gauche les travaux de Phillips, 1963 et à droite Lolium multiflorum, Kutschera, 1960 ;).....	35
Figure 9 : Schéma d'une coupe longitudinale d'une racine de graminée (adapté de Esau, 1941).....	39
Figure 10 : Schéma des complexes organo-minéraux adapté de Bonneau & Souchier (1979).	51
Figure 11 : Lien entre l'eau du sol et la texture (Bonneau & Souchier, 1979 ; Duchaufour, 1991).....	59

Figure 12 : Les cinq sources principales de CO ₂ du sol ordonnées suivant le turnover et le temps de résidence moyen du carbone dans le sol (adapté de Kuzyakov, 2006).....	65
Figure 13 : Réseau trophique et fonctions de la faune du sol (CNRS, © Amélie Rochedreux)	66
Figure 14 : Schéma adapté de Pendall et al., (2008) des effets interactifs de l'augmentation de la température, de la diminution des précipitations et de l'augmentation en CO ₂ atmosphérique sur la plante, les compartiments de matière organique du sol et l'eau du sol (ligne pleine : effet direct, ligne en pointillée : effet indirect ; - : effet négatif, + : effet positif, +/- : effet variable ; + et - : photosynthèse et respiration). Remarque : les nutriments ne sont pas représentés.....	79
Figure 15 : Prélèvement des monolithes (octobre 2004).....	88
Figure 16 : Représentation schématique du dispositif additif.....	89
Figure 17 : Photographie d'un anneau, unité expérimentale, comportant quatre monolithes.	90
Figure 18 : Photographies des dispositifs de Theix (A) et Crouël (B).....	91
Figure 19 : Schéma de l'organisation du dispositif expérimental IMAGINE et de ma thèse permettant la rédaction des chapitres (Minirhizotron 1 : données utilisées pendant ma thèse, Minirhizotron 2 : données utilisées pour une comparaison de méthode avec l'ingrowth core, non publiée).....	92
Figure 20 : Schéma representative d'un tube de Minirhizotron dans lequel s'insère la camera (Gauche) et exemple d'images d'un profil racinaire (3 images) suivi sur 4 dates (Droite).	92
Figure 21 : Schéma explicatif des prélèvements d'ingrowth core.	93
Figure 22 : Photographie de la LICOR 6400 à droite et de la chambre de mesure de la respiration du sol à gauche.	93
Figure 23 : Seasonal variations in a) monthly precipitation and air temperature and b) the difference between precipitation and potential Penman evapotranspiration (PET, mm month ⁻¹), for control (C) and warmed (T) treatments during the experimental period. Results are expressed as means plus standard errors (air temperature only, n = 28 to 31).....	105
Figure 24 : Effects of climate treatment on seasonal variations in volumetric soil water content (0-20 cm). Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5 °C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20 %); TDCO ₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO ₂ enrichment (+200 μmol mol ⁻¹). Vertical bars correspond to standard error (n= 2-5). Horizontal lines correspond to value of soil water potential measured at field capacity (0.03 MPa) and at wilting point (1.5 MPa). sp = spring; su = summer; aut = autumn; wint = winter.	106

Figure 25 : Effects of climate treatment on seasonal dynamics in root growth and mortality rates. Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5 °C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20 %); TDCO₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO₂ enrichment (+200 μmol mol⁻¹). Vertical bars correspond to standard error (n=5). sp = spring; su = summer; aut = autumn; wint = winter. Stars are shown for treatment significant effect (P < 0.05). 107

Figure 26 : Cumulative new root length, root length mortality and standing root length (mm cm⁻²) measured over three years, for three diameter classes (C1 ≤ 0.1 mm, 0.1 < C2 ≤ 0.2 mm, C3 > 0.2 mm) and for all roots, subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5 °C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20 %); TDCO₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO₂ enrichment (+200 μmol mol⁻¹). Vertical bars correspond to standard error (n=5). Different letters correspond to statistical differences (P ≤ 0.05). ns: P>0.05. 109

Figure 27 : Seasonal variations at a monthly rate of air temperature (°C, symbols) at both site (Theix and Crouël) and rainfall or rainfall – evapotranspiration (mm, bars) for four treatments C T, TD and TDCO₂ from January 2009 to April 2010. Vertical bars correspond to standard error calculated with daily temperature, n=28 to 31. 132

Figure 28 : (A) Cumulative production of new root (g m⁻²) and (B) root growth rate (g m⁻² day⁻¹) in ingrowth core measured between march 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Vertical bars correspond to standard error, n=5; p (p value with n.s.: P>0.05; *: P<0.05; ***: P<0.001) and F (F-ratio) per date or for a split-plot model for root growth rate (Tr : Treatment, degree of freedom: 3, D : Dates, d.f. : 8, Tr*D, d.f. : 24). 135

Figure 29 : Root (A) fineness (m cm⁻³), (B) specific root length (m g⁻¹), (C) mean root diameter (mm), (D) root density (g cm⁻³), (E) root nitrogen content (%) and (F) C : N ratio for root produced in ingrowth core realised between march 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Vertical bars correspond to standard error, n=5, n.m. (root morphology in third harvest was not measured), p (p value with n.s.: P>0.05; *: P<0.05; ***: P<0.001) and F (F-ratio) per date and for a split-plot model (Tr : Treatment, degree of freedom: 3, D : Dates, d.f. : 8, Tr*D, d.f. : 24). 137

Figure 30 : Soil respiration (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) between march 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Vertical bars correspond to standard error, n=5, p (p value with n.s.: P>0.05; *: P<0.05; ***: P<0.001) and F (F-ratio) per date and for a split-plot model (Tr : Treatment, degree of freedom: 3, D : Dates, d.f. : 8, Tr*D, d.f. : 24)..... 139

Figure 31 : Linear regressions between soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), root growth rate ($\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (d: days), soil NO_3^- ($\mu\text{gN g}^{-1}$ dry soil) and root C : N ratio in ingrowth core measured between march 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Line is linear regression or exponential decay for C, TDCO₂ and T, TD, n=5, R² is coefficient of determination (adjusted for degree free 137)..... 139

Figure 32 : Simple regression between root growth rate ($\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (d: days) and root C : N ratio in ingrowth core measured between march 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Line is linear regression for C, T, TD and TDCO₂, n=5, R² is coefficient of determination (adjusted for degree free 137)..... 140

Figure 33 : Percentage of remaining mass during litter bags incubations for three mesh size (1000 μm : Microflora + Microfauna + Microflora, 50 μm : Microflora + Microfauna and 5 μm : Microflora) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ expressed in days (a,b,c) or in degree days (d, e, f) (vertical error bar: standard error; n=5)..... 157

Figure 34 : Decomposition rate k (10^{-4} days) calculated using exponential decay (Olson, 1963) of proportion of biomass remaining after litter bags incubations with three mesh size (1000 μm : Microflora + Microfauna + Microflora, 50 μm : Microflora + Microfauna and 5 μm : Microflora) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (a,b are rank for the treatment effect p<0.05; error bar: standard error; n=5). 158

Figure 35 : Decomposition rate k (10^{-4} days) calculated using exponential decay (Olson, 1963) of proportion of NDF, ADF, ADL (Van Soest, 1963) remaining after litter bags incubations with three mesh size (1000 μm : Microflora + Microfauna + Microflora, 50 μm : Microflora + Microfauna and 5 μm : Microflora) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (a,b are rank for the treatment effect p<0.05; error bar: standard error; n=5). 161

Figure 36 : Monthly precipitation (mm) and mean air temperature ($^{\circ}\text{C}$) between January 2008 and April 2010 in site 1 (C) and site 2 (T, TD, TDCO₂). Means and standard errors are presented (air temperature only, n = 28 to 31) 175

Figure 37 : Soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) measured between June 2008 and April 2010 in monolith with vegetation (A) or in monolith with bare soil (B) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (error bar: standard error; mean, n=5)..... 177

Figure 38 : Soil volumic water (%) content and soil temperature ($^{\circ}\text{C}$) measured between June 2008 and April 2010 in monolith with vegetation (above part) or in monolith with bare soil (below part) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (error bar: standard error; mean, n=5 for soil temperature and n=1 to 5 for soil water content due to gap filling). 178

Figure 39 : Relationship between soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and soil temperature ($^{\circ}\text{C}$) or relative humidity (%) measured between June 2008 and April 2010 for 29 dates in monolith with vegetation or in bare soil for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (mean, n=5). R² : Coefficient of determination and p-value for each regression. The significance of treatment effect on regression line (intercept, slope) is indicated by treatment effect : n.s. : p>0.05; *: p ≤ 0.05; **: p ≤ 0.01; ***: p ≤ 0.001. 180

Figure 40 : Relationship between soil and heterotrophic respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) measured between June 2008 and April 2010 for 29 dates for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (mean, n=5). Coefficient of determination and p-value for each regression. The significance of treatment effect on regression line (intercept, slope) is indicated by treatment effect : n.s. : p>0.05; *: p ≤ 0.05; **: p ≤ 0.01; ***: p ≤ 0.001. 181

Figure 41 : Schéma simplifié de la théorie du « Mining » adapté de Fontaine et al., (2011) avec les variables climatiques (T : Température de l'air, H₂O : Précipitations, CO₂ : Concentration atmosphérique en CO₂) affectant les compartiments Plante, Eau du sol, Micro-organismes du sol (- : corrélé négativement). 190

Figure 42 : Masse (g m^{-2}) des différents compartiments (Racine, Rhizome, POMc, POMf, AOM) pour les trois strates (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les traitements climatiques (C, T, TD et TDCO₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif. 197

Figure 43 : SRL (longueur spécifique racinaire, m g^{-1}), densité des tissus racinaires (g cm^{-3}), finesse (m cm^{-3}), teneur en NDF, ADF et ADL sans les cendres des racines dans les trois strates (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les traitements climatiques (C, T, TD et TDCO₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif. 198

Figure 44 : Teneur en carbone (%C) des différents compartiments (Racine, POMc, POMf, AOM) pour les trois strates (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les traitements climatiques (C, T, TD et TDCO₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif. 201

Figure 45 : Teneur en azote (%N) des différents compartiments (Racine, POMc, POMf, AOM) pour les trois strates (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les traitements climatiques (C, T, TD et TDCO₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif. 202

Figure 46 : Quantité (g m^{-2}) de carbone (C) (A) et d'azote (N) (B) dans les différents compartiments (Racine, POMc, POMf, AOM) pour l'ensemble du profil pour les traitements

climatiques (C, T, TD et TDCO ₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif.....	203
Figure 47 : Relation entre la quantité (g m ⁻²) d'azote dans les exportations des fauches entre 2005 et 2009, dans la biomasse aérienne, les collets et les racines à la destruction en avril 2010 et la quantité (g m ⁻²) d'azote présente dans la matière organique agrégée (AOM) pour les quatre traitements climatique C, T, TD et TDCO ₂ (Coefficient de détermination R ² et p-value (n.s. non significatif ; *p<0.05 ; **p<0.01 ; ***p<0.001, n=5).....	204
Figure 48 : Schéma récapitulatif des principales tendances observées lors de cette thèse après 5 années de changement climatique sur la partie aérienne, racinaire et le continuum des litières (En rouge, effet du réchauffement C vs T, et en bleu, effet du changement climatique C vs TDCO ₂) (Flèche : sens vers le haut effet positif, vers le bas effet négatif, la longueur représente l'intensité, MR : Minirhizotron, IgC : Ingrowth Core, ? : Hypothèse ou variable non mesurée, POM : Particule Organic Matter, c, coarse ou f, fine, AOM : Agregated Organic Matter, Disque grisé Communautés de décomposeurs, C. composition chimique %carbone, azote, fibres pariétales).....	211

TABLES DES TABLEAUX

Tableau 1 : Distribution de la matière organique dans les sols de différents types d'écosystèmes (F.d.b. : Formations désertiques buissonnantes, * : pas de données disponibles, Schlesinger, 1997).....	23
Tableau 2 : Liste des paramètres accessibles par les différentes méthodes d'analyse du système racinaire (+ : mesuré, +/- : incertitude ou estimation, * avec marquage isotopique). 36	
Tableau 3 : Estimation de la production des différents rhizodépôts d'après une revue de la littérature (Nguyen, 2003).....	41
Tableau 4 : Liste de variables racinaires et les corrélations (+, - ou 0) présumées ou montrées avec leurs liens fonctionnels (adapté de Roumet et al., 2006).....	49
Tableau 5 : Récapitulatif de l'analyse bibliographique de cette thèse en nombre d'articles des effets positifs, négatifs ou nuls (+, -, 0) de l'augmentation de la température (T ₊), de la diminution des précipitations (H ₂ O ₋), de l'augmentation du CO ₂ atmosphérique (CO ₂₊) et des interactions sur différentes variables souterraines de l'écosystème prairial.	77
Table 6 : Effects of climate treatment and seasons on root length growth and mortality rates (mm cm ⁻² day ⁻¹) recorded from April 2006 to January 2009.	108
Table 7 : Effects of warming, summer precipitation reduction, elevated CO ₂ and combined climate change drivers on root length growth, mortality rates, cumulative new root length, mortality and standing root length measured during the three-year study period. Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5°C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20%); TDCO ₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO ₂ enrichment (+200 μmol mol ⁻¹).	110
Table 8 : Effects of climate treatment, root diameter classes and year on cumulative new root length, root length mortality and standing root length (mm cm ⁻²) measured during the three-year study period.	111
Table 9 : Median root longevity (days) ± standard error (n=5) calculated from Kaplan-Meier analysis (50% of surviving roots) and for three diameter classes (C1 ≤ 0.1 mm, 0.1 < C2 ≤ 0.2 mm, C3 > 0.2 mm) and for all roots under different climate change treatments and for the three-year study period. Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5°C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20%); TDCO ₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO ₂ enrichment (+200 μmol mol ⁻¹).	112

Table 10 : Proportional hazards regression performed on pooled root lifespan data collected from 2006 to 2008. The parameter estimate and chi-square statistic for each model covariate is shown, for the effects of A) all treatments, B) air warming, C) summer precipitation reduction, D) elevated CO₂, and E) 2080 climate scenario..... 114

Table 11 : Proportional hazards regression performed on pooled root lifespan data stratified by year of appearance, season of appearance, class diameter, and treatment. The parameter estimate and chi-square statistic for each model covariate is shown. 115

Table 12 : Root phytomass (g m⁻²), SRL Specific Root Length (m g⁻¹), tissue density (g cm⁻³), fineness (m cm⁻³), diameter (mm), N content (%), C : N ratio and soil NH₄⁺ and NO₃⁻ (µg N g⁻¹ dry soil) on initial standing harvest core in march 2009 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Mean ± standard error, n=5; p (p value with n.s.: P>0.05; *: P<0.05; ***: P<0.001) and F (F-ratio)_{3, 19}. 134

Table 13 : Root residence time (days) calculated as Allard et al., (2005) : initial standing biomass divided by production over the period and standardised on one year, root growth rate (g m⁻² d⁻¹) (d: days), soil NH₄⁺ and NO₃⁻ (µgN g⁻¹ dry soil) and soil respiration (µmol CO₂ m⁻² s⁻¹) subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Mean ± standard error, n=5; p (p value with n.s.: P>0.05; *: P<0.05; ***: P<0.001) and F (F-ratio) for a split-plot model (Tr : Treatment, degree of freedom: 3, D : Dates, d.f. : 8, Tr*D, d.f. : 24). Small letter indicates the difference between treatments based on multiple range test..... 136

Table 14 : Climate data with rainfall (mm), sum of degree days and mean air temperature between each harvest date (Days: number of days between two dates) for both site (Theix and Crouël and Treatment C, T, TD and TDCO₂ 156

Table 15 : *P* (P value with n.s.: P>0.05; *: P<0.05; ***: P<0.0001) and *F* (F-ratio) of split-plot model ANOVA for different data (% of mass, NDF, ADF, ADL, N, C remaining (relative value from initial) and two ratios ADL : N and C : N) with different factors Climate treatment (Tr), Mesh size (M), and Dates (D) and interactions Tr*M, Tr*D, M*D and Tr*M*D. Plot replicate (ring) was nested within placement and was considered a random factor. 159

Table 16 : Mean ± se (standard error; n=5) of % of mass, NDF, ADF, ADL, N, C remaining (relative value) and two ratios ADL : N and C : N for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ with three mesh size (1000µm : Microflora + Microfauna + Microflora, 50µm : Microflora + Microfauna and 5µm : Microflora) at initial (April 2009) and final date (April 2010), small letters correspond to multiple range test for the effect of climatic treatment for one mesh and one variable. 160

Table 17 : Effects of climate treatment (C, T, TD, TDCO ₂), ring nested in treatment, dates and interaction (treatment*date) on soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), temperature ($^{\circ}\text{C}$) and soil water content (%) recorded from June 2008 to April 2010 in monoliths with bare soil and with vegetation.	176
Table 18 : Effects of climate treatment (C, T, TD, TDCO ₂), ring nested in treatment, dates and interaction (treatment*date) on autotrophic and heterotrophic respirations ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) estimated from June 2008 to April 2010 in monoliths with vegetation developed with a linear model.	179
Table 19 : Effects of climate treatment (C, T, TD, TDCO ₂), ring nested in treatment, dates and interaction (treatment*date) on autotrophic and heterotrophic respirations ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) estimated from June 2008 to April 2010 in monoliths with vegetation developed with a exponential quadratic model (Saiz et al., 2007).	179
Table 20 : Effects of climate treatment (C, T, TD, TDCO ₂) on root, rhizome and total (root + rhizome) biomass (g m^{-2}) at the final harvest (April 2010) in monoliths with vegetation. Means and standard errors are presented (n=5)	181
Tableau 21 : Résultats statistiques (ddl : degré de liberté ; F : valeur de Fisher ; p : p-value avec n.s. non significatif ; *p<0.05 ; **p<0.01 ; ***p<0.001, n=5) des effets des traitements climatiques et des strates pour l'ensemble de la carotte de sol (« Quantité ») et l'effet des traitements par strate (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les variables de teneur en carbone (%C), en azote (%N), le ratio C/N, la masse (g m^{-2}) et la quantité de C ou de N (g m^{-2}) pour les compartiments racine, POMc, POMf et AOM (Aucune analyse chimique n'est faite sur les rhizomes).....	199
Tableau 22 : Résultats statistiques (ddl : degré de liberté ; F : valeur de Fisher ; p : p-value avec n.s. non significatif ; *p<0.05 ; **p<0.01 ; ***p<0.001, n=5) des effets des traitements climatiques et des strates pour l'ensemble de la carotte de sol (« Qualité ») et l'effet des traitements par strate (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les variables : SRL (longueur spécifique racinaire, m g^{-1}), densité des tissus racinaires (g cm^{-3}), finesse (m cm^{-3}), teneur en NDF, ADF, ADL sans les cendres (%).	200

1^{er} Chapitre

INTRODUCTION

L'effet de serre : origine naturelle et anthropique.

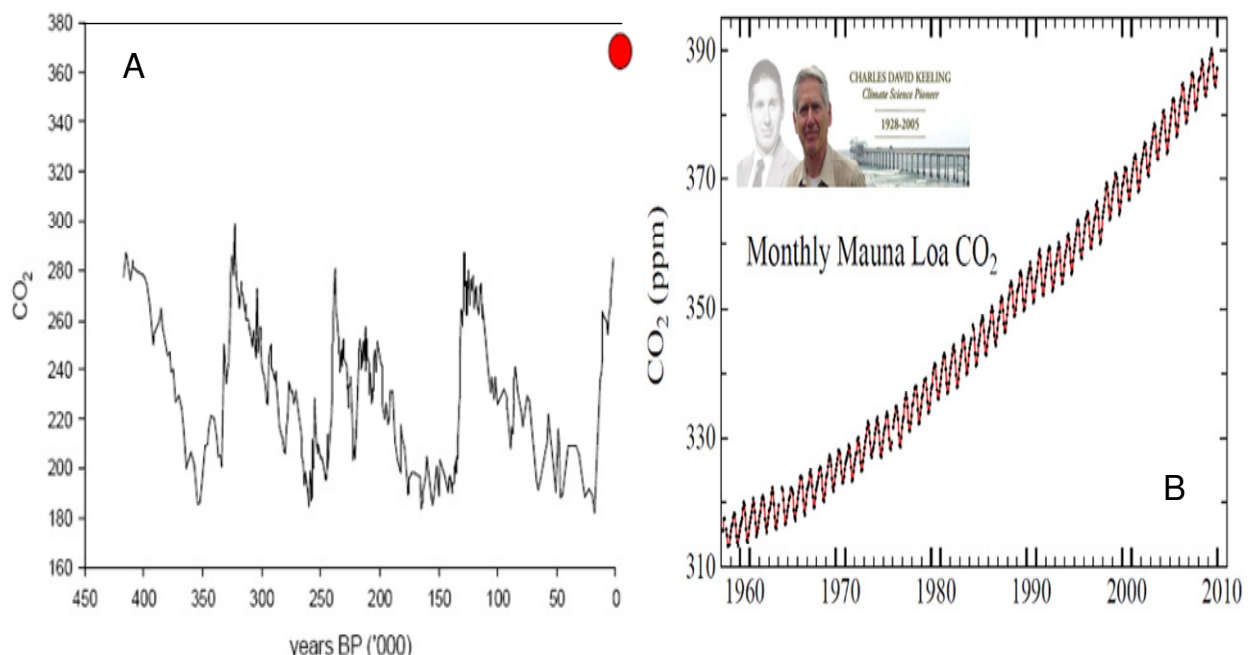
Le rayonnement solaire est la source d'énergie principale des écosystèmes sur Terre à l'exception des fonds marins. Lorsque ce rayonnement arrive au niveau de l'atmosphère, une partie est directement réfléchiée vers l'espace ($\approx 30\%$), par les nuages ($\approx 20\%$), les diverses couches de l'atmosphère ($\approx 6\%$), et la surface de la terre ($\approx 4\%$) qui comporte notamment une part non négligeable de glace, particulièrement réfléchissante. Le reste est absorbé par le sol, les océans et l'atmosphère, puis finalement réémis vers l'espace sous forme de rayonnement infrarouge. Cependant, une grande partie de ce rayonnement infrarouge est interceptée par des gaz absorbants présents naturellement dans l'atmosphère. Ils en récupèrent l'énergie et chauffent. Tout comme la surface de la terre, ils vont dissiper cette énergie en émettant à leur tour des infrarouges, dont une partie retourne vers le sol, le chauffant donc une deuxième fois après que l'énergie solaire l'ait fait une première fois. Cette interception de chaleur conduit donc ces gaz à effet de serre, puis l'atmosphère basse (la troposphère), puis la surface de la Terre, à être plus chauds que si le rayonnement infrarouge passait à travers l'atmosphère sans être intercepté. Le système finit toujours par s'équilibrer, mais avec une température de surface supérieure à celle qu'il y aurait si ces gaz n'étaient pas présents. L'énergie « piégée » par l'effet de serre naturel conduit à une augmentation de la température en surface, essentielle au maintien et au développement de la vie. Sans cet effet de serre, la surface de la Terre aurait une température moyenne de -18°C au lieu de $+15^{\circ}\text{C}$.

1. Les gaz à effet de serre.

La vapeur d'eau est le gaz à effet de serre le plus important quantitativement. Ensuite viennent le dioxyde de carbone (CO_2), le méthane (CH_4), le protoxyde d'azote (N_2O) et l'ozone (O_3). Bien que la plupart des gaz à effet de serre soit d'origine naturelle (ex : la vapeur d'eau produite au-dessus des océans), certains sont uniquement dus à l'activité humaine (ex : les CFC ou chlorofluorocarbures) ou bien voient leur concentration dans l'atmosphère augmenter en raison de cette activité (ex : le CO_2 , le CH_4 , le N_2O par l'agriculture). Les gaz à effet de serre n'ayant pas la même structure moléculaire, ils n'ont pas le même pouvoir de réchauffement de l'atmosphère. Il a été défini pour chaque gaz un PRG (Pouvoir de Réchauffement Global par rapport au CO_2) qui permet de les comparer entre eux (CO_2 : 1 ; CH_4 : 21 ; N_2O : 310 ; Perfluorocarbures : 6500 à 9200 ; Hydrofluorocarbures : 140 à 11700 ; Hexafluorure de soufre : 23900). Il est calculé en fonction de deux paramètres : l'un est la quantité d'énergie qu'il peut intercepter et l'autre est sa durée de résidence dans l'atmosphère.

2. Rôle anthropique

Depuis le début de l'ère industrielle les émissions de dioxyde de carbone et de méthane ont explosé. L'apport de CO₂ en 200 ans a atteint le même ordre de grandeur que sa variation naturelle au cours des derniers 20 000 ans. La concentration actuelle n'a jamais été atteinte durant les derniers 400 000 ans (Figure 1A) et les observations réalisées depuis les années 1960 à Mauna Loa dans l'archipel des îles d'Hawaï montrent l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère (Figure 1B). La modification de l'atmosphère qui en résulte conduit à un effet de serre additionnel, se traduisant par un réchauffement global et, au-delà, par une modification du système climatique de la planète.



3. Observations du GIEC

Les observations réalisées par le GIEC (Groupement Intergouvernemental d'Etudes du Climat ou IPCC) au niveau global montrent que les émissions annuelles de gaz à effet de serre s'accroissent depuis 1970, passant de 28.7 à 49.0 Giga tonnes équivalent de CO₂ en 2004 (Figure 2B). La part la plus importante est celle venant de la combustion des énergies fossiles (56.6%) suivi du déboisement et de la décomposition de biomasse (17.3%) puis de l'agriculture (14%).

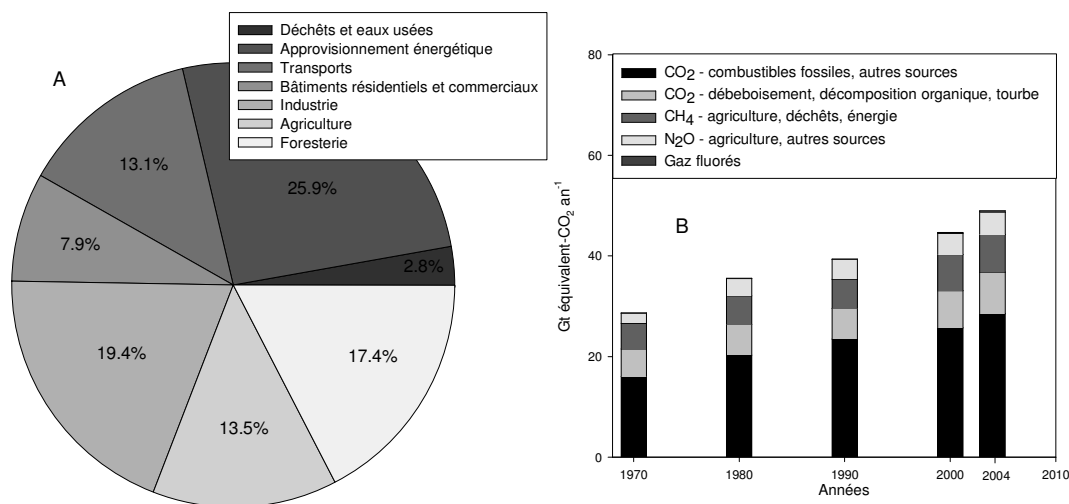


Figure 2 : A : Contribution à l'échelle mondiale des différents secteurs aux émissions totales de gaz à effet de serre anthropiques en 2004 (la foresterie inclut le déboisement), B : Emissions annuelles des gaz à effet de serre anthropiques dans le monde en Giga tonnes équivalent CO₂ entre 1970-2004 (GIEC ou IPCC, 2007).

La répartition par secteur d'activité (Figure 2A) est beaucoup plus équilibrée avec en premier l'approvisionnement énergétique suivi de l'industrie et de la foresterie. Les secteurs des bâtiments résidentiels (8%) et de l'agriculture (14%) semblent émettre la même quantité depuis les dix dernières années (IPCC, 2007).

4. Prévisions par le GIEC.

Le GIEC a entre autre édité deux rapports en 2001 et 2007 décrivant plusieurs scénarios prévisionnels sur l'évolution du climat regroupés en quatre grandes familles. Chaque famille, désignée par un sigle (A1, A2, B1, B2), est supposée correspondre à un projet de société particulier, et les hypothèses de base, portant sur la population, les pratiques agricoles, l'évolution des techniques, servent ensuite à modéliser une consommation d'énergie et une consommation agricole qui sont ensuite converties en émissions de gaz à effet de serre. Dans le cadre de l'expérimentation décrite dans la suite du texte, le scénario A2 a été choisi comme référence d'étude. Il correspond aux hypothèses suivantes :

- le monde évolue de manière très hétérogène ;
- la population mondiale atteint 15 milliards d'individus en 2100, sans cesser de croître ;
- la croissance économique et la pénétration de nouvelles technologies énergétiquement efficaces sont très variables selon les régions.

A la fin du siècle, les modèles prévoient des concentrations atmosphériques en CO₂ situées entre 540 et 970ppm (ANNEXE 1), qu'il faut comparer avec une concentration avant la révolution industrielle de 280ppm et avec une concentration actuelle d'environ 380ppm.

L'accroissement moyen de la température de surface est estimé entre 1,5 et 6°C de 1990 à 2100 (ANNEXE 1).

Une comparaison des scénarios les plus récents de l'évolution de la pluviométrie saisonnière dans trente deux régions du monde faite par le GIEC montre une tendance à l'augmentation pour l'Europe du Nord (0 à +3% par décennie) au printemps, à l'automne et en hiver. En revanche pour les zones Europe du Sud et Afrique du Nord, les modèles prédisent une réduction de la pluviométrie estivale (de -0,2 à -6% par décennie), qui pourrait également intervenir en Europe du Nord (de -1,8 à +0,8% par décennie).

On retiendra ainsi parmi les conclusions très probables (à plus de 95%) :

- une augmentation des températures maximales et de la fréquence des jours chauds,
- une augmentation des températures minimales et une diminution de la fréquence des jours froids (ou encore des gelées).

Dans ce contexte de changement global intégrant les variations de climat, d'occupation des terres, de gestions..., les écosystèmes terrestres peuvent jouer un rôle majeur dans la régulation de la concentration atmosphérique en gaz à effet de serre (CO₂, N₂O, CH₄...).

Compartiments de carbone (C) et répartition des écosystèmes à la surface du globe

L'inventaire des réservoirs de carbone (C) mondiaux, réalisé ces dernières décennies, illustre que les fonds océaniques correspondent au compartiment principal. Le carbone organique du sol constitue le 2^{ème} plus gros compartiment et le principal réservoir du cycle continental du carbone. Il contient 1580 Pg de C (P = Péta = 10^{15}) sur 1m de profondeur, et 2500 Pg de C sur 2m de profondeur. C'est plus que ce que contiennent la végétation (610 à 650 Pg) et l'atmosphère (750 Pg) (Batjes, 1996 ; Kumar et al., 2006). Une part importante du C de l'atmosphère (16%) est fixée annuellement par les écosystèmes terrestres. Toutefois une quantité équivalente (120Gt C an^{-1}) retourne vers l'atmosphère par deux sources principales et égales, la respiration du sol et la respiration autotrophe.

La surface des terres émergées qui représente 147 Mkm² émergées (M = Méga = 10^6) est recouverte de nombreux écosystèmes caractéristiques d'une aire biogéographique et nommés à partir de la végétation et des espèces animales qui y prédominent et qui y sont adaptées.

Remarque : En écologie, le terme écosystème fut forgé par Arthur George Tansley en 1935 pour désigner l'unité de base de la « nature » ou environnement et peut se définir comme étant l'ensemble que forme une communauté d'êtres vivants, représentant la biocénose et son environnement ou support géologique, édaphique, hydrologique, climatique... appelé biotope.

Whittaker, (1970) (ANNEXE 2) répartit les écosystèmes suivant 2 ou 3 axes, la température moyenne, les précipitations annuelles ainsi que la latitude (non présentée dans l'ANNEXE). Ces 11 types d'écosystèmes (Tableau 1) se répartissent de manière variable allant de 1.4% de la surface des terres émergées pour les marais, à 16.7% pour les forêts tropicales. Ces écosystèmes se caractérisent aussi par des stocks de carbone variables allant de 41 à 680 PgC des déserts aux zones humides. Cette variabilité s'observe aussi au niveau aérien (de 1 à 110 PgC) entre les déserts et les forêts tropicales qu'au niveau souterrain (de 40 à 640 PgC) entre les déserts et les zones humides (Figure 3).

Tableau 1 : Distribution de la matière organique dans les sols de différents types d'écosystèmes (F.d.b. : Formations désertiques buissonnantes, * : pas de données disponibles, Schlesinger, 1997).

Types d'écosystèmes	M.O. édaphique (kgC m ⁻²)	Surface mondiale (Mkm ²)	% Surface mondiale	Flux C vers sol (tC ha ⁻¹ an ⁻¹)	C org. des sols (Mt C)	C litière (Mt C)
Forêt tropicale	10.4	24.5	16.7	104	255	3.6
Forêt tempérée	11.8	12	8.2	118	142	14.5
Forêt boréale	14.9	12	8.2	149	179	24
Matorral	6.9	8.5	5.8	*	59	2.4
Savane tropicale	3.7	15	10.2	37	56	1.5
Prairie tempérée	19.2	9	6.1	192	173	1.8
Toundra et écosystème alpin	21.6	8	5.4	216	173	4
F.d.b.	5.6	18	12.2	*	101	0.2
Déserts extrêmes, rochers, glaces.	0.1	24	16.3	*	3	0.02
Cultures	12.7	14	9.5	127	178	0.7
Marais	68.6	2	1.4	*	137	0.7
Totaux	175.5	147	100	943	1456	53.4

La plupart des écosystèmes montre toutefois une quantité de carbone plus importante au niveau souterrain qu'aérien (Figure 3). A l'échelle du globe, 90% de tous les profils de sol réalisés dans l'étude de Schenk & Jackson, (2002a) montrent que 50% de toutes les racines se trouvent dans les 30 premiers centimètres et constituent la majorité du carbone du sol (Schenk & Jackson, 2002a).

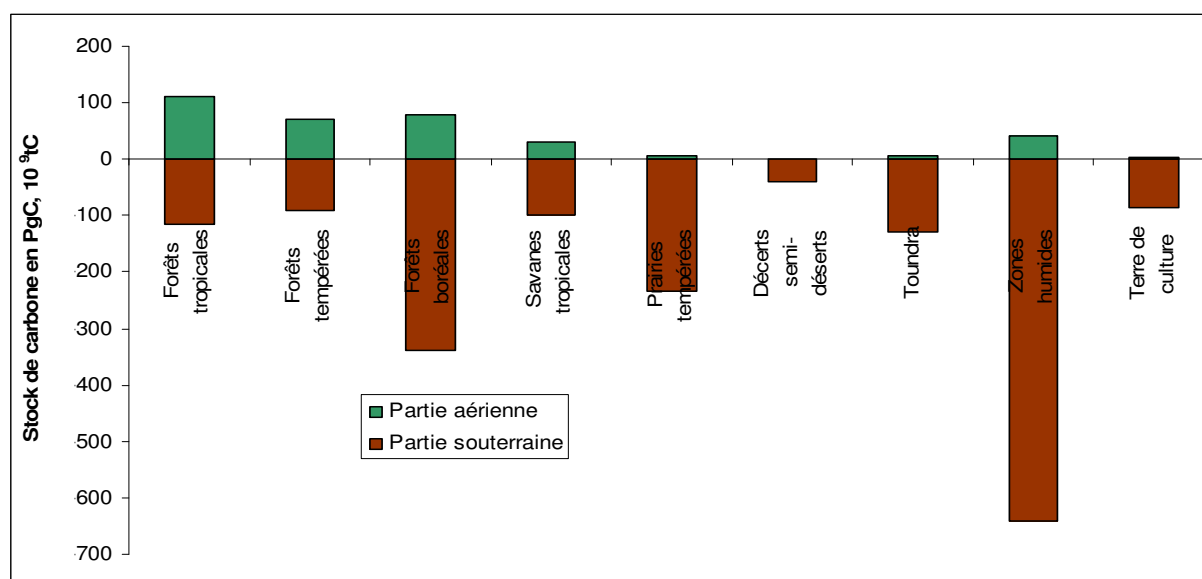


Figure 3 : Stock de carbone dans les 9 principaux écosystèmes et répartition dans les parties aériennes et souterraines en PgC (10⁹t C) (Données extraites du rapport du GIEC, 2001)

Parmi les multiples écosystèmes, un en particulier se distingue. Il s'agit des prairies tempérées. Elles se différencient des autres écosystèmes (Figure 3) car elles stockent 98% de leur carbone dans le sol (Hungate et al., 1997). De plus, le flux de carbone allant vers le sol est le deuxième en importance : $192\text{tC ha}^{-1}\text{ an}^{-1}$, après l'autre écosystème principalement herbacé, la toundra avec $216\text{tC ha}^{-1}\text{ an}^{-1}$ (Tableau 1). Les prairies ne se trouvent que dans des régions définies par un climat allant de 5 à 18°C de température moyenne annuelle et des précipitations allant de 400 à 1300mm par an. Ainsi elles ne recouvrent que 6% de la surface des terres émergées, pourtant elles représentent le troisième stock de carbone souterrain après les zones humides et les forêts boréales (Figure 3).

1. Prairie tempérée permanente : « un écosystème en péril » ?

La prairie permanente représente à l'heure actuelle entre 30 et 35% de la surface agricole utile (SAU) en France et en Europe (Agreste, Eurostat, Figure 4).

Remarque : Les prairies se séparent en plusieurs catégories : prairie permanente, semée depuis longtemps (plus de cinq ans selon la législation européenne), voire engazonnées naturellement (prairies naturelles), prairie temporaire, qui n'est maintenue que quelques années, prairie temporaire et artificielle, généralement semée de légumineuses comme le trèfle, le sainfoin ou la luzerne, qui rentrent généralement dans un système d'assolement (Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales)..

Elle se caractérise socio-économiquement par différents services rendus (MEA, 2005) :

- une valeur marchande quasi nulle mais une ressource alimentaire de bonne qualité nutritive dans les systèmes de production des élevages laitiers ou destinés à la production de viande ;
- des atouts agro-environnementaux pour la production de biens publics comme la qualité de l'eau (surtout lorsque la fertilisation est raisonnée), la protection contre l'érosion et les inondations, le stockage du carbone dans les sols, le maintien de la richesse spécifique, la qualité des produits ou encore le « bien-être » animal. Tous ces biens ou services rendus dépendent du niveau de gestion de la prairie.

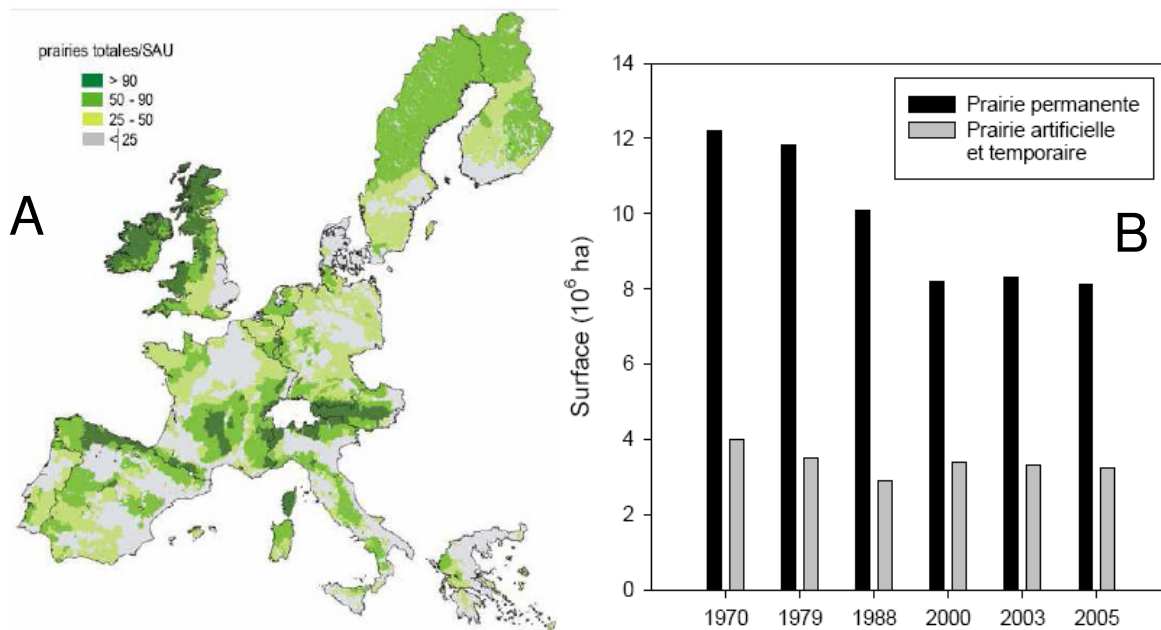


Figure 4 : A : Part des prairies permanentes dans la Surface Agricole Utile (SAU) du territoire européen. Les données sont issues d'une Enquête Structure de Eurostat (2000) et la cartographie a été réalisée par l'Institut de l'Élevage (2006). B : Evolution de la surface occupée par les prairies permanentes et temporaires en France. (Agreste Recensements agricoles 1970, 1979, 1980, 1988, 2000, Enquête Structure 2003 et 2005 de l'Institut de l'Élevage).

Depuis les années 70, les mesures de la Politique Agricole Commune (PAC) ont intensifié les pratiques culturales et ont diminué de 18% en Europe la surface occupée par la prairie permanente dans la SAU (Figure 4). Les surfaces les plus intéressantes d'un point de vue économique se sont vues intensifiées localement et les surfaces les plus contraignantes (non mécanisables, éloignées, peu fertiles, etc.) ont été abandonnées.

Enfin, ces dernières années, les enjeux environnementaux qui s'ajoutent aux demandes énergétiques croissantes de notre société ont augmenté la surface des cultures pour la production de « biocarburants ». D'un autre côté, la prime à l'herbe (prime herbagère agro-environnementale, Film « L'herbe » de Matthieu Levain et Olivier Porte réalisé en 2008) proposée par la PAC pour maintenir les prairies en l'état, risque de devenir moins intéressante face aux différents enjeux socio-économiques ; par exemple les subventions pour produire des biocarburants, des compléments alimentaires comme le soja, le maïs (Le Gall et al., 2007). Pour limiter ces risques, plusieurs orientations sont étudiées afin de revaloriser les prairies et leur rôle agro-environnemental, comme l'extensification des systèmes, qui vise à concilier l'entretien de l'espace et l'alimentation des troupeaux dans les territoires ruraux.

2. Etude du fonctionnement de l'écosystème prairial

Le fonctionnement (Figure 5) des écosystèmes comme les prairies permanentes est affecté par l'action de l'homme, qui agit notamment sur la diversité des communautés. Il peut agir sur

cette diversité de façon directe (extinctions d'espèces par surexploitation ou perte d'habitat) et indirecte en agissant sur les facteurs physiques (climat, pollutions...) et biologiques (introduction de nouvelles espèces...). Le fonctionnement de l'écosystème affecte en retour toute une gamme de services dont l'Homme bénéficie au travers de la production des biens publics (MEA, 2005).

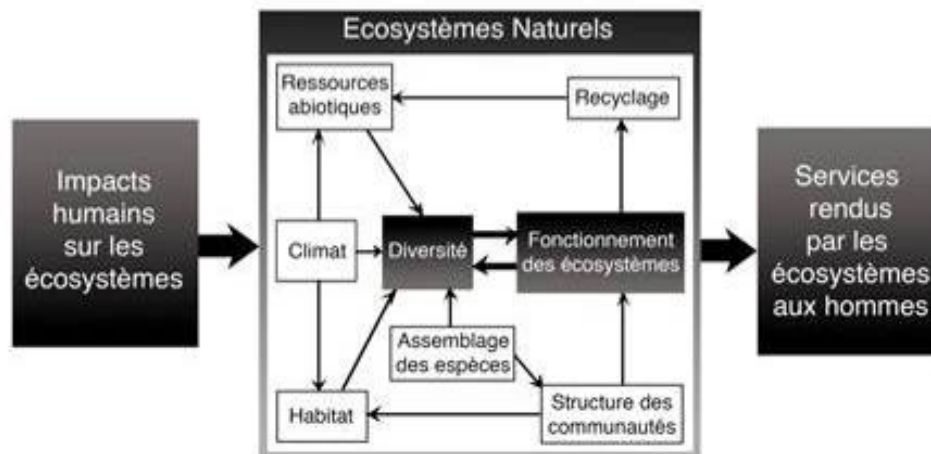


Figure 5 : Fonctionnement des écosystèmes et interaction avec les sociétés humaines, adapté de Chapin et al., (2000). (site internet de la Société Française d'Ecologie).

Aussi, afin d'utiliser au mieux les potentialités socio-économiques et écologiques de cet écosystème, il est nécessaire de mieux comprendre son fonctionnement pour mettre au point des outils de gestion conciliant alimentation des troupeaux, gestion de l'espace, maintien de la biodiversité, limitation des pollutions et stockage de carbone (Communication orale de Lavorel S. au colloque Ecologie 2010).

C'est pourquoi cette thèse réalisée au sein de l'UREP (Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial) s'intègre dans les deux volets scientifiques de l'unité. Le premier concerne le « cycle carbone, azote et effet de serre », l'autre porte sur « la biodiversité, fonctionnement et dynamique des écosystèmes prairiaux ». Ce positionnement de l'unité répond ainsi à des enjeux sociétaux forts notamment dans la demande de stockage ou de réduction des émissions de gaz à effet de serre par le secteur agricole. Les thèses antérieures de Pontes, (2006) et Maire, (2009) ont porté sur les interactions existantes entre les caractéristiques des espèces (« traits ») et le fonctionnement de ces espèces ou de l'écosystème (productivité, capacité d'absorption...). Celle de Personeni, (2004) portait sur un processus particulier, la « décomposition » de différents types de litière. Enfin les travaux de Allard, (2003) et de Teyssonneyre, (2002) ont étudié les effets du changement climatique sur le fonctionnement de l'écosystème prairial dans son intégralité. Pourtant malgré ces

efforts, le fonctionnement souterrain de cet écosystème a été peu étudié dans cette unité mais aussi au niveau international.

Cette thèse permet donc de comprendre comment le changement climatique va affecter le fonctionnement des racines (croissance, mortalité, décomposition) d'une prairie permanente dominée par les graminées ainsi que leur contribution en tant que déterminant majeur dans le processus de stockage de carbone à court-terme et moyen terme. En effet, les stocks de carbone dans le sol pourraient augmenter si les entrées de carbone (formées principalement à partir de la mortalité des tissus aériens et racinaires) et la protection de la matière organique (MO) augmentent (humification et/ou protection par les argiles) et que dans un même temps la minéralisation (production de CO₂ par la respiration lors de la décomposition) par les micro-organismes diminue. Au contraire, le processus de stockage diminuera si la minéralisation augmente avec moins d'entrées de carbone. Toutefois dans les bilans actuels il faut faire la distinction entre stockage de carbone et le bilan général des gaz à effet de serre (N₂O, CH₄...), qui, ramenés en équivalents CO₂, peuvent affecter le stockage de carbone. C'est pour cette raison qu'il est essentiel d'accroître les connaissances sur les effets du changement climatique sur les processus souterrains des prairies permanentes afin de pouvoir les intégrer dans les modèles de prédiction et permettre les prises de décision concernant les politiques agricoles.

2^{ème} Chapitre

ETAT DE L'ART

Les déterminants du fonctionnement prairial

Les prairies permanentes sont le siège d'interactions complexes entre les facteurs du milieu (climat, sol, topographie) et les facteurs de gestion (fauche, pâturage, mode de fertilisation organique ou minérale) actuels ou antérieurs (Louault et al., 2002) qui vont induire un fonctionnement particulier. Celui de l'écosystème prairial relève principalement de deux grandes composantes : la biodiversité fonctionnelle et les cycles biogéochimiques (Loiseau et al., 2002a, b ; Cruz et al., 2002) qui seront développés par la suite. Ces deux composantes regroupent un ensemble de processus qui expliquent les effets de la gestion ou des variables du milieu sur l'ensemble des flux de matière observés et de l'état de l'écosystème (Soussana et al., 2002a, b ; Vertès et al., 2002). Sous nos latitudes, la gestion qui comprend les fauches, le pâturage ou la fertilisation, est obligatoire pour pouvoir maintenir les prairies dans leur état fonctionnel, structurel et spécifique (composition botanique).

1. Cycles biogéochimiques dans l'écosystème prairial

Les cycles biogéochimiques consistent en l'assimilation par les plantes de l'eau, des nutriments (azote, phosphore, soufre...), et du carbone qui représente entre 30 à 50% de la matière organique sèche. Les végétaux assurent ainsi via la photosynthèse, la production primaire nette (PPN) de l'écosystème. Les herbivores consomment une partie de la PPN. Puis en récupérant l'énergie de la PPN, ils en respirent environ 70%. Les déchets ainsi que la majorité de l'azote ingéré sont restitués au sol via les fèces. Ces retours s'accumulent dans le sol ou sont utilisés par les organismes décomposeurs qui produisent à leur tour du dioxyde de carbone (CO₂) et des nutriments assimilables par les végétaux (Soussana et al., 2002a, b) ou par d'autres micro-organismes. Au cours de ces cycles biogéochimiques sur les prairies, les flux de matière exportée par la production animale (produits laitiers, viande...) sont négligeables (quelques kg ha⁻¹ an⁻¹) face aux flux annuels entrants (2000 à 4000kg ha⁻¹ an⁻¹ par la photosynthèse) et sortants (1000 à 3000kg ha⁻¹ an⁻¹ par la respiration de l'écosystème). L'exportation de matière par la production animale est aussi très inférieure à la variation potentielle des stocks de carbone des sols (Soussana et al., 2004).

2. Biodiversité fonctionnelle dans l'écosystème prairial

La deuxième composante qui contrôle le fonctionnement de l'écosystème prairial est la biodiversité fonctionnelle. En effet, les conditions environnementales exercent un filtre sur les espèces en sélectionnant certaines valeurs de traits des espèces. L'expression « trait

biologique » ou « trait fonctionnel » désigne ainsi tout caractère - morphologique, physiologique, biochimique ou encore phénologique - indicateur de la performance ou de l'activité d'un individu. Le fonctionnement des communautés végétales est traduit par ces « traits » (ex : la hauteur des individus, la masse des graines, la surface des feuilles, le diamètre des racines, le profil d'enracinement...) des espèces dominantes qui composent les communautés (Goldberg & Novoplansky, 1997 ; Westoby, 1998). Ces traits ainsi mesurés, deviennent des indicateurs de la réponse des espèces aux variations du milieu (traits de réponses) et/ou ont un effet (traits d'effets) sur le fonctionnement de l'écosystème (Figure 6). Ils possèdent ainsi une fonction pour l'individu et pour l'écosystème. L'approche suppose un certain degré de chevauchement dans le rôle des traits pour articuler la réponse des communautés et les effets sur les écosystèmes. Ces traits fonctionnels de plantes, permettent de classer les différents végétaux dans des types fonctionnels de plantes (TFP). On distingue ainsi des groupes fonctionnels qui se définissent par un ensemble d'espèces caractérisées par un même type fonctionnel dans un milieu donné. Les traits fonctionnels permettent ainsi de relier les performances individuelles d'une plante à son impact sur la communauté (Suding & Goldstein, 2008).

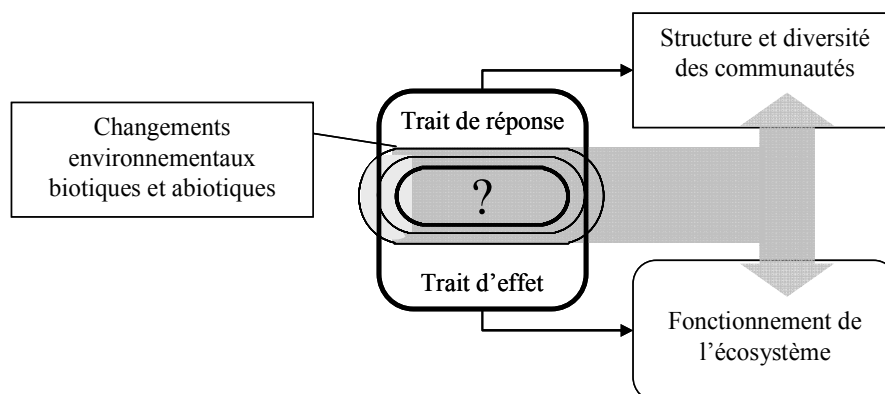


Figure 6 : Représentation du cadre conceptuel proposé par Lavorel & Garnier (2002) sur les effets des changements environnementaux sur la structure des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes.

Pour expliquer le fonctionnement des prairies dans ce type de cadre conceptuel, il est nécessaire de définir la diversité des groupes fonctionnels et des espèces les plus caractéristiques de ces groupes (Hooper & Vitousek, 1997). Ces espèces correspondent aux acteurs majeurs pouvant affecter les mécanismes du fonctionnement. Dans les prairies, une grande partie des espèces sont de la famille des Graminées (Poaceae) (Louault et al., 2005). Dans notre dispositif, plus de 80% de la phytomasse aérienne provient des Graminées et plus de 90% au début de notre expérimentation (Cantarel et al., 2011, soumis).

De nombreuses études ont mis évidence les liens entre les traits et les stratégies fonctionnelles de nombreuses espèces. Ainsi, il a été montré que la surface spécifique foliaire (SLA, surface de feuille par unité de matière sèche) est le reflet de la gestion de l'eau et des nutriments par la plante et de la stratégie d'acquisition de la lumière (Grime et al., 1997 ; Diaz et al., 2004 ; Wright et al., 2004). Au niveau racinaire, la longueur spécifique racinaire (SRL, longueur par unité de matière sèche) est le reflet de la stratégie de la plante pour l'acquisition des nutriments et de l'eau. Plus un système racinaire sera développé en longueur avec une SRL importante, plus la capacité à explorer le milieu et à acquérir les ressources sera importante (Ryser, 2006). De plus, la SRL varie positivement avec la respiration racinaire (Tjoelker et al., 2005) montrant aussi un lien avec l'activité racinaire (croissance, maintien). Ces exemples montrent qu'une analyse de la variation des traits (SLA, SRL) et de leurs relations permet de comprendre comment les espèces fonctionnent (Aanderud et al., 2003 ; Hummel et al., 2007) et peuvent « répondre » à la disponibilité en ressources (lumière, eau, nutriments) le long de gradients environnementaux (Wright & Westoby, 1999 ; Huang, 2001). Toutefois, ces réponses ou ces liens entre environnement et traits ne sont pas aussi claires. En effet, il a été montré que la SRL peut augmenter, diminuer ou rester constant en réponse à une limitation en nutriment (Ryser, 1998).

Dans un premier temps, pour estimer l'effet d'un trait sur l'écosystème, il est nécessaire de calculer une valeur de trait agrégé correspondant à la moyenne pondérée des valeurs de traits des différentes espèces (Gross et al., 2009). Ce trait agrégé calculé détermine ainsi une propriété fonctionnelle de la communauté (Violle et al., 2007) qui est définie comme l'impact des espèces dominantes au sein d'une communauté sur le fonctionnement de l'écosystème. Pour illustrer les groupes fonctionnels d'effets, on peut donner comme exemple l'effet de la qualité chimique (teneurs en azote, carbone, lignine...) de litière qui contrôle en partie la décomposition (Swift et al., 1979). Cette qualité peut varier en fonction de l'origine de la litière (feuille, racine) (Austin et al., 2009) et des espèces (Silver & Miya, 2001 ; Dijkstra et al., 2006) et affecter ensuite les communautés des décomposeurs.

Capacité de stockage de carbone dans l'écosystème prairial

La capacité de stockage en carbone de l'écosystème prairial dépend de nombreux déterminants tels que la croissance et la mortalité des végétaux, l'activité microbienne, les variables pédoclimatiques, la gestion. Cette fonction de stockage est ainsi dépendante du fonctionnement global de l'écosystème prairial et par conséquent des deux grandes composantes que sont la biodiversité fonctionnelle et les cycles biogéochimiques (Loiseau et al., 2002a), détaillées auparavant.

Remarque : Cette capacité correspond au captage et stockage du carbone de l'atmosphère dans des puits de carbone (comme les océans, les forêts et les sols) par le biais de processus physiques et biologiques tels que la photosynthèse. Un stockage est positif si les entrées sont supérieures aux sorties et négatif dans le cas contraire.

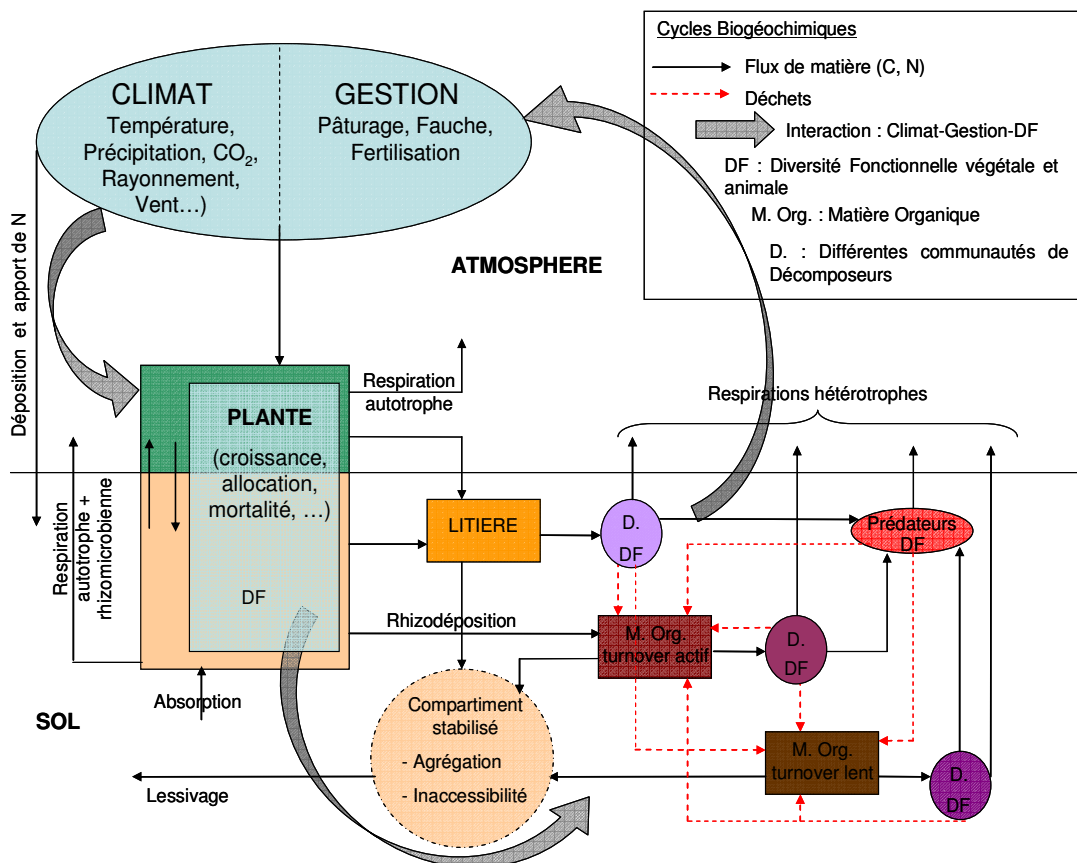


Figure 7 : Cadre conceptuel de la thèse adapté de Gounot & Bouché, (1974) et Pendall et al., (2004a). Remarque : Les herbivores ne sont pas représentés comme compartiment avec des flux entrants et sortants car ils sont inclus dans la gestion.

Ce schéma (Figure 7) représente les principaux flux de matière (C, N,...) dans les cycles biogéochimiques de l'écosystème prairial comme l'entrée de carbone par la photosynthèse, l'absorption de l'eau et des nutriments par les racines, la production et la décomposition de litière, le lessivage et les flux respiratoires d'origine autotrophe et hétérotrophe. Il montre que le fonctionnement de l'écosystème prairial dépend du climat, de la

gestion, des végétaux et des organismes du sol (Chapin et al., 2000). Ainsi le climat et la gestion interagissent avec la diversité fonctionnelle (plante, organismes du sol) affectant l'ensemble des processus du sol comme la croissance et la mortalité racinaire, la rhizodéposition et l'ensemble du flux respiratoire. Le stockage de carbone dans le sol doit ainsi être affecté par le climat, la gestion et la diversité fonctionnelle.

Dans le sol, plusieurs compartiments de matière organique sont présents (Figure 7) allant des matières organiques « fraîches » facilement dégradables (litière, exsudat...) comme le « compartiment de carbone actif », aux matières organiques agrégées qui deviennent plus récalcitrantes sous l'action de protection physico-chimique, définies comme « compartiment à turnover lent ou passif ». On parle aussi de continuum des litières. Les différents types ou qualités de carbone sont plus ou moins vite minéralisés, de quelques heures pour le compartiment actif (composés solubles, acides aminées...) à plusieurs années ou siècles pour le compartiment passif (tourbe, humus... avec à l'extrême le pétrole et le charbon). Les nombreux organismes décomposeurs du sol sont ainsi sensibles à la quantité, à la qualité, et à la localisation spatio-temporelle de ces compartiments (Fontaine et al., 2005, 2007 ; Klumpp et al., 2007a, b ; Pendall & King, 2007). Cette partie va tenter d'expliquer en synthétisant les connaissances sur les principaux déterminants du processus de stockage du carbone dans le sol prairial. Cette capacité est fonction des entrées (exsudation, desquamation, mortalité racinaire...) et des sorties (décomposition, respiration, lessivage...). Malgré le fait que Chapin et al., (2000) suggèrent que la gestion, la diversité fonctionnelle et le climat interagissent sur le fonctionnement, nous ferons uniquement l'état de l'art des effets séparés qui peuvent influencer les entrées et les sorties de carbone du sol.

1. Les flux entrants de carbone à court, moyen et long terme dans le sol

Tout d'abord, il est important de préciser que le carbone entrant dans le sol est dans un premier temps le résultat de l'activité photosynthétique de la partie aérienne. Le taux de fixation de carbone lors de la photosynthèse dépend de la surface des feuilles et de la quantité de systèmes photosynthétiques par unité de surface et de l'environnement de la plante (pédoclimat : rayonnement global, température de l'air, teneur en CO₂ atmosphérique, accessibilité en eau et en nutriments...). Les deux premiers facteurs (surface des feuilles et la quantité de systèmes photosynthétiques par unité de surface) dépendent de la génétique mais aussi à une régulation interne en partie due à la demande en carbone par les organes « puits » comme les racines. Plusieurs études synthétisent les mécanismes impliqués dans cette régulation (Stitt, 1996 ; Moore et al., 1999 ; Farrar & Jones, 2000). Nous noterons simplement

que des composés (acides aminés, sucres ou nutriments) sont suspectés d'être des porteurs de messages au sujet du statut et de la demande en carbone entre les puits (racines, feuilles) et les sources (feuilles). Au niveau des feuilles, la densité de photosystèmes peut être régulée par l'expression de gènes, tout comme la rubisco (Farrar & Jones, 2000).

L'activité photosynthétique suit une dynamique journalière (alternance jour/nuit et réchauffement journalier, passage de nuages). C'est la création des produits de la photosynthèse (photosynthétats) à l'échelle de la journée qui permet à la plante d'allouer le carbone à ses différents organes puits (limbes, racines, stolons, rhizomes). La création de biomasse aérienne et souterraine au cours des saisons est le résultat de l'intégration des processus journaliers (photosynthèse, respiration) à une échelle de temps plus large.

Ainsi, en prairie, les entrées de carbone dans le sol ont deux origines, aérienne et souterraine. Pour les entrées aériennes, il s'agit de la litière qui provient de la sénescence des limbes et des collets. En prairie, la littérature fait état de variations de l'ordre de 1 à 4 tC ha⁻¹ an⁻¹ de litière aérienne produite (Williamson, 1976 ; Heal & Perkins, 1976 ; Meurk, 1978), variant selon la communauté et le site. Pourtant, en ce qui concerne notre site d'étude, plus de 90% de la production aérienne et donc de la litière est exportée lors des deux fauches au printemps et à l'automne. C'est pour cette raison que l'on ne s'intéressera dans cette thèse qu'aux entrées d'origine souterraine. Selon la littérature, la litière d'origine souterraine (racinaire) peut varier entre 2 à 7 tC ha⁻¹ an⁻¹ (Gastal & Saugier, 1986 ; Garay et al., 2000). Ceci peut s'expliquer en partie par le fait qu'une part importante de la production primaire nette de l'écosystème est allouée aux racines allant de 40 à 60% (Whitehead et al., 1990 ; Jackson et al., 1997 ; Schenk & Jackson, 2002a, b ; Hui & Jackson, 2005) et jusqu'à 67% pour Saugier et al., 2001. Cette quantité de C peut atteindre 80% du carbone assimilé (Sims & Singh, 1971 ; Dormaar & Sauerbeck, 1983 ; Zagal, 1994). Whitehead et al., (1990) a mesuré jusqu'à 14t ha⁻¹ de phytomasse racinaire comparé aux 3t ha⁻¹ de partie aérienne sur une prairie âgée de plus de 15 ans. L'entrée de carbone dans le sol de l'écosystème prairial se fait donc essentiellement par le système racinaire.

1.1. Système racinaire dans l'écosystème prairial

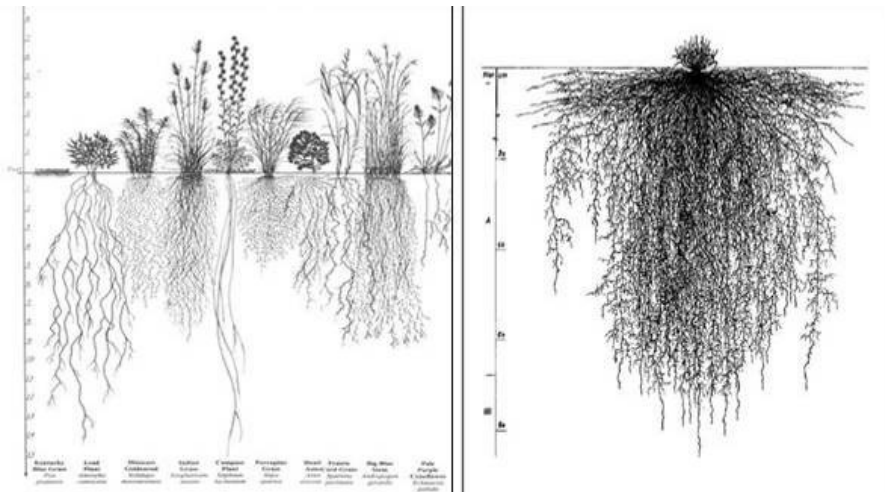


Figure 8 : Profil racinaire d'espèce de prairie (à gauche les travaux de Phillips, 1963 et à droite *Lolium multiflorum*, Kutschera, 1960 ;).

Comme nous avons vu précédemment que les prairies sont composées principalement de Graminées (*Poaceae*) (Louault et al., 2005), nous nous intéresserons plus spécifiquement à leur système racinaire (Figure 8). Le système racinaire est un des éléments essentiels d'une plante. Il existe une grande diversité de type de morphologie et d'architecture dans les systèmes racinaires. Il sert à de multiples fonctions.

Notamment il permet à la plante :

- de s'ancrer au sol. Selon la granulométrie du substrat, la racine se développe et se ramifie plus ou moins. C'est le développement du système racinaire qui assure le maintien des sols et limite ainsi l'érosion.
- d'accumuler des réserves. Ces réserves en carbone (sucres) et nutriments se constituent pour certaines graminées (*Elytrigia repens*) dans les rhizomes. Toutefois, il existe deux types de rhizomes pouvant être développés par la plante. Les premiers sont les rhizomes à entre nœuds serrés qui constituent les réserves et les deuxièmes à entre nœuds espacés servant à la colonisation de l'espace (Lafarge et al., 2005 ; communication personnelle Larfarge M.).
- de supporter des associations symbiotiques complexes avec les micro-organismes (bactéries et champignons) qui vont aider à la solubilisation du phosphore (mycorhize), à la fixation de l'azote atmosphérique (uniquement chez les légumineuses), au développement de racines secondaires (Bonkowski & Brandt, 2002).
- d'absorber l'eau et les nutriments du sol. Leur transport dans la plante est réalisé par l'évapotranspiration et par la pression racinaire.

De nombreuses méthodes existent pour l'analyse du système racinaire avec chacune leurs avantages et leurs inconvénients (Milchunas, 2009).

1.2. Moyens d'études du système racinaire et variabilités méthodologiques

Tableau 2 : Liste des paramètres accessibles par les différentes méthodes d'analyse du système racinaire (+ : mesuré, +/- : incertitude ou estimation, * avec marquage isotopique).

Paramètres mesurables ou traits	Destructrice (avec ou sans marquage isotopique)				Non-destructrice	
	Extraction totale	Profil	Carottage	Ingrowth core	(Mini)rhizotron	Indirecte (activité ou flux)
Masse	+	+	+	+		+/-
Nombre	+	+	+	+	+	
Longueur	+	+/-	+	+	+	
Diamètre	+	+	+	+	+	
Densité	+	+	+	+	+	
Croissance				+	+	+/-
Distribution	+	+	+/-	+/-	+	
Turnover	*	*	*	+/-	+	
Durée de vie					+	
Saisonnalité				+	+	+
Composition chimique	+	+	+	+		

L'étude du système racinaire remonte au 18^{ème} siècle (Hales, 1727) comme celle de l'exsudation (Senebier, 1791). Toutefois sa difficulté d'accès a limité le nombre d'études. De plus, plusieurs techniques d'analyse existent et possèdent chacune des avantages et des inconvénients. Actuellement, les méthodes les plus utilisées en prairie pour l'analyse du système racinaire restent les carottages, les ingrowth core, et les (Mini)-rhizotron car elles apportent le plus d'informations (Tableau 2). En revanche, toutes ces méthodes comportent des biais positifs :

- ingrowth core : le sol sans plante avec moins de compétition favorise la croissance racinaire. La coupe régulière des racines favorise la prolifération racinaire
- carottage : la phytomasse mesurée comprend des racines mortes et vivantes difficilement séparables et surestime la production
- Minirhizotron : la croissance est stimulée à l'interface sol/tube)

des biais négatifs :

- ingrowth core : la taille des mailles de l'enveloppe du filet externe peut contraindre l'entrée des racines
- carottage : la production et la décomposition sont simultanée
- Minirhizotron : des racines ne sont pas observées entre deux dates)

des biais d'origine indéterminée

- ingrowth core : la densité du sol est différente et affecte l'eau du sol
- carottage : comme l'Ingrowth core, cela nécessite la séparation des racines du sol

- Minirhizotron : modification de la lumière et de la température le long du tube).

Plus particulièrement pour le Minirhizotron, Johnson et al., (2001) discutent de la meilleure manière d'installer le tube, de collecter les images. Les tubes peuvent être en plexiglas, acrylic, verre, polycarbonate ou cellulose acétate butyrate. Il est recommandé d'orienter les tubes à 45° d'inclinaison pour une meilleure interception racinaire. Dans l'étude de Stewart & Franck, (2008), les auteurs conseillent de réaliser des mesures fréquemment (chaque semaine) avec le Minirhizotron sinon un renouvellement important des racines fines peut ne pas être détecté. Strand et al., (2008) concluent que les méthodes directes d'observations (Minirhizotron) surestiment le renouvellement racinaire. Malgré le fait que la durée de vie des racines observées (apparition jusqu'à disparition) par le Minirhizotron est supérieure à la durée de vie réelle, le Minirhizotron peut induire une prolifération racinaire et ainsi surestimer le renouvellement racinaire. En revanche, les méthodes indirectes (isotopie) sous-estiment ce renouvellement car le carbone utilisé pour la construction des nouvelles racines peut venir directement de la photosynthèse ou indirectement de la réallocation du carbone de tissus plus anciens (Luo, 2003). Strand et al, (2008) concluent que ces méthodes sont irréconciliables mais qu'elles sont complémentaires.

Concernant les méthodes de mesures de la rhizodéposition, il reste très difficile expérimentalement de séparer l'exsudation racinaire d'une part et la perte d'éléments par recyclage de la matière végétale d'autre part. L'exsudation est le fait de racines vivantes, alors que le recyclage implique une addition d'éléments au sol par des racines mortes ou en sénescence avancée. On comprend alors la difficulté de distinguer ces deux processus. C'est tout d'abord lié au problème de continuité entre le passage d'une racine de l'état de sénescence précoce (vivante et active métaboliquement) à celui d'une racine en sénescence avancée (presque morte). Mais c'est aussi dû à l'existence de différents types racinaires (primaire, secondaire, tertiaire) au sein d'un même système racinaire. En effet, l'exsudation est plus importante pour des racines fines en croissance que pour des racines primaires. Il n'y a donc pas de séparation nette entre ces deux processus. C'est pourquoi, Jones et al., (2004) caractérisent l'exsudation racinaire comme le fait de racines métaboliquement actives et qualifient de lyse la perte de C par des racines ayant perdu toute activité métabolique.

D'après Rees et al., (2005), la quantification des entrées de carbone des différents processus reste difficilement mesurable et les parts que représentent la rhizodéposition et la mortalité racinaire dans ces entrées de carbone reste assez indéterminée. La grande variabilité qui apparaît sur l'importance et le rôle de ces deux principaux déterminants est principalement

dû à l'incertitude liée à la difficulté d'accès du système souterrain et aux multiples biais méthodologiques (Waisel et al., 2002 ; Milchunas, 2009).

L'analyse des systèmes racinaires en observant le profil (Kutschera, 1960) demande énormément de temps et ne suffit plus à elle seule. Elle doit s'accompagner de différentes études fonctionnelles montrées précédemment comme la stratégie d'acquisition de l'eau et des nutriments via des mesures morphologique ou physiologique. L'analyse du coût carboné ou de la relation coût bénéfice est une autre façon de l'analyser (Eissenstat & Yanai, 1997). Ce coût carboné possède deux composantes : la construction et la maintenance. Le coût de maintenance peut être important car il est relié au coût de construction (Amthor, 1984 ; Waisel et al., 2002). Ce coût de maintenance dépasse très souvent le coût de construction de par la durée de vie (Ryser, 1998). Le coût carboné de construction possède deux composantes : le carbone utilisé pour former la structure, principalement dans les parois, et celui utilisé lors de la respiration de croissance (Eissenstat, 1992 ; Atkinson & Watson, 2000). Le coût structural correspond approximativement au poids sec (sans les cendres) du système racinaire, alors que la respiration de croissance est proportionnelle au taux de croissance (Lambers et al., 1983). Le coût de construction est lui proportionnel à la biomasse qui est liée au volume, qui dépend lui du diamètre. L'effet du diamètre sur le coût de construction dépend de la topologie et de la relation entre l'ordre hiérarchique et le diamètre. Des jeunes racines (forte SRL, faible diamètre) sont plus actives pour l'acquisition de l'eau et des nutriments que les racines primaires (faible SRL et fort diamètre). Les racines fines respirent plus pour leur maintien et leur croissance que les racines primaires (Bahn et al., 2006).

Comme le système racinaire des graminées se compose de nombreuses racines, une analyse plus précise à l'échelle de la racine est nécessaire pour comprendre le fonctionnement du système racinaire dans son intégralité.

1.3. Morphologie et fonctionnement racinaire

a) Croissance racinaire

La racine possède à son extrémité (Figure 9) une zone méristématique où se déroule la croissance. La vitesse d'élongation primaire dépend de l'effectif des cellules produites et de la valeur de leur accroissement par unité de temps (LeRoux & Pagès, 1994). Elle varie aussi en fonction des types racinaires. Il en est de même pour la durée d'élongation. Mais, il apparaît en général que les racines primaires (émises à partir de la tige) s'allongent plus vite et plus longtemps que les racines des ordres supérieurs (Fitter et al., 1991 ; Pagès et al., 1993).

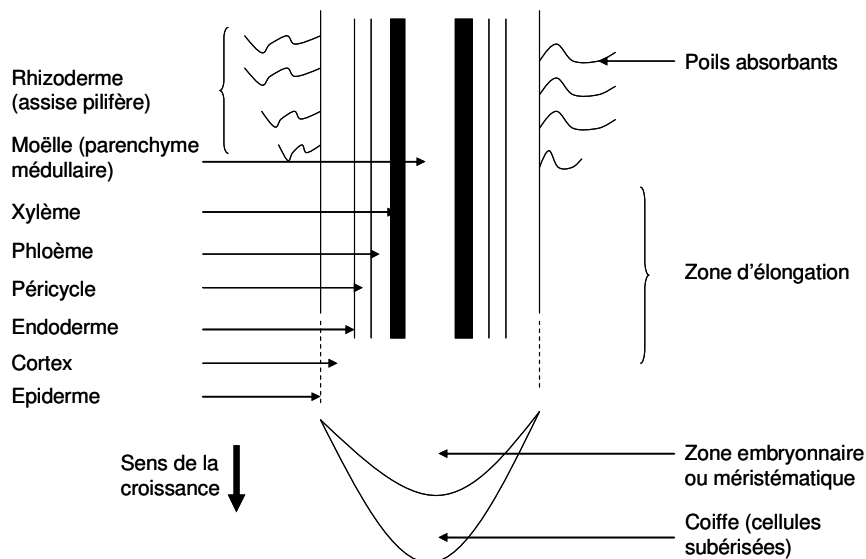


Figure 9 : Schéma d'une coupe longitudinale d'une racine de graminée (adapté de Esau, 1941).

La zone où se produit la croissance est protégée par une coiffe conique. La coiffe est une masse de parenchyme en forme de dé à coudre protégeant ainsi le méristème apical sous-jacent et favorisant la pénétration de la racine dans le sol. A mesure que la racine s'allonge et que la coiffe est poussée en avant, les cellules périphériques de la coiffe qui sont couvertes de polysides constituant le mucigel (pectine), se détachent. Ces cellules subérisées ont ainsi une durée de vie de quelques jours (De Kroon & Visser, 2003 ; Raven et al., 2003) et se renouvèlent constamment. Au sein de la coiffe, les cellules possèdent plus d'amyloplastes que les autres parties de la plante. Ils sont impliqués dans la perception de la gravité. Il en suit une zone d'allongement limitée à quelques millimètres, suivie d'une zone pilifère. Dans cette dernière zone, chaque poil absorbant est constitué d'une seule cellule très allongée à grande vacuole, dont les parois nues facilitent l'absorption de l'eau et des sels minéraux par osmose. La présence de ces nombreux poils permet d'augmenter considérablement la surface d'absorption de la racine. Ces poils meurent très vite et sont remplacés par d'autres au fur et à mesure de la croissance de la racine. La zone suivante est une couche de cellules enrichies en subérine appelée assise subéreuse. Les plus fines racines (secondaires et tertiaire pour les graminées), issues du péricycle situé autour du faisceau conducteur, sont appelées radicelles. Grâce aux poils absorbants et aux mycorhizes, le système racinaire est très étendu et sa capacité d'absorption de l'eau et des nutriments augmente (Fitter, 1989). L'exemple le plus connu est celui de Dittmer, (1937) qui a extrait le système racinaire dans son intégralité d'un plant de seigle et a mesuré 13815672 ramifications racinaires d'une longueur totale de 622km avec une surface de 237m² et une longueur totale des poils absorbant de 11000km. La plus

grande partie du système racinaire est ainsi formée d'une majorité de racines « fines » responsables de l'acquisition des ressources (Dittmer, 1937 ; Ryser & Lambers, 1995).

Le taux d'initiation des racines de graminées à partir des talles semble être un facteur important dans la croissance et la survie de la talle elle-même. Ce taux peut être régulé par la talle (De Ropp, 1945). Une fois émises, les racines poussent dans le sol et ont une croissance et un « comportement » de ramification assez stable mais qui dépend énormément de l'espèce, des conditions environnementales (texture du sol, éléments nutritifs, eau).

b) Mortalité racinaire

La définition de la mortalité racinaire diffère selon les études, ce qui rend difficile la comparaison des résultats obtenus sur la démographie racinaire (Wang et al., 1995 ; Eissenstat & Yanai, 1997 ; Vogt et al., 1998 ; Comas et al., 2000 ; Johnson et al., 2001 ; Guo et al., 2008). La discrimination des racines vivantes et mortes porte souvent sur des critères visuels tels que la couleur et la résistance racinaire ou « mollesse » (Vogt & Persson, 1991). Des colorants vitaux comme le « rouge Congo » ou le triphenyltrazolium chloride sont utilisés (Ward et al., 1978 ; Joslin & Henderson, 1984). Mais ceux-ci sont plus ou moins efficaces selon les espèces.

La mortalité racinaire est reconnue comme étant un processus graduel. En effet, une partie de la racine peut mourir et arrêter ses fonctions, alors qu'une autre partie peut maintenir ses fonctions, notamment le transport de nutriments. Par exemple, Wang et al., (1995) montrent que 12 à 28% de racines considérées comme mortes (coloration brune ou noire) le long d'un tube de Minirhizotron avaient des portions capables de réduire le triphenyltrazolium chloride. Ces portions peuvent alors être considérées comme vivantes. Le changement de coloration peut souvent n'être qu'indicateur de la dormance. Un axe racinaire qui se développe peut connaître des phases plus ou moins prolongées d'arrêt de croissance. La mort est considérée comme un arrêt définitif de la croissance (Jourdan, 1995 ; Pierret et al., 2007). Cette difficulté a conduit certains auteurs à trouver d'autres techniques indirectes comme le NIRS (ANNEXE 3 : article Picon-Cochard et al., 2009) ou à définir un indicateur « par défaut » de la mortalité comme l'abscission racinaire (Le Roux, 1994 ; Le Roux & Pagès, 1994) ou la longueur maximale atteinte par un type racinaire donné (Jourdan & Rey, 1997). Dans ce dernier cas, les auteurs supposent que toutes les racines qui ont atteint la longueur maximale meurent.

Cependant l'évolution de la mortalité de racines fines en fonction de la topologie et des conditions pédoclimatiques est encore mal comprise (King et al., 2002 ; Pregitzer, 2002 ;

Hishi, 2007). En effet, la mortalité racinaire est sous le contrôle de plusieurs facteurs incluant l'allocation de carbone aux racines, la nutrition azotée et la présence des mycorhizes (King et al., 2002). Les causes principales sont l'herbivorie, les pathogènes et les conditions climatiques (ex : sécheresse, froid). Une réduction des apports en carbone peut aussi induire une mortalité racinaire. Cette réduction peut être la cause d'une diminution de l'intensité lumineuse ou d'une coupe des parties aériennes. Des coupes fréquentes des parties aériennes peuvent augmenter la mortalité racinaire (Evans, 1971). Les nombreuses observations du système racinaire ont ainsi montré une large variation de la durée de vie (Bloomfield et al., 1996). Les liens avec les traits racinaires et les causes de la mortalité sont développés par Eissenstat & Yanai, (1997).

c) Echanges de carbone dans la rhizosphère

Autour des racines dans la rhizosphère, jusqu'à 30 % des composés photosynthétisés par la plante sont remis sous différentes formes (sucres, antibiotiques, vitamines... Gregory, 2006) à la disposition des micro-organismes qui y vivent par le biais d'un phénomène appelé exsudation racinaire. L'exsudation racinaire et la libération de cellules végétales mortes (desquamation...) constitue le phénomène appelé rhizodéposition (Tableau 3).

Tableau 3 : Estimation de la production des différents rhizodépôts d'après une revue de la littérature (Nguyen, 2003)

Type de rhizodépôt	Quantités estimées
Cellules détachées de la coiffe	1,5-2,5 $\mu\text{g C j}^{-1}$ racine ⁻¹
Mucilage	1-3 $\mu\text{g C mg}^{-1}$ croissance racinaire
Exsudats	2-20 $\mu\text{g C mg}^{-1}$ de croissance racinaire
Poils absorbants	150 $\mu\text{g C mg}^{-1}$ de croissance racinaire
	0,2-7% C racinaire jour ⁻¹
	50 ng C mm ⁻¹ racine

La rhizodéposition influence la rhizosphère et en stimulant, en inhibant l'activité et la croissance des microorganismes ou des racines voisines ou de la même racine. La rhizosphère est ainsi en constante interaction avec la racine. La rhizodéposition constitue une sortie importante de carbone mais des entrées de carbone s'effectuent aussi par le biais des microorganismes ou par simple réabsorption des composés précédemment déposés. Malgré son importance dans le fonctionnement souterrain, la rhizodéposition n'a pas été mesurée dans cette thèse mais a servi dans l'élaboration de mes hypothèses.

1.4. Lien entre « traits ou variables racinaires » et fonctionnement racinaire

a) Liste des traits ou variables racinaires

Dans un premier temps, on considère les traits morphologiques. Il s'agit des paramètres obtenus grâce aux méthodes d'analyses du système racinaire, vu précédemment. Il y a tout d'abord la masse racinaire (g) ou le nombre de racines par unité de surface ou de volume de sol exploité. Ensuite, les variables diamètre (mm) et longueur (m) introduisent une notion de développement dans l'espace de la racine. Avec la longueur, on peut calculer, la densité racinaire (Root Length Density : m cm^{-3} sol) qui renseigne sur l'exploitation du milieu. D'autres variables calculées sont ainsi disponible : la surface (cm^2), le volume racinaire (cm^3), la densité des tissus (masse/volume racinaire). La longueur spécifique racinaire (Specific Root Length : m g^{-1}) renseigne sur l'élongation à même masse racinaire et la finesse (m cm^{-3}) sur l'élongation à même volume racinaire. Des mesures plus précises, permettent d'obtenir plus d'informations sur l'architecture racinaire, l'ordre, le nombre de ramifications, la longueur des segments, l'angle entre les segments racinaires. L'utilisation des coupes anatomiques permet d'obtenir des informations sur la surface de la section, la proportion de la stèle et du xylème sur cette surface (Miller, 1981 ; Hummel et al., 2007). Puis après avoir réalisé des prélèvements, des analyses complémentaires permettent d'obtenir la composition chimique : la teneur en azote, carbone, sucres, (hémi)cellulose, lignine et des ratio C/N, lignine/N...

Toutes ces variables peuvent s'analyser dans une dimension spatiale supplémentaire : la profondeur. De manière générale, il est admis que l'enracinement (longueur de racine par volume de sol) décroît exponentiellement avec la profondeur (Gerwitz & Page, 1974). Cette relation a ensuite été largement utilisée (Robertson et al., 1993 ; Jackson et al., 1996a ; Zhuang et al., 2001).

b) Liens fonctionnels

Il existe entre ces différents traits des corrélations. Tout d'abord, le nombre de racines et la longueur sont linéairement positivement corrélés, tout comme la longueur et la masse. Plusieurs auteurs (Ryser, 1996 ; Jackson et al., 1996a, b ; Craine et al., 2002) ont souligné l'importance de différencier les racines fines et grosses (ordre). L'ordre racinaire (primaire, secondaire, ...) et leur diamètre sont négativement corrélés (Dittmer, 1937). Cependant, la classification par diamètre racinaire est dépendante de l'architecture racinaire des espèces, e.g. des racines fines d'arbres (<2mm) correspondent aux racines fines et grosses des Poacées

(Pierret et al., 2005 ; Picon-Cochard et al, 2011, soumis). Les racines des Poacées montrent à leur stade mature un système racinaire avec des racines primaires débutant au niveau du collet sur lesquelles se ramifient des racines plus fines d'ordre 2 et 3 (Dittmer, 1937 ; Kutschera & Lichtenegger, 1982).

Une racine analysée à proximité de l'apex possède en général une SRL plus grande, un diamètre plus fin et un ratio C : N plus faible que des racines primaires (Pregitzer, 2002). Pour les Poacées, il n'y a pas de croissance secondaire. Le diamètre racinaire n'augmente pas avec le temps. Le nombre de cellules ne varie pas mais leur taille peut varier (Eissenstat & Achor, 1999). Les racines fines jouent un rôle majeur dans l'acquisition des ressources et dans les cycles du carbone et des nutriments à travers leur renouvellement et leur décomposition (Eissenstat & Yanai, 1997). Les plus grosses racines sont plus en lien avec le rôle d'ancrage, de recherche de l'eau en profondeur et ont le plus souvent une durée de vie plus longue que les racines fines (Canadell et al., 1996 ; Eissenstat & Yanai, 1997 ; Pregitzer et al., 1997 ; Gill & Jackson, 2000 ; Wells & Eissenstat, 2001 ; Gill et al., 2002 ; Anderson et al., 2003 ; Lauenroth & Gill, 2003). Toutefois Hishi, (2007) montrent que des racines fines d'arbres vivent plus longtemps ou du moins se décomposent plus lentement que des racines grosses d'arbres du fait de la protection effectuée par les mycorhizes. Dans l'étude de Milchunas et al., (2005b) sur steppes, les auteurs ne trouvent cependant aucun lien entre le diamètre et la durée de vie des racines.

-Avec le transport et l'absorption de l'eau

L'absorption de l'eau du sol est une fonction cruciale pour le système racinaire et elle détermine l'état hydrique de la plante entière. Le transport de l'eau par la racine est régi selon la loi de Hagen-Poiseuille qui veut qu'une augmentation de diamètre à même différence de pression augmente le débit à la puissance quatre de l'augmentation du diamètre. Le moteur de l'absorption de l'eau par les racines est le flux transpiratoire et la poussée racinaire. Le transfert de l'eau est d'abord radial au travers du cortex puis longitudinal par les vaisseaux contenus dans la stèle. C'est pourquoi le transport de l'eau dépend de la différence de potentiel (évapotranspiration, poussée racinaire) et du diamètre de la racine. Plus particulièrement, il est fonction de la surface de la stèle et des vaisseaux du xylème (nombre et diamètre, Wahl & Ryser, 2000).

La capacité d'absorption de l'eau dépend des caractéristiques morphologiques des racines (ex : la densité de longueur racinaire et la distribution des racines) et les propriétés physiologiques (ex : la viabilité des tissus, l'ajustement osmotique et la conductivité

hydraulique). Le taux d'absorption de l'eau par le système racinaire est généralement considéré comme étant proportionnel à la densité de longueur racinaire (RLD). Cependant, cette relation de longueur totale des racines avec l'absorption d'eau n'est pas toujours vérifiée (Ryser & Lambers, 1995). Cette relation dépend en grande partie des espèces végétales, de la disponibilité en eau du sol et de la profondeur du sol. L'absorption de l'eau est positivement corrélée avec la RLD quand le sol est humide. Mais elle ne l'est pas bien lorsque le sol est sec et que l'eau n'est disponible qu'en profondeur. Thorne & Frank, (2009) ont montré un effet positif de l'augmentation de la teneur en eau du sol sur la SRL des racines de 4 graminées. Dans des conditions d'assèchement du sol, l'absorption d'eau est ainsi plutôt corrélée avec la profondeur d'enracinement. Un enracinement profond est considérée comme un trait important de la résistance à la sécheresse pour diverses espèces (Nicotra et al., 2002). Le développement d'un système racinaire en profondeur peut être lié à taux d'allongement plus rapide des racines dans les conditions limitées en eau. Toutefois, lorsque l'eau du sol est limitée en surface et en profondeur, cette extension rapide des racines peut être préjudiciable pour la plante si l'épuisement de l'eau est important. En revanche, l'eau sera conservée si la plante dispose d'un système racinaire peu développé avec un taux de croissance faible ou si la plante régule ses pertes en eau lors de la transpiration (régulation stomatique). Disposer de racines en profondeur permet aussi à la plante d'améliorer l'utilisation de l'eau dans les profils plus profonds.

Il a aussi été observé qu'avec le dessèchement du sol, la longueur et le nombre des poils absorbants augmentent (Waisel et al., 2002). Cette augmentation dans un sol sec accroît la surface d'échange entre le sol et les racines. Cette réponse peut être un mécanisme d'acclimatation pour maintenir une absorption des nutriments et de l'eau suffisante. En effet, le taux de diffusion des éléments nutritifs vers la racine diminue dans les sols secs. De plus, les poils absorbants produisent du mucilage qui renforce la capacité des poils absorbants à se fixer aux particules du sol. Ainsi la formation de poches d'air entre le sol et la surface des racines est limitée. Le dessèchement des racines est diminué. Le développement des poils absorbants permet ainsi d'augmenter l'absorption d'eau et de faciliter la rétention d'eau dans le sol lors de conditions d'assèchement.

-Avec l'acquisition des nutriments

L'absorption des éléments nutritifs est également une fonction essentielle du système racinaire. La quantité prélevée de ces éléments nutritifs doit au moins être égale au minimum nécessaire pour produire la biomasse nécessaire à ce prélèvement. L'acquisition de ces

éléments nutritifs dans le sol dépend de la plante et du sol. Les processus physiologiques et les réactions dans lesquelles sont impliqués ces éléments nutritifs comme le métabolisme énergétique, la biosynthèse des protéines, et le transport interne des éléments, peuvent affecter le taux de croissance des plantes et, par conséquent, l'acquisition des éléments nutritifs. Le taux de croissance et d'activité racinaire régulent l'absorption des nutriments par le contrôle de la demande en éléments nutritifs.

Les plantes accèdent aux éléments nutritifs par la prolifération des racines dans le sol et leur élongation (Christie & Moorby, 1975 ; Fitter, 1985 ; Robinson & Rorison, 1988 ; Farley & Fitter, 1999). En général, pour l'absorption des éléments nutritifs, les mécanismes d'acheminement vers les racines sont étroitement liés aux besoins de la croissance. L'acquisition des éléments nutritifs est supposé être régie principalement par la disponibilité des nutriments dans le sol. Cette disponibilité est dépendante de la minéralisation de la matière organique des sols par les microbes. Toutefois, le contrôle de cette minéralisation est supposé être en lien avec l'activité des microbes qui répondent aux facteurs biotiques et abiotiques. De récents travaux (Fontaine et al., 2011) ont émis l'hypothèse du « mining ». Cette hypothèse suggère que la plante, par sa demande en nutriments affecte les populations microbiennes qui humifient ou minéralisent les matières organiques du sol, considérée ici comme une réserve (« banque »).

De plus, de façon très similaire à l'humidité du sol, la distribution des nutriments est inégale dans le sol des milieux naturels. Les racines doivent ainsi répondre à la distribution hétérogène des éléments nutritifs afin d'en acquérir suffisamment. Le taux d'absorption de ces éléments par unité de masse ou de longueur racinaire est souvent plus élevé pour des racines qui se sont développées dans des patches riches en nutriments que celles développées dans des milieux uniformément riches ou pauvres. Des racines qui ont grandi dans un milieu enrichi en nutriments auront une capacité d'absorption des éléments nutritifs plus élevée que dans un milieu non enrichi (Elberse & Berendse, 1993 ; Nicotra et al., 2002). Des résultats contradictoires existent toutefois sur le lien entre la SRL et la fertilité du milieu (Ryser, 2006) et les différences interspécifiques. En effet, la SRL n'est pas une simple fonction du diamètre (Ryser, 2006). C'est une fonction entre la finesse et la densité des tissus racinaires (Ryser & Lambers, 1995 ; Ryser, 1998) et ces deux traits peuvent varier dans le même sens ou de manière inverse (Ryser, 1998).

Dans des conditions limitées en éléments nutritifs ou en eau, les racines de graminées ont généralement un diamètre plus petit, mais ont des taux de croissance équivalents à celles

se développant dans des conditions optimales. Cette stratégie favorise l'exploration. Dans des milieux riches en éléments nutritifs, un système plus ramifié favorise l'exploitation.

-Compromis observés entre ces traits

A la fois la longueur du système racinaire et la surface foliaire sont limitées par la densité des tissus et le diamètre des organes (Ryser, 1998 ; Ryser & Aeschlimann, 1999). Ainsi des espèces à croissance forte dans des milieux riches ont tendance à avoir des tissus aériens et souterrains de plus faible densité que des tissus des espèces à croissance lente dans des milieux pauvres en nutriments (Eissenstat & Yanai, 1997 ; Ryser, 1998 ; Ryser & Aeschlimann, 1999 ; Wahl & Ryser, 2000). De plus, les espèces à croissance lente ont souvent des parois plus épaisses et ainsi une densité plus importante que les espèces à forte croissance (Ciamporova et al., 1998). Cet épaissement est dû à un degré de lignification plus important. Les limites de la maximisation de la longueur des racines par la réduction de la densité des tissus et du diamètre de la racine sont fixées par une plus faible capacité hydraulique (Mapfumo et al., 1993), une plus faible résistance à la traction (Easson et al., 1995) et une durée de vie plus courte (Ryser, 1996 ; Schläpfer & Ryser, 1996).

1.5. Plasticité physiologique, morphologique intraspécifique et différence interspécifique

Tous ces traits racinaires possèdent une certaine plasticité (Ryser & Eek, 2000). Les caractéristiques morphologiques racinaires sont génétiquement contrôlées, mais peuvent être modifiées par des facteurs environnementaux. L'environnement des systèmes racinaires, tel que l'eau, l'état des éléments nutritifs dans le sol, la texture du sol sont très hétérogènes dans le temps et l'espace. Les systèmes racinaires ont la capacité de réagir à cette hétérogénéité. Les racines possèdent une plasticité phénotypique qui permet d'optimiser l'acquisition de l'eau et des nutriments (Ryser, 1998). Le degré de plasticité varie largement avec les espèces végétales et les caractéristiques morphologiques racinaires. Les racines peuvent réagir à des variations d'humidité du sol non seulement par la plasticité morphologique pour l'absorption d'eau, mais peuvent également envoyer des signaux chimiques pour les parties aériennes (régulation stomatique par l'acide abscissique). L'assèchement du sol génère ainsi un signal chimique vers les parties aériennes par le biais du flux de transpiration afin de réguler la croissance et la physiologie de la plante (Waisel et al., 2002).

Casper & Jackson, (1997) ont analysé la plasticité racinaire dans la compétition souterraine. Ils divisent conceptuellement cette plasticité en plasticité morphologique et

physiologique. Dans les deux cas, la plasticité a été considérée comme une modification de la capacité du système racinaire à capturer des ressources, soit en explorant de nouveaux espaces grâce à des changements morphologiques soit physiologiquement en modifiant la capacité d'absorption par unité de surface.

Casper et Jackson (1997) suggèrent que la plasticité physiologique racinaire est liée à l'activité enzymatique intra-cellulaire et permet par exemple de maintenir l'absorption d'eau et la croissance lors de l'assèchement des sols. De même, les plantes peuvent s'adapter en exsudant des acides organiques, qui peuvent servir de chélateurs pour l'absorption des nutriments minéraux lorsque la plante est en pénurie. Par exemple, les racines poussant dans des sols à faible teneur en phosphore (P) peuvent libérer de l'acide citrique. Ceci entraîne une libération du P dans solution et permet d'en augmenter l'absorption. La plante peut également répondre à l'adaptation physiologique sans un changement de morphologie mais la plasticité indique généralement une adaptation morphologique.

L'aspect du système racinaire change généralement d'une espèce à une autre. Les systèmes racinaires varient largement, à la fois au niveau intra et interspécifique (Ryser, 1998 ; Ryser & Eek, 2000) et beaucoup de tentatives ont été réalisées pour classer ces différents types de système racinaire (ex : Weaver, 1958 ; Kutschera, 1960 ; Figure 8). On distingue les systèmes selon leur ramification (« herringbone » arête d'hareng ou dichotomique, Fitter et al., 1991), leur pénétration en profondeur, leur étalement (De Kroon & Visser, 2003). Cette variation est le reflet des multiples stratégies adoptées par les différentes espèces en ce qui concerne l'acquisition des ressources. Un système développé en termes de ramification et de longueur permet d'accroître l'acquisition des ressources. D'après Farley & Fitter, (1999), des racines qui se développent dans un milieu riche en nutriments auront une architecture moins « herringbone » que celles qui se développent en milieu pauvre. Ceci peut s'expliquer car un système « herringbone » est plus efficace pour l'acquisition des nutriments mais son coût structural est plus important (Fitter et al., 1991 ; Farley & Fitter, 1999). Il est important de considérer ce développement dans l'espace. En effet, un système peut se développer schématiquement en surface ou s'étendre en profondeur. Ainsi un système favorisant l'enracinement en profondeur permettra par exemple d'augmenter l'acquisition en eau en profondeur (Fitter & Stickland, 1991).

La plasticité racinaire joue ainsi un rôle important dans l'adaptation des plantes dans des environnements hétérogènes. Les plantes présentant des réponses rapides et très « plastiques » dans la croissance et le développement racinaire peuvent, dans certaines circonstances, être avantagées, car elles peuvent rapidement utiliser les ressources

disponibles. Bien que le rapport entre une modification morphologique des racines (densité racinaire, longueur, poils absorbants...) et la vitesse d'absorption soit toujours discutable, il semble clair que de nombreuses espèces végétales soient capables de rapidement ajuster leur morphologie et leur physiologie. Cet ajustement permet d'optimiser l'acquisition de ressources essentielles limitées dans un patch localisé du sol. Toutefois, aucune corrélation n'a été trouvée entre la plasticité de l'allocation de biomasse au niveau souterrain et la croissance aérienne de l'espèce (Garnier, 1998). La densité des tissus racinaires est quant à elle fortement négativement corrélée à la croissance de la plante.

Une variation interspécifique sur la durée de vie des racines est aussi observée (Stuckey, 1941 ; Weaver & Zink, 1946). Toutefois les facteurs affectant cette variation sont encore peu clairs. La plupart des études ont montré que la durée de vie d'un organe comme les racines était liée à la productivité du milieu (Grime, 1979 ; Eissenstat & Yanai, 1997). En effet, il est plus avantageux pour une espèce se développant dans un milieu pauvre, de favoriser la conservation des nutriments et ainsi d'avoir des racines à durée de vie plus longue (Schläpfer & Ryser, 1996 ; Ryser, 1998) que dans un milieu riche. Des racines à durée de vie longue sont aussi avantageuses dans un milieu riche (Lambers et al., 1982) sans stress hydrique.

Les contraintes pouvant limiter cette durée de vie sont l'herbivorie, les pathogènes et les conditions climatiques. Pour résister à des contraintes climatiques (ex : sécheresse) et à l'herbivorie racinaire, une augmentation de la robustesse apparaît comme un avantage. Ainsi des racines plus épaisses et plus denses résistent plus à ces contraintes. C'est pourquoi on trouve un lien entre la densité des tissus racinaires et la durée de vie (Schläpfer & Ryser, 1996 ; Ryser, 1996 ; Eissenstat et al., 2000). Toutefois, des racines plus « robustes », plus denses vivent toujours plus longtemps que des racines fines et ceci en l'absence de stress extérieur comme l'herbivorie, les pathogènes ou la sécheresse (Ryser, 1996). Ces résultats pourraient montrer aussi que la durée de vie serait en partie génétiquement définie.

Pour résumé, le système racinaire et ses caractéristiques reflètent le « comportement écologique » (Ryser, 1998) de l'espèce. L'augmentation de la longueur racinaire qui permet d'optimiser l'acquisition des nutriments et de l'eau se réalise souvent au dépend de la densité des tissus racinaires. Cette diminution de la densité des tissus s'accompagne d'une diminution de la durée de vie ou d'une augmentation de la mortalité racinaire. Un résumé partiel de cette analyse est présenté dans le tableau 4.

Tableau 4 : Liste de variables racinaires et les corrélations (+, - ou 0) présumées ou montrées avec leurs liens fonctionnels (adapté de Roumet et al., 2006)

Variables mesurables	Liens fonctionnels racinaires	Références	
Topologie	faible valeur : "herringbone"	Exploration du sol et capacité d'exploitation (+)	Fitter (1985)
	forte valeur : dichotomique	Transport de l'eau (-) Enracinement en profondeur	 Fitter et al., (1991)
Proportion de racines fines	Taux d'absorption des nutriments (+) Durée de vie (-)	Eissenstat (1992) ; Eissenstat & Yanai (1997) ; Ryser (1998)	
Longueur spécifique racinaire	Taux de croissance (+)	Eissenstat (1992) ; Ryser (1998) ; Reich et al., (1998)	
	Respiration racinaire (+)		
	Taux d'absorption des nutriments et de l'eau (+)		
	Niveau de fertilité (-)	Boot, (1989) ; Boot & Den Dubbelden, (1990) ;	
	Niveau de fertilité (0)	Boot & Mensink, (1990) ; Elberse & Berendse, (1993)	
	Taux d'élongation (+)	Fitter, (1985) ; Ryser, (1996)	
	Renouvellement racinaire (+) Diamètre (-)		
Densité de tissu racinaire	Durée de vie (+)	Eissenstat & Yanai (1997) ; Ryser (1998)	
	Résistance à l'herbivorie et à la sécheresse (+)		
	Taux de décomposition (-)		
	Taux de croissance de la plante (-)	Wahl & Ryser, (2000) ; Hummel et al., (2007)	
	Hauteur de la plante (+)		
	Proportion de xylème et de la stèle sur le diamètre (+) Proportion en fibres pariétales (+)		
Diamètre racinaire	Taux d'absorption des nutriments (-)	Kutschera & Lichtenegger, (1982) ; Eissenstat (1992) ;	
	Durée de vie (+)	Ryser (1998)	
	Stockage de réserves (+)		
	Transport de l'eau (+)		
	Force de pénétration dans le sol (+)		
	Hauteur de la plante (+)		
Teneur en azote	Respiration racinaire (+)	Reich et al., (1998) ; Tjoelker et al., (2005)	
	Taux de croissance (+)		
	Durée de vie (-)		
	Taux de décomposition (+)		
Teneur en lignine	Taux de décomposition (-)	Ciamporova et al., (1998) ; Silver & Miya (2001)	
	Densité de tissu racinaire (+)		
	Taux de croissance (-)		
Coût de construction	Carbone investit dans les racines (+)	Poorter (1994)	
Colonisation par les mycorrhizes	Taux d'absorption des nutriments (+)	Brundett (1991) ; Newsham et al., (1995)	
	Protection contre les pathogènes (+)		
Durée de vie	Respiration de maintenance (-)	Eissenstat & Yanai (1997)	
	Accessibilité des nutriments (-)	Van der Krift & Berendse, (2002)	
	Densité des tissus racinaire (+)		
	Diamètre (+)		

On peut retenir de cette analyse que l'on dispose de nombreuses variables au niveau racinaire et que des liens existent entre ces variables ainsi qu'avec les fonctions auxquelles elles peuvent être corrélées. Toutefois, en plus de la plasticité phénotypique, de la variabilité interspécifique et des effets des facteurs abiotiques, les racines se développent dans un environnement très hétérogène « le sol » qui est aussi en partie la cause de la variabilité spatiale.

1.6. Variabilité spatio-temporelle des flux entrants

Concernant les variations spatiotemporelles des entrées de carbone dans le sol, elles sont tout d'abord liées à l'échelle d'étude. Plus l'échelle d'étude augmente et plus les différents types de gestion réalisés sur les prairies sont nombreux. A l'échelle du paysage, les variations spatiales (différentes parcelles, gestions, géographie...) et temporelles (saison) sont présentes et affectent les entrées de carbone dans le sol. A une échelle plus locale comme au niveau de la parcelle, la gestion est quasi identique. Les variations spatiales sont plus en lien avec la profondeur du sol et le profil du système racinaire. Comme la présence de racine diminue avec la profondeur (Kutschera, 1960 ; Jackson et al., 1996a) et que la rhizodéposition se produit essentiellement au niveau des poils absorbants et de l'apex (Jones et al., 2009), alors les entrées de carbone via la rhizodéposition et la mortalité racinaire diminuent avec la profondeur.

Puis, dans le sol, la matière organique humifiée ou non par les microbes se trouve plus protégée avec la profondeur (inaccessibilité, diminution de la température et de la concentration en oxygène) mais aussi avec la texture du sol. Les complexes organo-minéraux (Figure 10) (Bruckert, 1994 ; Trumbore & Harden, 1997) et les complexes argilo-humiques (Chenu, 2001) correspondent aux associations « polymères organiques-cations-argiles », sur lesquels un processus physico-chimique (adsorption, complexation...) se réalise (Jenkinson, 1977 ; Monreal et al., 1981 ; Oades 1988). Ce processus immobilise la matière organique (Bonneau & Souchier, 1979).

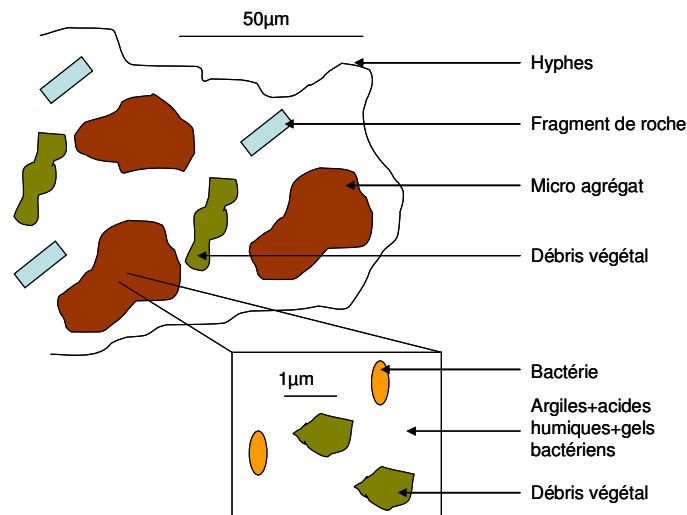


Figure 10 : Schéma des complexes organo-minéraux adapté de Bonneau & Souchier (1979).

Pour la variabilité temporelle, on distingue aussi des échelles de temps différentes. A l'échelle de la journée, ce sont les processus de photosynthèse, de respiration, d'allocation de matière, d'absorption, de croissance qu'il faut analyser. A l'échelle de la saison ou de l'année, ces processus sont intégrés et permettent d'estimer la production primaire nette aérienne (ANPP) ou souterraine (BNPP). Le turnover des racines peut être calculé en divisant la BNPP produite sur une période, en général une année, par la biomasse moyenne de racines, ou par le maximum de biomasse produite durant cette période ou par la biomasse racinaire finale (Smit et al., 2000). L'inverse du turnover fournit le temps de résidence moyen des racines. A l'échelle pluriannuelle, on peut observer des effets directs ainsi que des arrières effets (feed back) potentiels du climat ou de la gestion.

Sous climat tempéré, les entrées de carbone apparaissent liées à la dynamique saisonnière du fonctionnement de l'écosystème. La saisonnalité de la croissance aérienne est depuis longtemps observée. Pour la partie souterraine, c'est l'étude de Stuckey, (1941) qui a montré en premier que la croissance des racines de graminées était saisonnière. Les travaux de Partel & Wilson, (2002) et de Steinaker & Wilson, (2008) et Steinaker et al., (2010) ont montré cette saisonnalité avec un optimum de croissance. Les études de Steinaker & Wilson, (2008) et Steinaker et al., (2010) montrent en plus que cet optimum de production racinaire est postérieur à celui de la partie aérienne de quelques semaines. Ces travaux montrent aussi que la production aérienne est à la fois corrélée négativement à l'humidité du sol et positivement à la température du sol. Mais contrairement à la partie aérienne, la production racinaire est peu (négativement) ou pas corrélée à l'humidité du sol mais est essentiellement corrélée positivement à la température du sol. La saisonnalité de la croissance racinaire en prairie serait expliquée par la saisonnalité de la température du sol. Toutefois ce lien change

aussi entre les espèces (Steinaker et al., 2010). Concernant la rhizodéposition et plus particulièrement l'exsudation, comme ce processus est présent majoritairement dans des racines en croissance (Nguyen, 2003), cette entrée de carbone dans le sol doit aussi être saisonnière.

Certaines études ont aussi montré un pattern saisonnier pour la mortalité (Matthew et al., 1991; Fitter et al., 1996 ; Warembourg & Estelrich, 2001 ; Van der Krift & Berendse, 2002 ; Garcia-Pausas et al., 2010). West et al., (2003) n'a quant à lui montré aucun pattern saisonnier de la mortalité sur des graminées des prairies sèches. Comme le taux de mortalité semble être en partie contrôlé génétiquement et qu'il dépend de nombreuses variables, les recherches se sont intéressées à étudier le risque de mortalité ainsi que les variables qui le contrôlent. L'utilisation des régressions des hasards proportionnels stratifiés selon la méthode de Cox (Cox, 1972; Allison, 1995; Wells & Eissenstat, 2001) permet ainsi d'examiner les effets de co-variables biotiques et abiotiques sur le risque de mortalité des racines. West et al., (2003) ont montré que le risque de mortalité pouvait dépendre en partie de la saison d'apparition de la racine et de l'espèce considérée. Des racines nées en saison de dormance (faible activité en automne, hiver) avaient un risque de mortalité plus faible que celles apparues en saison d'activité (printemps, hiver). Les auteurs supposent que ces racines apparues en saison de dormance avaient une physiologie plus adaptée aux conditions de stress (baisse de température, gel) que les autres racines. Dans Saggar & Hedley, (2001), les auteurs ont aussi montré que la durée de vie des racines nées en automne était supérieure à celle nées au printemps. En résumé, aucune étude ne s'est intéressée à expliquer les variations de la durée de vie observées par les effets des variations de facteurs abiotiques et biotiques sur le risque de mortalité des racines de graminées prairiales.

Malgré son importance et la variabilité qu'elle peut induire sur les stocks de matière organique des sols, la saisonnalité de ces processus (croissance, mortalité, rhizodéposition...) est souvent négligée par sa difficulté d'étude.

2. Les principaux facteurs affectant les flux entrants de carbone

En reprenant, le cadre d'étude (Figure 7), cette partie développera en partie les effets de la diversité fonctionnelle, de la gestion et de manière plus détaillée les effets du climat sur les flux entrants de carbone.

2.1. Quelques effets de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle

La richesse spécifique des végétaux présents dans les prairies permanentes (>600 espèces en prairie normande, Leconte et al., 2002 ; 40 à 70 espèces par parcelles pour des prairies « extensives » de moyenne montagne, Carrère et al., 2002) est plus importante que dans les prairies temporaires. L'effet de la richesse spécifique sur la productivité aérienne est observé en comparant dans les mêmes conditions environnementales des cultures pures et des mélanges d'espèces, de plus en plus riches en espèces ou en groupes fonctionnels (Hooper et al., 2005). Ces études ont généralement montré un accroissement de la productivité en lien avec la diversité (Tilman, 1997 ; Hector, 1998 ; Hooper et al., 2005 ; Balvanera et al., 2006 ; Stachowicz et al., 2007 ; Gielen et al. 2007). La productivité observée dans les mélanges d'espèces à forte diversité est fréquemment supérieure à la somme des productivités de chacune des cultures pures, à même densité d'individus (« over-yielding »). Le processus avancé pour expliquer cet effet est celui de la complémentarité des niches qu'occupent chacune des espèces (Maire et al., 2011a, soumis). Le débat actuel porte sur les mécanismes sous-jacents à cet effet biodiversité et ainsi de son application pour les systèmes naturels (Maire et al., 2011a). D'après Mommer et al., (2010), dans une expérience de diversité prairiale, cet effet est similaire au niveau souterrain voire même plus important qu'au niveau aérien. Toutefois ces questions sont peu testées sur prairie permanente (Gross et al., 2009) et ne le sont pas sur la partie souterraine. Ainsi, si l'augmentation de la richesse spécifique provoque l'« over-yielding » au niveau aérien et souterrain, alors les entrées de carbone dans le sol devraient être augmentées.

La qualité des entrées de carbone (exsudats, litière...) est aussi fonction de la composition spécifique de la communauté formant la litière. En effet, chaque espèce possède des caractéristiques morphologiques et chimiques différentes (« traits ») aussi bien au niveau aérien que souterrain. Par exemple, la teneur en lignine est plus grande pour les racines ($\approx 10\%$) que pour les limbes (maximum 3%) et il y a aussi de la variabilité inter-spécifique (racine *Elytrigia repens* : 8.4% et *Festuca rubra* : 15.9%) (Pontes et al., 2007ab ; Picon-Cochard et al., 2011). Cette variabilité interspécifique des traits racinaires comme la SRL, le diamètre, la densité des tissus (Whal & Ryser, 2000 ; Roumet et al., 2006 ; Roumet et al., 2008) affecte la durée de vie des racines (Ryser, 1996 ; Van der Krift & Berendse, 2002 ; Van der Krift et al., 2002), les taux de décomposition (Larsson & Steen, 1988 ; Personeni & Loiseau, 2004 ; Hishi, 2007) et donc les entrées potentielles de carbone vers les différents

compartiments du sol (Kazakou et al., 2006 ; Fornara & Tilman, 2008). Ainsi l'augmentation de la richesse spécifique des plantes augmentent la quantité des entrées de carbone via l'augmentation de la productivité nette aérienne et souterraine (Steinbess et al., 2008 ; Mommer et al., 2010). La richesse spécifique devrait affecter la qualité des entrées via la rhizodéposition spécifique (Wardle & Van der Putten, 2002) et la variabilité inter-spécifique des traits.

A partir des profils d'enracinement, on peut supposer que si la richesse spécifique augmente alors la probabilité que l'ensemble du profil de sol soit enraciné grandit. En effet, des espèces orientent leur stratégie de croissance racinaire vers les horizons plus profonds comme *Festuca arundinacea*, *Bromus erectus* et apportent du carbone dans ces horizons via la mortalité et la rhizodéposition. Pourtant, Mommer et al., (2010) montre qu'en augmentant la diversité spécifique, le profil d'enracinement ne s'agrandit pas avec la profondeur mais la densité racinaire augmente uniquement en surface. Les auteurs supposent que ce phénomène peut s'expliquer par l'émission d'exsudats qui stimulent la croissance racinaire afin d'exploiter au mieux les ressources (Bonkowski & Brandt, 2002) du sol.

Pour conclure, la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle déterminent la quantité et la qualité des entrées racinaires dans le sol via la croissance et la mortalité racinaire (Gill & Jackson, 2000 ; Norby & Jackson, 2000 ; Wardle & Van der Putten, 2002 ; De Deyn et al., 2008 ; Fornara & Tilman, 2008 ; Orwin et al., 2010) ainsi que le réseau trophique du sol (Coleman, 1976) via la rhizodéposition (Ostle et al., 2007).

2.2. Quelques effets de la gestion

Tout d'abord, il est important de rappeler que la gestion agricole des prairies est obligatoire pour maintenir en l'état cet écosystème sous nos latitudes tempérées. Après abandon, le processus de succession secondaire reprend rapidement conduisant à l'établissement des stades boisés. Pour les prairies permanentes, on classe la gestion suivant le degré d'utilisation allant de l'extensification (faible pression de pâturage, peu ou pas de fauche et peu ou pas de fertilisation) à l'intensification (forte pression de pâturage et/ou des fauches plus fréquentes et/ou une fertilisation importante).

Sur une prairie permanente gérée de façon extensive, la productivité primaire nette aérienne et souterraine est faible (Marriott et al., 2004 ; Klumpp et al., 2007a, b ; Semmartin et al., 2008). Mais la phytomasse aérienne est importante (forte quantité de litière aérienne). Les espèces présentes ont plutôt des stratégies « conservatives » avec des racines à fort diamètre, forte densité et faible SRL. La durée de vie des racines est potentiellement longue,

expliquant leur turnover faible. La matière organique a tendance à s'accumuler dans les sols. En revanche, sur une prairie permanente gérée de façon intensive (fauche et fertilisation), la productivité aérienne augmentent (Klumpp et al., 2007a, b). Les espèces présentes ont plutôt des stratégies « exploitatives » avec des racines fines, à faible densité. Leur durée de vie est potentiellement courte, expliquant un turnover rapide.

Ainsi dans l'étude de Klumpp et al., (2007a, b), les auteurs montrent que les racines des plantes à croissance lente, adaptées aux prairies peu pâturées (extensives), inhibent les bactéries gram(+), la décomposition des litières, la disponibilité de l'azote et la propagation des plantes à croissance rapide. L'intensification du pâturage induit une mortalité racinaire des plantes à croissance lente levant les différentes inhibitions et provoquant une libération du carbone des litières du sol. En outre, l'intensification du pâturage génère une perte de nutriments par lessivage favorisant ensuite le « mining » (priming effect). Ceci provoque une diminution des matières organiques du sol.

L'intensification des prairies s'accompagne d'une augmentation de la quantité des exportations de phytomasse et des retours de fèces (en cas de présence de l'animal). L'intensification provoque aussi une augmentation des émissions des principaux gaz à effet de serre (N_2O , CH_4). Ces gaz proviennent de l'augmentation de la fertilisation azotée et de la digestion des ruminants (Klumpp et al., 2011, soumis).

Remarque : Des études s'intéressent à mesurer ou à modéliser les bilans des gaz à effet de serre en intégrant la parcelle, les animaux, la ferme et le climat.

Sur prairie, l'étude de Pucheta et al., (2004) montre que le pâturage diminue aussi le diamètre moyen des racines et augmente la productivité primaire nette souterraine. Le renouvellement (turnover) des racines est plus important que sur dans des prairies non pâturées. Sullivan et al., (2007) montrent que des fertilisations azotées à court et long terme affectent la dynamique des racines fines en toundra. Une fertilisation à court terme augmente la production racinaire tandis qu'à long terme la quantité de racines vivantes augmente mais la production diminue. En prairie, plusieurs études (Peltzer et al., 1998 ; Wilson & Tilman, 2002 ; Moar & Wilson, 2006) ont montré une stimulation de la production racinaire en réponse à une fertilisation azotée. La fertilisation affecte par la suite les entrées potentielles de carbone. En conséquence, la quantité et la qualité des matières organiques du sol seront affectées par la quantité et le type d'apport d'azote (organique ou minéral).

Les interactions entre la gestion et la diversité fonctionnelle existent. Mais je ne présente ici que deux exemples. Le premier est l'effet de la gestion sur la diversité spécifique

des organismes du sol. Des études (Butenschoen et al., 2008 ; Schon et al., 2008) montrent que la gestion (fauche et/ou fertilisation) influence la richesse spécifique de la communauté microbienne ainsi que les niveaux trophiques supérieurs (mésafaune : les oribatides et macrofaune : les lombrics). Les lombrics ont tendance à augmenter avec le niveau d'intensification de la gestion (Schon et al., 2008). Contrairement à la mésafaune qui se diversifie pour des niveaux de gestion plus faible. Le deuxième exemple est celui de la réponse à la pression de pâturage de la diversité spécifique des plantes qui évolue selon une courbe en cloche (Milchunas et al., 1988, 1998), avec une diversité maximale pour des niveaux intermédiaires de chargement.

2.3. L'effet du climat (Température, Précipitation, Concentration atmosphérique en CO₂)

a) L'augmentation de la température de l'air

Les méthodes utilisées pour réchauffer l'air ou le sol sont diverses. Des études utilisent le gradient altitudinal (Fitter et al., 1998 ; Bloor et al., 2010). D'autres réchauffent l'air par des radiateurs (De Boeck et al., 2007 ; Bai et al., 2010) ou le sol grâce à des câbles insérés à la surface du sol. Enfin, certaines expérimentations utilisent des chambres transparentes ouvertes simulant un « effet de serre ». La vitesse des réactions physico-chimiques liées au monde du vivant sont sensibles à la température. Cette première composante agit essentiellement sur les réactions biochimiques. La réponse à la température de ces réactions est de plusieurs type (linéaire, exponentielle...). Pour un processus comme la photosynthèse, à des températures faibles (5 à 20°C), la réponse à la température est linéaire. On observe par la suite un seuil ou plateau de réponse lorsqu'un autre facteur devient limitant comme le CO₂ ou l'azote (équation logistique ou asymptotique) voire dans certains cas, un effet négatif (activité photosynthétique diminue à partir d'une certaine valeur critique qui diffère selon les espèces, Farquhar et al., 1980). L'augmentation de température peut aussi réduire l'accumulation de sucres dans tous les organes du fait de l'augmentation de l'activité cellulaire (Farrar & Williams, 1991). Farrar & Williams, (1991) et Hood, (2001) ont montré un effet négatif de l'augmentation de température sur l'allocation de carbone au niveau souterrain.

Une augmentation de quelques degrés (°C) peut avoir des effets positifs ou négatifs sur la production primaire nette de l'écosystème prairial selon la température initiale, la teneur en eau du sol et les espèces présentes. Une méta-analyse sur de nombreux écosystèmes (Rustad

et al., 2001) montre qu'un réchauffement de 0.3 à 6.0°C augmente la productivité entre 15 et 23%. En revanche, aucun effet n'a été observé pour les prairies.

Concernant, les effets d'une augmentation de la température de l'air sur le système racinaire des prairies, on pourrait s'attendre à une augmentation de la production. En effet, les travaux de Steinaker & Wilson, (2008) et Steinaker et al., (2010) montrent une très forte corrélation positive entre la croissance et la température du sol. Pourtant, de nombreuses études montrent des effets contradictoires. Certains auteurs observent une augmentation de la production racinaire (Fitter et al., 1998 ; Sullivan et al., 2007 ; Volder et al., 2007). Dans ces études, l'augmentation de la température de 2 à 4°C est obtenue par gradient altitudinal (Fitter et al., 1998) ou par réchauffement. Cette augmentation de la production observée dans ces études s'accompagne d'une durée de vie plus courte (Fitter et al., 1998) et d'une augmentation de la mortalité (Fitter et al., 1999 ; Kemp et al., 2003 ; Edwards et al., 2004). Bai et al., (2010) observent une diminution de la croissance et de la mortalité racinaire en steppe. Cet effet est en partie dû à une augmentation des précipitations. Les études de Forbes, (1997) et de Fitter et al., (1998, 1999) montrent un effet négatif de réchauffement sur la durée de vie racinaire. D'autres études montrent une diminution de la production racinaire (Hood, 2001 ; Edwards et al., 2004 ; Egli et al., 2004 ; De Boeck et al., 2008). Dans l'étude de De Boeck et al., (2008), une augmentation de 3°C réduit la production aérienne et souterraine de 29 et 25%. Les auteurs suggèrent que cette baisse est due à l'augmentation de l'évaporation qui diminue la teneur en eau du sol, ce qui diminue ainsi l'accessibilité en eau et en nutriments pour la plante. Enfin d'autres études (Kandeler et al., 1998 ; Fitter et al., 1999 ; Edwards et al., 2004 ; Dukes et al., 2005) ne montrent aucun effet de l'augmentation de la température sur la production souterraine de l'écosystème prairial.

Remarque : Dans les études de Fitter et al., (1999) et de Edwards et al., (2004), les auteurs suggèrent que le PAR (photosynthetically active radiation) expliquerait mieux les variations de croissance racinaire que la température du sol.

L'augmentation de la température peut avoir des effets directs sur l'activité cellulaire (photosynthèse, respiration). Cela aura des conséquences sur l'allocation des sucres et donc sur les processus de croissance et de mortalité racinaire. L'effet indirect est surtout une diminution de la disponibilité en eau du sol, limitant l'accessibilité de l'eau et des nutriments. Un autre effet indirect de la température est observé sur la phénologie des plantes (Cleland et al., 2006). Une augmentation de la température moyenne de 1.5 à 3°C peut induire un décalage de phénologie dans le temps avec des démarrages de végétation plus précoce (Cleland et al., 2006 ; Sherry et al., 2007 ; Bloor et al., 2010) et ou des saisons de croissance

plus longues (Clealand et al., 2006). Ces décalages de phénologies déjà observés entre partie aérienne et souterraine (Steinaker et al., 2010) pourraient affecter la temporalité des entrées de carbone dans le sol.

Malgré ces évidences établies depuis plusieurs décennies, l'effet de la température sur les entrées de carbone dans le sol et plus particulièrement la mortalité racinaire et la rhizodéposition sont encore obscures. La difficulté d'accès, d'analyse et la variabilité spécifique et temporelle peuvent expliquer le manque d'informations. De plus, l'ensemble des effets directs et indirects sont difficilement contrôlables in situ. L'augmentation de la température peut réduire l'eau du sol, diminuer l'accessibilité des ressources, limiter la croissance et augmenter la mortalité racinaire. Toutefois, les plantes peuvent s'acclimater en régulant leur transpiration, en favorisant la croissance des racines fines. Une augmentation de la température peut aussi stimuler la minéralisation de la matière organique et augmenter l'accessibilité des nutriments (Fitter et al., 1999).

b) La réduction des précipitations

Les méthodes utilisées pour réduire les précipitations sont moins nombreuses que pour le réchauffement. Des études utilisent le gradient altitudinal (Fitter et al, 1998 ; Frank, 2007) pour réchauffer et indirectement assécher l'écosystème. D'autres interceptent les précipitation à l'aide de structure amovible et transparente (Bloor et al., 2010) ou en conditions contrôlées avec des protocole d'arrosages définis.

Dans la littérature, on trouve les effets de la sécheresse, des variations de teneur en eau du sol et des variations de précipitations. Dans notre contexte d'étude, les scenarii du GIEC prévoient des variations dans les régimes de précipitations. Dans notre région, les précipitations seront réduites, surtout pendant la période estivale. Toutefois, une diminution des précipitations et donc des entrées d'eau à même évapotranspiration provoque une baisse de la teneur en eau du sol.

De plus l'eau du sol dépend énormément de la texture du sol. On sait que la capacité au champ, la réserve en eau du sol et le point de flétrissement diminuent lorsque la texture passe des argiles, aux limons puis au sable (Figure 11). Ainsi à même texture, lorsque la teneur en eau du sol diminue, la réserve en eau diminue aussi et le point de flétrissement est plus vite atteint.

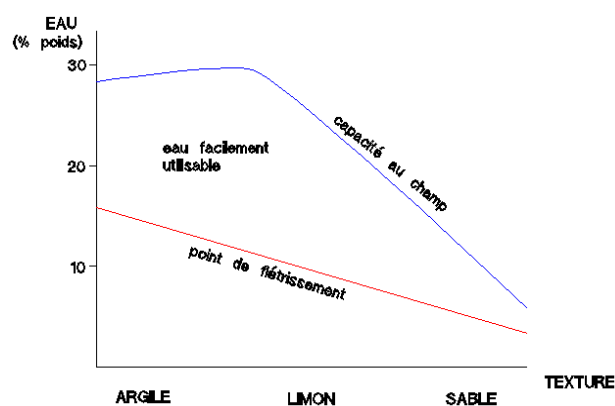


Figure 11 : Lien entre l'eau du sol et la texture (Bonneau & Souchier, 1979 ; Duchaufour, 1991).

Les effets directs de cette diminution de la teneur en eau du sol affectent la croissance et l'activité photosynthétique des organes aériens (Farquhar et al., 1980 ; Farrar & Williams, 1991). Pour limiter sa transpiration et les pertes en eau, la plante ferme ses stomates, ce qui va diminuer l'activité de photosynthèse. Cette diminution de transpiration ralentit aussi l'entrée d'eau dans la racine. De plus, comme la teneur en eau du sol diminue (augmentation de l'évaporation), son accessibilité et celle des nutriments diminue par voie de conséquences. La réduction de la teneur en eau du sol peut induire une mortalité des organes aériens et souterrains. D'un point de vue global, la croissance aérienne est plus ralentie que la croissance racinaire et l'allocation vers le système racinaire augmente (De Kroon & Visser, 2003). Toutefois, cette réponse est aussi espèce dépendante (Volaire et al., 1998). Ainsi, la réponse du système souterrain à une réduction des précipitations est variable. La production racinaire peut être négativement affectée (Hayes & Seastedt, 1987 ; Andrzejewska, 1991 ; Frank, 2007 ; Fiala et al., 2009) par la diminution de la teneur en eau du sol. A l'exception de l'étude de Fiala et al., (2009) où les auteurs réduisent les précipitations de 50%, les autres études comparent des années normales et des années sèches. Cette production racinaire peut aussi être positivement affectée (Qaderi et al., 2006 ; Volaire & Lelièvre, 2001 ; West et al., 2003). Dans l'étude de West et al., (2003), les auteurs montrent un pulse de production racinaire suite à une sécheresse en savane sur *Schizachyrium scoparium* et aucune réponse de l'espèce adaptée *Arida sticta* à ces milieux secs. Toutefois, les racines produites meurent très vite. Greco & Cavagnaro, (2002), sur trois graminées fourragères et Sebastia et al., (2004), sur des prairies des Pyrénées, ne montrent pas d'effet sur la production racinaire. Toutefois, dans l'étude de Sebastia et al., (2004), l'allocation au niveau racinaire est diminuée au profit de la partie aérienne et ne varie pas pour les trois graminées fourragères. Cependant, les auteurs (Sebastia et al., 2004) expliquent cette variation car l'effet du gradient altitudinal

(augmentation de la température) a stimulé la production aérienne et le développement des plantes ne semblait pas limité par l'eau mais plutôt par la température.

Les racines peuvent répondre à cette diminution de la teneur en eau du sol, en augmentant la production de racines fines ou par élongation et ainsi augmenter l'acquisition de l'eau. Cette réponse peut provoquer une mortalité plus importante. Huang & Gao, (2000) montre que la sécheresse provoque une augmentation de l'allocation du carbone au niveau racinaire et de la longueur du système racinaire de différents cultivars de *Festuca arundinacea*. Ils observent aussi une augmentation de la mortalité racinaire (essentiellement en surface). Une autre réponse est une croissance en profondeur (Nicotra et al., 2002). Ces travaux qui portent sur des prairies en Australie montrent le long d'un gradient de précipitation que la SRL des racines primaires augmente avec la réduction des précipitations afin d'acquérir de l'eau en profondeur. Cependant la SRL moyenne du système racinaire diminue afin d'augmenter sa capacité de tolérance à la sécheresse.

Les travaux de Volaire & Lelièvre, (2001) et de Lelièvre et al., (2002) comparent des cultivars non dormants en été de *Dactylis glomerata* et/ou de *Festuca arundinacea*, à résistance contrastée à la sécheresse. A même volume d'enracinement et à même disponibilité hydrique initiale, les auteurs ont conclu que les réponses à la sécheresse des parties aériennes pour limiter la transpiration (croissance, sénescence, conductance stomatique, ...) ont une faible variabilité intraspécifique et n'expliquent pas les importantes différences de survie observées au champ (Volaire et al., 1998 ; Volaire et Lelièvre, 2001). Ces travaux suggèrent que les caractères racinaires sont les plus déterminants dans la survie des espèces. Leur survie en cas de sécheresse sévère est surtout liée à la capacité de prélèvement hydrique en profondeur, qui dépend de l'extension racinaire. Les couverts de graminées se caractérisent par un renouvellement continu des talles. La capacité d'enracinement et de prospection de ces dernières conditionnent la pérennité de l'espèce.

Les effets indirects de la réduction des précipitations sur les flux entrants de carbone sont aussi importants. La réduction des précipitations qui se traduit par une réduction de la teneur en eau du sol, peut affecter la richesse spécifique via la diversité fonctionnelle (Figure 7). En effet, des espèces possédant des traits morphologiques « plastiques » et plus adaptées aux conditions de stress hydrique (Huang & Gao, 2000) auront une meilleure survie (Volaire et al., 1998 ; Volaire et Lelièvre, 2001). Des espèces peuvent disparaître, ou une espèce peut aussi envahir l'écosystème. La qualité des litières produites par la suite en sera d'autant plus affectée que la diversité fonctionnelle locale aura été changée. Dans l'étude de Coupe et al.,

(2009), les auteurs montrent que la sécheresse induit indirectement une forte mortalité racinaire en réponse à l'augmentation des attaques des insectes phytophages.

Tout comme l'augmentation de la température, l'ensemble des effets directs et indirects sont difficilement contrôlables in situ. La diminution des précipitations réduit la teneur en eau du sol, diminue l'accessibilité des ressources, limite la croissance et augmente la mortalité racinaire. Toutefois, les plantes peuvent s'acclimater à la réduction des précipitations en régulant leur transpiration, en favorisant la croissance des racines fines. Contrairement à l'augmentation de la température qui peut stimuler la minéralisation de la matière organique et augmenter l'accessibilité des nutriments (Fitter et al., 1999), la réduction de la teneur en eau du sol ralentit cette minéralisation. On peut alors supposer qu'une « sécheresse » serait plus néfaste pour la production aérienne et souterraine (cf Canicule, sécheresse 2003) qu'une augmentation de température à même teneur en eau du sol. C'est pourquoi les recherches actuelles portent essentiellement sur la résistance et la résilience des écosystèmes à la sécheresse. A l'extrême, la sécheresse conduit à la diminution de la biomasse végétale et à plus long terme à la désertification. Puis, l'érosion diminue les stocks de carbone du sol (Figure 3).

c) L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂

Les méthodes utilisées pour augmenter la concentration atmosphérique en CO₂ consistent toutes en une fumigation. Cet ajout de CO₂ se réalise grâce à l'utilisation de système Face (Free Air CO₂ Enrichment, Hendrey et al., 1993) ou de mini-Face (Miglietta et al., 2001 ; Bloor et al., 2010) ou de chambres ouvertes (Open Top Chamber, Drake et al., 1989 ; Leadley & Drake, 1993). Les expérimentations peuvent aussi être réalisées sous conditions contrôlées (serre, laboratoire).

Depuis plusieurs années, il a été démontré que la production aérienne via l'activité photosynthétique augmente avec la concentration atmosphérique en CO₂ en l'absence d'autres facteurs limitant (Erhleringer & Björkman, 1977 ; Farquhar et al., 1980 ; Drake et al., 1997 ; Owensby et al., 1999 ; Mooney et al., 1991, 1999). De plus, une méta-analyse sur 189 études a montré que l'augmentation du CO₂ atmosphérique stimule globalement la production de biomasse végétale avec en moyenne +15% pour les prairies et de 20 à 30% pour les forêts (Luo et al., 2006). Les effets de l'augmentation du CO₂ atmosphérique sur la partie aérienne sont assez bien établis.

Les travaux de Arnone et al., (2000) montrent que l'augmentation du CO₂ atmosphérique sur la production racinaire de l'écosystème prairial induit des réponses très

variables des racines allant des effets positifs, négatifs ou nuls. De manière générale, l'augmentation de CO₂ atmosphérique provoque une augmentation de la croissance racinaire en prairie (ex : Fitter et al., 1996 ; Arnone et al., 2000 ; Parton et al., 2007 ; Anderson et al., 2010) ou en steppe (Milchunas et al., 2005a, b ; Lecain et al., 2006). Ces études expliquent cet accroissement de la production de racine par l'augmentation de la quantité de carbohydrates formés lors de la photosynthèse. Puis la quantité de racines mortes produites augmente (Fitter et al., 1996, 1997 ; Lin et al., 2000 ; Higgins et al., 2002 ; Sindhoj et al 2004) aussi en réponse à l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂. Cette similarité indique que dans ces études sur prairies ou sur steppe, le renouvellement des racines ne semble pas être affecté. Une seule étude montre pour l'instant un effet négatif de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂. L'étude de Pendall et al., (2011) suggère que cette réduction de la biomasse racinaire est causée par un changement des espèces majoritaires. Les espèces en C4 deviennent majoritaires au dépend des espèces C3. La stratégie de ces espèces (C4) est d'allouer plus de carbone vers la partie aérienne.

Toutefois des études (Ferris & Taylor, 1993 ; Arnone et al., 2000 ; Higgins et al., 2002 ; Dukes et al., 2005 ; Baronti et al., 2008) ne montrent pas d'effet de cette augmentation sur les processus souterrains prairiaux. Dans ces études, les auteurs suggèrent que l'écosystème n'est pas limité en carbone mais par l'eau du sol. Baronti et al., (2008) montrent sur prairie méditerranéenne que la production de biomasse souterraine, la qualité de la litière, la croissance et le turnover des racines, les flux de CO₂ et la biomasse microbienne n'ont pas été affectés par l'augmentation de la concentration en CO₂. De plus, Higgins et al., (2002) montre que c'est lorsque que l'humidité du sol augmente de nouveau que l'effet positif du CO₂ sur la production est observé.

Ainsi, des facteurs comme l'eau ou l'azote du sol peuvent devenir limitant. En ce qui concerne l'eau du sol, un effet indirect de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ est un maintien de l'humidité du sol (Casella et al., 1996). En effet, il a été montré a de nombreuses reprises (Pallas, 1965 ; Van Bavel, 1974 ; Morison & Gifford, 1984 ; Morison, 1987 ; Mansfield et al., 1990) que l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique permet de diminuer la conductance stomatique. Ce phénomène s'accompagne d'une diminution du flux transpiratoire et donc d'une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Ainsi, le sol peut rester plus humide que sans l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂. La croissance racinaire peut ainsi être maintenue. L'absence d'effet observé par Baronti et al., (2008) sur des prairies méditerranéennes peut être dû au fait que

malgré un effet potentiel du CO₂ sur la teneur en eau du sol, cette teneur n'est pas suffisante pour induire de la croissance racinaire.

Concernant l'azote, une hypothèse « Progressive Nitrogen Limitation » (PNL) est très largement soutenue (Luo et al., 2004). Pour simplifier, l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique augmente la production de l'écosystème, immobilisant l'azote dans la plante et/ou dans les litières, diminuant la disponibilité de l'azote. Cette immobilisation de l'azote entraîne ensuite une baisse de la production ou une diminution de l'effet fertilisant du CO₂. Des études montrent que l'allocation de carbone est stimulée (Cotrufo & Gorissen, 1997 ; Sindhoj et al., 2004) par l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂. Les auteurs expliquent que ce changement d'allocation est la conséquence de la limitation en azote. Pour augmenter la production de biomasse, le carbone est orienté vers la création de racines afin d'augmenter la capacité d'absorption des nutriments (Sindhoj et al., 2004). De plus, c'est avec un ajout d'azote que l'effet de l'augmentation de la production racinaire est le plus fort (Cotrufo & Gorissen, 1997).

L'absorption des ressources se faisant par les racines fines, Zak et al., (2000) conclut son étude sur le système racinaire en soulignant le fait qu'il faut s'intéresser de manière plus précise à la démographie des racines fines et à l'effet de l'augmentation du CO₂ atmosphérique et des autres facteurs abiotiques en interactions sur la dynamique de ces racines. Sindhoj et al., (2000) et Milchunas et al., (2005a, b) qui ont étudié la dynamique racinaire sous concentration atmosphérique élevée en CO₂ sur prairie ou steppe, montrent une forte augmentation de 25 et 50% de la production racinaire après trois ans, accompagnée d'une augmentation de la mortalité. Dans les deux études, le climat (température et humidité du sol) explique très bien la dynamique racinaire dans les traitements enrichi ou non en CO₂. Cependant sur la même étude que Milchunas et al., (2005a, b) après cinq années comprenant des années normales, sèches et humides, le résultat est plus limité et montre moins d'effet sur cette production (Le Cain et al., 2006). Cette discordance souligne le fait qu'il est préférable d'observer la réponse à long terme de l'écosystème car la réponse à court terme peut être contradictoire ou exacerbée.

L'autre flux entrant de carbone dans le sol est la rhizodéposition. Ce flux peut être augmenté par l'augmentation de CO₂ atmosphérique (Lin et al., 2000 ; Williams et al., 2000 ; Cardon, 1996 ; Cardon et al., 2001 ; Niklaus et al., 2003 ; Dijkstra et al., 2006 ; Drissner et al., 2007 ; Bazot et al., 2008 ; De Graaf et al., 2009). Pendall et al (2004b) montre que cette augmentation stimule la rhizodéposition et plus particulièrement l'exsudation racinaire. De plus, Jones et al., (2009) expliquent où sont formés les exsudats au niveau racinaire et

suggèrent que l'augmentation de la concentration en CO₂ peut faire varier les entrées de carbone dans le sol à la fois dans l'espace (le long du profil racinaire) et dans le temps (suivant la dynamique de croissance).

Pour conclure sur l'effet du CO₂, la plupart des études montrent une stimulation de la croissance racinaire qui s'accompagne ou non d'un accroissement de la mortalité racinaire. Toutefois divers effets sont observés sur le turnover. L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ stimule directement la production de sucres et affecte indirectement l'humidité du sol. De plus, l'effet fertilisation du CO₂ peut disparaître au cas de PNL ou lorsque l'eau devient un facteur limitant.

3. Les flux sortants de carbone du sol

L'ensemble des flux de carbone sortants du sol sont regroupés dans un processus appelé la respiration du sol qui est comprise au niveau mondial entre 50 à 80 Pg C an⁻¹ (Raich & Schlesinger, 1997 ; Raich & Potter, 1995 ; Schimel et al., 1995 ; Schlesinger & Andrews, 2000). Avec la respiration autotrophe aérienne, elles constituent les deux principales sources d'émission de CO₂ des écosystèmes terrestres (Trumbore, 2006). La respiration du sol représente ainsi entre 50 à 80 % de la respiration totale pour les prairies permanentes (Klumpp et al., 2007 b). Ces flux de CO₂ échangés à la surface du sol dépendent tout d'abord de la vitesse de production de ce gaz dans le sol par les différents acteurs (plante, faune du sol, enzyme...), de variables pédoclimatiques (température, humidité, teneur en matière organique...), de la gestion et de la capacité du sol à stocker le CO₂. Cette capacité à le stocker est fonction de la porosité du sol et de la vitesse du vent au-dessus du sol (Perrin et al., 2004).

3.1. Les composantes de la respiration du sol : autotrophe (racinaire), rhizomicrobienne et hétérotrophe

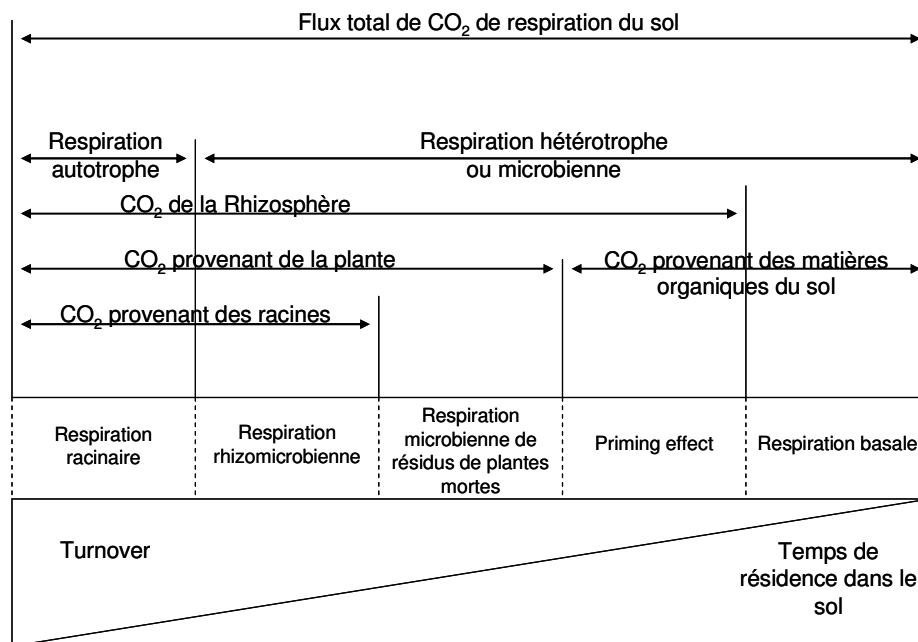


Figure 12 : Les cinq sources principales de CO₂ du sol ordonnées suivant le turnover et le temps de résidence moyen du carbone dans le sol (adapté de Kuzyakov, 2006).

La respiration du sol résulte de l'activité des microorganismes et de la faune du sol qui décomposent la matière organique (respiration hétérotrophe), de la respiration des racines des végétaux généralement associées à des microorganismes (respiration autotrophe rhizomicrobienne) (Lundegardh, 1927), dans une moindre mesure, de l'oxydation chimique de composés organiques (Burton & Beauchamp, 1994). La respiration induite par des enzymes extracellulaires (après la mort microbienne pendant plusieurs semaines) pourrait représenter jusqu'à 25% de la respiration du sol (Maire et al., 2011b, soumis).

La contribution relative de chacune des composantes de la respiration du sol (Figure 12) est très variable et est très dépendante des méthodes utilisées, des écosystèmes étudiés et du climat. En prairie (« tallgrass »), Kucera & Kirkham, (1971) ont estimé que la contribution de la respiration racinaire représente 40% du flux total de CO₂ du sol. Coleman & Sasson, (1978) sur prairie l'ont estimé entre 20 et 30%. Norman et al., (1992) ont montré qu'elle pouvait varier entre 15 et 70%. Dugas et al., (1999) ont montré qu'elle peut représenter 90% du flux total de CO₂ du sol dans une prairie à « chiendent ». A l'échelle globale, Wang & Fang, (2009) ont mesuré qu'elle pourrait varier entre 8 et 64% de la respiration du sol et entre 33 et 71% pour Dhital et al., (2010) sur des prairies japonaises. On s'aperçoit que la part relative de la contribution de la respiration racinaire sur la respiration du sol est très variable et dépend de nombreux facteurs (sites, climat, espèces, moment de mesure, méthodes...).

La respiration cellulaire autotrophe est constituée d'une série de voies interdépendantes, dans lesquelles une large proportion des glucides assimilés par la photosynthèse des plantes est utilisée (Lambers et al., 1998). Les squelettes carbonés serviront par la suite à la croissance et au maintien des structures cellulaires (Bouma et al., 1996). La respiration racinaire spécifique (respiration par unité de masse racinaire) reflète ainsi un besoin énergétique pour l'accomplissement de plusieurs fonctions comme la réduction des nitrates, le turnover des protéines, la synthèse de la biomasse, l'entretien de la biomasse, la translocation des photoassimilats, la fixation symbiotique de l'azote, l'absorption d'azote, et celle des autres ions (Penning de Vries et al., 1983 ; Hopkins, 1999). Mais tous ces processus sont difficiles à estimer avec les approches expérimentales actuelles. C'est pourquoi notre étude porte sur le flux de respiration du sol et ces composantes principales (autotrophe et hétérotrophe).

Remarque : Des modèles empiriques distinguent deux composantes dans la respiration racinaire : la respiration de croissance et d'entretien de la biomasse (Thornley, 1970). Elles sont respectivement définies comme l'énergie nécessaire à la synthèse de la nouvelle biomasse et l'entretien de la biomasse existante. Des études ont introduit une autre composante dans ces modèles de respiration spécialement pour le système racinaire, qui est la respiration associée à l'absorption d'ions (Amthor, 2000).

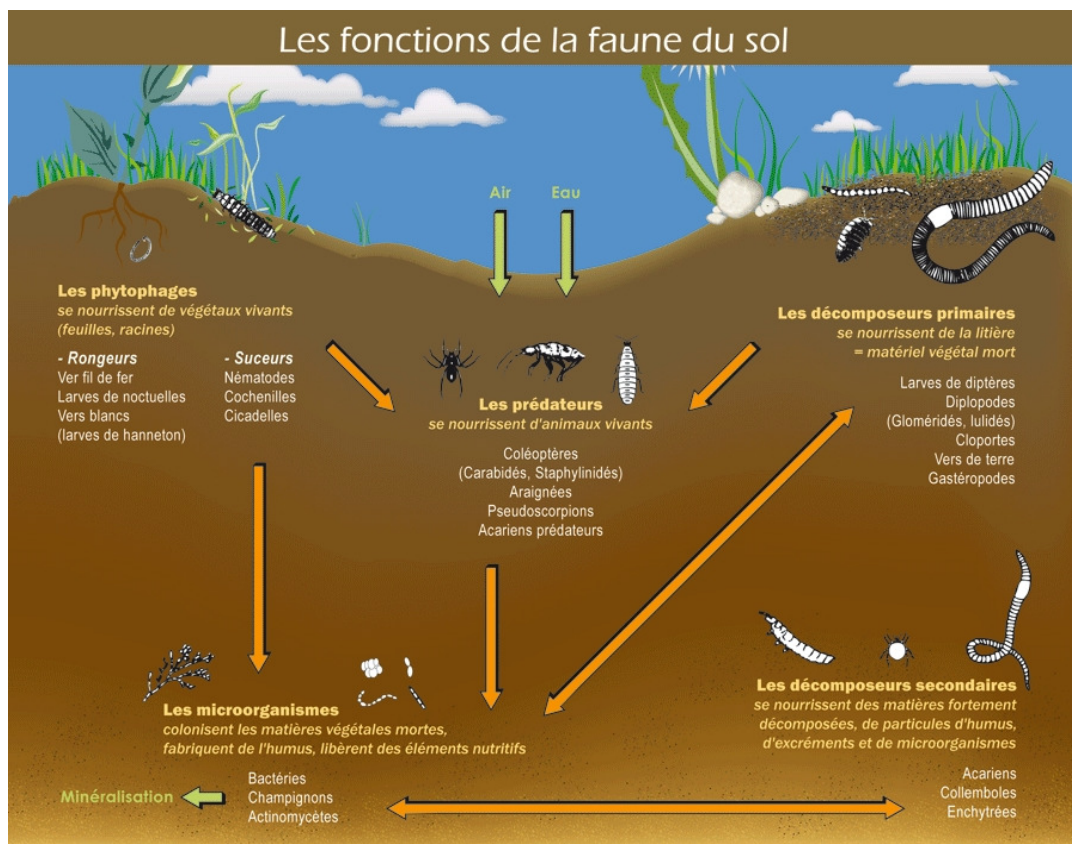


Figure 13 : Réseau trophique et fonctions de la faune du sol (CNRS, © Amélie Rochedreux)

La respiration hétérotrophe est causée par les organismes du sol, allant de la microflore et de la microfaune à la macrofaune en passant par la mésofaune (Swift et al., 1979). Ces organismes sont organisés en réseau trophique (Figure 13). La macrofaune (Figure 13) est essentiellement composée en prairie de lombrics et de coléoptères. D'un point de vue spatial, les lombrics ont un effet très important sur les processus de stockage de carbone en brassant le sol (matière organique et minérale) horizontalement et verticalement. Ce sont des organismes ingénieurs clés qui homogénéisent et aèrent les sols (Beare et al., 1992 ; Jones et al., 1994). La mésofaune (collembolles, isoptères...) fragmente la litière, ingère le sol (Lavelle et al., 1997) et consomme la microfaune et microflore. La microfaune (protozoaires, rotifères, nématodes...) représente des prédateurs de la microflore, des herbivores (racine) ou des décomposeurs de matière organique. La microflore et plus particulièrement les bactéries et les champignons sont les acteurs principaux responsables du stockage de carbone en produisant des composés récalcitrants (transformation de molécules organiques, déchets microbiens...) ou du déstockage de carbone en minéralisant les matières organiques du sol.

Pour la respiration hétérotrophe, les invertébrés peuvent contribuer jusqu'à 10% de la respiration du sol dans les écosystèmes terrestres (Luxton, 1982). Toutefois la part de la respiration hétérotrophe qui provient de la décomposition des litières est plus importante. La décomposition des litières végétales est le processus qui permet la minéralisation et la libération dans le sol des nutriments de manière à les rendre accessibles pour les végétaux et les micro-organismes (Coleman, 1994 ; Begon et al., 2005). Ce recyclage du carbone et des nutriments est un processus écosystémique fondamental (Swift et al., 1979 ; Cadish & Giller, 1997 ; Chapin et al., 2002 ; Hoorens et al., 2010). Il exerce un contrôle majeur sur le cycle du carbone, la disponibilité en nutriments et donc sur la croissance des plantes et la structure des communautés végétales (Wardle, 2002 ; Bardgett et al., 2005). En retour, la composition en espèce affecte le cycle des nutriments dans l'écosystème par le prélèvement et l'utilisation des nutriments par les plantes, les interactions avec la rhizosphère et la qualité de production de litière (Hobbie, 1992 ; Eviner & Chapin, 2003). Or, la quantité de nutriments entrant (apports exogènes : fertilisations, dépôts atmosphériques) chaque année dans la plupart des écosystèmes terrestres (à l'exception des cultures) est faible. Ces apports sont d'autant plus faibles dans les prairies permanentes soumises à abandon. La productivité des plantes dépend donc largement du recyclage des nutriments (Aber & Melillo, 1991 ; Schlesinger, 1997). C'est pour cela que la décomposition de la litière dans les écosystèmes terrestres a un effet important sur le cycle global du carbone (Prentice et al., 2001 ; Canadell et al., 2007).

La dynamique de la décomposition peut, malgré le terme de « continuum des litières », être séparée en trois phases (Chapin et al., 2002). La première consiste au lessivage des composés cellulaires solubles et débute en même temps que la résorption des nutriments lors de la sénescence. Cette première phase est rapide (quelques jours). La deuxième phase est plus lente. La litière entre dans le réseau trophique du sol (Figure 13). Elle est tout d'abord fragmentée, digérée et finalement humifiée par les micro-organismes. La décomposition suit une décroissance exponentielle (Olson, 1963). Ces deux premières phases sont regroupées sous le terme « métabolisation ». La troisième phase est la plus lente. Puis, les litières évoluent peu chimiquement et s'agrègent aux argiles pour former des colloïdes électronégatifs, stables et insolubles (Rodin & Basilevich, 1965, 1967 ; Basilevich & Rodin, 1971 ; Schlesinger, 1977 ; Melillo et al., 1989 ; Aber et al., 1990). On parle de stabilisation.

3.2. Moyens d'études et variabilités méthodologiques

Tout comme pour les entrées de carbone dans le sol, les flux sortants peuvent être mesurés de différentes manières. En laboratoire, la respiration du sol et la décomposition sont mesurées couramment en incubant des sols en contrôlant les facteurs abiotiques (température, humidité, quantité de substrat, marquage isotopique...). Le CO₂ dégagé peut être mesuré par piégeage dans de la soude. L'utilisation du marquage isotopique permet de discriminer l'origine (substrat ou matière organique du sol) du carbone respiré et de calculer des taux de décomposition des deux compartiments (substrat et matière organique du sol). L'induction d'une respiration par l'ajout de substrat permet aussi de quantifier la part de la respiration hétérotrophe dans la respiration du sol (Kuzyakov & Larionova, 2006). L'avantage des incubations en laboratoire est le contrôle des différents facteurs (température, humidité, substrat, biomasse et diversité microbienne...). Ces expériences permettent de comprendre des mécanismes difficilement accessible in situ . Mais les mesures diffèrent des conditions naturelles (sol tamisé, présence de communautés végétales et animales peu complexes ...).

Pour mesurer la respiration du sol en prairie, il est nécessaire de retirer la partie aérienne et d'installer des chambres statiques (fixées au sol) ou dynamiques (libres mais posées sur un collier inséré dans le sol). Le retrait de la partie aérienne cause un biais car dans un premier temps, la respiration du sol inclut un flux supplémentaire de CO₂ provenant de la décomposition des racines mortes. Les chambres statiques ont un avantage : elles ont une représentativité plus importante car elles intègrent les flux sur le long terme. Mais leur inconvénient est le manque de répétition, ce que les chambres dynamiques permettent. Jensen et al., (1996) ont comparé les deux méthodes statiques et dynamiques sur de nombreux

écosystèmes et montrent une relation quasi linéaire entre les deux types de mesure de flux de respiration du sol. Cette relation pour des faibles flux pour les écosystèmes prairial et forestier ($<100 \text{ mg CO}_2\text{-C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) et des valeurs de flux plus grandes pour les chambres dynamiques pour les cultures. De façon directe, le système d'Eddy Covariance permet de mesurer la respiration de l'écosystème. La respiration du sol peut être uniquement mesurée lorsque la végétation est supprimée dans le cas des cultures.

Concernant la décomposition in situ, la méthode la plus utilisée est le « litter bag » (Bocock & Gilbert, 1957). Dans les litter bags, la litière est enfermée dans un sachet avec une taille de maille standard permettant l'accès ou l'exclusion de certains décomposeurs. Les sachets sont ensuite disposés à la surface ou insérés dans le sol. Une synthèse sur les effets de la taille des mailles, la localisation, l'utilisation de produits répulsifs (naphtalène), le nombre de sachets, la durée de l'expérimentation a été réalisée par Kampichler & Bruckner (2009). Ils montrent que les litter bags sont utilisés dans des dispositifs de plusieurs mois à quelques années avec des mailles plutôt larges (1 à 2 mm) permettant l'accès à la quasi-totalité du réseau trophique du sol. Ces méthodes permettent de caractériser assez précisément les deux premières phases décrites par Chapin et al., (2002). D'autres études utilisent des carottes de sol intactes. Dornbush et al., (2002) présentent cette alternative aux litter bags. Du fait de la faible utilisation de cette méthode, on dispose encore de peu de recul sur la pertinence de ce procédé. L'avantage de cette méthode est la conservation de la rhizosphère présente dans le sol et sur les tissus en décomposition. L'inconvénient est la méconnaissance de la masse initiale de racines. Cette information s'obtient grâce à une deuxième carotte prélevée au voisinage de la première. On considère que les deux carottes sont identiques.

4. Principaux facteurs affectant les flux sortants

4.1. Quelques effets de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle

Nous avons vu précédemment que l'augmentation de la richesse spécifique des plantes peut stimuler la production aérienne et souterraine. Les entrées de carbone via la litière peuvent augmenter et donc les stocks de carbone dans le sol peuvent aussi s'accroître (Steinbeiss et al., 2008 ; Fornara & Tilman, 2008 ; Mommer et al 2010). Toutefois, cet effet dépend également de la qualité des tissus, de la profondeur où se situe l'entrée de carbone (mortalité ou rhizodéposition) et de l'effet sur la décomposition. Lorsque la diversité spécifique des plantes augmente, la probabilité pour que la variabilité interspécifique d'un trait fonctionnel

(SRL, finesse, C : N...) soit grande est aussi importante. Cela peut conduire à une variabilité importante dans la qualité des tissus, entraînant ainsi des taux de décomposition plus variables. Cette variabilité peut avoir des effets positifs, négatifs ou nuls sur la décomposition des litières et ainsi sur la respiration du sol. Dans le cas où la variabilité interspécifique des traits fonctionnels étudiés seraient plus faible, la diversité spécifique n'aurait alors que peu d'effet sur la variabilité de la qualité des tissus et donc sur les taux de décomposition.

Des études (Gartner & Cardon, 2004 ; Hättenschwiler & Gasser, 2005) ont montré que le taux de décomposition de litière plurispécifique n'est pas la simple moyenne des taux de décomposition des espèces seules (Hypothèse de « biomass-ratio » de Grime). L'effet de l'augmentation de la richesse spécifique est souvent synergétique (Schädler & Brandl 2005). Toutefois, Wardle et al., (1997) montrent que l'augmentation de la richesse spécifique des litières de plante est moins importante que les interactions entre espèces mais ils n'ont pas trouvé d'effet de l'augmentation de la richesse spécifique sur le taux de décomposition des mélanges. Les travaux de Schädler & Brandl, (2005) et de Lecerf et al., (2007) semblent montrer une réduction de la variabilité des taux de décomposition quand la richesse spécifique des litières augmente. Cela pourrait s'expliquer par la similarité interspécifique qui atténue l'effet « richesse spécifique ». Pérez-Harguindeguy et al., (2008) montrent une augmentation du taux de décomposition avec l'augmentation de la richesse spécifique. Cependant ces travaux portent sur la décomposition des feuilles. Aucune étude ne porte sur la décomposition de racine en mélange et de l'effet de l'augmentation de la richesse spécifique. L'étude de McLaren & Turkington, (2010) montre que la décomposition d'une litière racinaire mono-spécifique n'est pas affectée par la présence de différents groupes fonctionnels (graminée, légumineuse, dicotylédones (non)-fixatrices).

La richesse spécifique des organismes du sol affecte la production aérienne et souterraine via la pathogénicité, l'herbivorie ou la stimulation de la croissance racinaire (Bonkowski & Brandt, 2002) et la décomposition car les déchets microbiens sont de qualités chimiques variables (Jones et al., 2009 ; McGuire et al., 2010). La richesse spécifique des organismes du sol est aussi fonction de la richesse spécifique des plantes présentes via les phénomènes comme la favorisation, l'exclusion, ou la symbiose (Kowalchuk et al., 2002 ; Bartelt-Ryser et al., 2005 ; Chung et al., 2007 ; Thomson et al., 2010) et de la gestion de la prairie (Bardgett & Wardle, 2003 ; Klumpp et al., 2009 ; Deneff et al., 2009).

4.2. Quelques effets de la gestion

Une comparaison (Rees et al., 2005) de 11 études in situ montrent que la respiration du sol varie très largement de 4 à 26 t C ha⁻¹ an⁻¹ selon la gestion. Dans cette étude, les auteurs comparent le labour, le drainage, le pâturage et la fertilisation. Le labour est absent par définition de la prairie permanente. La fertilisation des prairies peut affecter les flux sortants de carbone via la quantité et le type d'apport (engrais organique ou minéral). Un apport de matière organique « fraîche » peut stimuler des micro-organismes (champignons) capables de dégrader les compartiments de matière organique du sol à vitesse de décomposition lente ou inaccessible depuis des centaines d'années. Cette sur-minéralisation du carbone « ancien » du sol par ajout de matière organique fraîche est le processus de « Priming effect » suspecté depuis Löhnis, (1926) et confirmé sur des sols de cultures et de prairies respectivement par Kuzyakov, (2002) et par Fontaine et al., (2004b). A l'inverse, un apport supplémentaire d'azote sous forme minérale, diminue ce priming effect et diminue la minéralisation du carbone du sol (Fontaine et al., 2007, 2011). Verburg et al., (2004) montrent que la fertilisation azotée augmente la respiration du sol. Cette augmentation de la respiration du sol est causée par l'augmentation de la rhizodéposition qui favorise l'activité microbienne. Cette étude confirme que la fertilisation azotée diminue la décomposition des matières organiques du sol.

Des études (Lecain et al., 2000 ; Owensby et al., 2006) ont montré que lorsque l'intensité de pâturage augmente sur les prairies, alors les flux de CO₂ entrants et sortants sont plus importants. Toutefois, les changements de gestion n'affectent pas dans ces études le bilan de carbone du sol. Dans l'étude de Bahn et al., (2006), les auteurs ont montré que la respiration racinaire diminuait avec l'abandon des prairies. Cette diminution était corrélée à une augmentation du diamètre moyen racinaire qui est due à un changement de communauté végétale à croissance racinaire plus lente et à durée de vie plus longue (Klumpp et al., 2007a).

Des études ont trouvé que l'herbivorie foliaire (Holland et al., 1996 ; Paterson & Sim, 1999 ; Murray et al., 2004) et racinaire (Yeates et al., 1998 ; Denton et al., 1999 ; Grayston et al., 2001) ont tendance à court terme à augmenter l'exsudation racinaire. Cette augmentation de l'exsudation stimule la biomasse microbienne et peut induire une minéralisation des matières organiques du sol (via le priming effect). Cette augmentation de la biomasse microbienne stimule aussi l'efficacité d'utilisation du carbone et de l'azote par les micro-organismes de la rhizosphère (Mawdsley & Bardgett, 1997 ; Denton et al., 1999 ; Guitian &

Bardgett, 2000 ; Hamilton & Frank, 2001), ce qui peut réduire la minéralisation des matières organiques du sol.

4.3. L'effet du climat (Température, Précipitation, Concentration atmosphérique en CO₂)

D'après Davidson et al., (2000) et Valentini et al., (2000), la compréhension des flux de respiration du sol apparaît capitale dans un contexte de changement climatique.

a) L'augmentation de la température de l'air

Une augmentation de la température de l'air en prairie entraîne une hausse de la température du sol. Cette hausse est décalée à posteriori car le sol possède une inertie et une capacité thermique plus grande que l'air. Cette augmentation de la température du sol induit majoritairement une augmentation de la respiration du sol. Des études l'ont montré sur du sol en laboratoire (MacDonald et al., 1995 ; Lomander et al., 1998a), ou à l'échelle globale (Schlesinger & Andrew, 2000 ; Wang & Fang, 2009), ou sur des prairies (Frank et al., 2002 ; Wan et al., 2005 ; De Boeck et al., 2007 ; Wan et al., 2007) et des toundras (Björk et al., 2007). La respiration racinaire est aussi augmentée par la hausse de la température du sol (Fu & Huang, 2003 ; De Boeck et al., 2007 ; Bai et al., 2010). L'augmentation de température du sol en prairie accroît aussi la biomasse et l'activité microbienne (Bardgett et al., 1999 ; Rillig et al., 2002 ; Zhang et al., 2005 ; Castro et al., 2010) et ainsi augmente indirectement la respiration hétérotrophe.

Lorsque la température du sol augmente de 10°C (Q₁₀), la respiration du sol est multipliée en moyenne par un facteur 2 (Kirschbaum, 1995 ; Kätterer et al., 1998). La plus forte réponse est observée à la surface des sols et dans des sols des climats plus froids (Lloyd & Taylor, 1994 ; Niklinska et al., 1999). L'augmentation du Q₁₀ diminue avec les hautes températures. La respiration du sol devient ainsi moins sensible (Kirschbaum, 1995). La respiration racinaire est globalement la composante de la respiration du sol la plus sensible à la hausse des températures avec un Q₁₀ de 4.6 (Boone et al., 1998). Toutefois, la réponse de la respiration racinaire à la hausse de la température est fonction de l'acclimatation des espèces. Dans les études de Lyons et al., (2007) et Rachmilevitch et al., (2008), les auteurs analysent cette acclimatation à l'augmentation de température sur 2 espèces de graminées (*Agrostis scabra* et *Agrostis stolonifera*) et montrent que des espèces comme *Agrostis scabra* avec un taux de croissance et un coût carboné de maintenance faible seront adaptées à la hausse de

température et auront une respiration racinaire plus faible que les espèces à croissance plus rapide avec un coût de maintenance élevé comme *Agrostis stolonifera*.

Cette acclimatation spécifique de la respiration racinaire est en partie responsable de l'acclimatation de la respiration du sol observée par Luo et al., (2001) sur une prairie lors d'une hausse de la température du sol.

D'autres phénomènes peuvent aussi affecter les sorties de carbone comme les mouvements verticaux du sol. Ces mouvements favorisent l'aération et ainsi la minéralisation des matières organiques. On peut observer ces mouvements lors des températures froides entre le gel et le dégel en hiver et lors des températures chaudes lors de la formation de la croûte de battance en été (Bonneau & Souchier, 1979), dans les zones où le sol n'est pas couvert par la végétation. Ces phénomènes affectent la capacité d'accumulation de CO₂ du sol et sont un biais dans les mesures de respiration du sol in situ où le sol n'est pas couvert par la végétation dans les chambres fixes ou dans les colliers de respiration.

De manière globale, le turnover des racines ou de la matière organique est positivement corrélé à la température de l'air (Norby & Jackson, 2000 ; Gill & Jackson 2000). La décomposition des racines ou de la matière organique devrait s'accélérer avec une hausse de la température (Kirschbaum, 1995). Pourtant la minéralisation ou la décomposition des matières organiques du sol peut être accélérée avec l'augmentation de la température (Ross et al., 1995 ; Aerts, 2006 ; Bontti et al., 2009), diminuée (Amelung et al., 1999 ; Zaller et al., 2009 ; Pendall et al., 2011) ou ne pas être affectée (Murphy et al., 1998 ; Bai et al., 2010). Dans les études où la hausse des température n'entraîne pas d'effet ou diminue le taux de décomposition, la teneur en eau du sol est apparue comme le déterminant principal de la décomposition.

b) La réduction des précipitations

La respiration du sol et la décomposition sont influencées par la teneur en eau du sol (Epstein 2002 ; Schlentner & Van Cleve, 1985 ; Naganawa et al., 1989 ; Zhang & Zak, 1995). Sur prairie, Wan et al., (2007) montre une relation polynomiale ($R^2 : 0.52$) entre la respiration du sol et la teneur en eau du sol en forme. Une réduction des précipitations de 30% (Joos et al., 2010) ou de 50% (Wan et al., 2007) tend de manière générale à diminuer la respiration du sol de l'écosystème prairial (Hunt et al., 2004 ; Wan et al., 2007). Joos et al., (2010) montrent que la réduction des précipitations induit une réduction importante de 59% des flux de CO₂ du sol. Cette réduction altère la saisonnalité des flux observée par Wan et al., (2007). La respiration racinaire est aussi diminuée (Joos et al., 2010).

Remarque : Wan et al, (2007) ont aussi montré qu'une augmentation des 50% des précipitations stimule la respiration du sol. Thorne & Frank (2009) montrent aussi un effet positif de l'augmentation de la teneur en eau du sol sur la respiration racinaire.

Concernant la décomposition des matières organiques du sol, l'effet de la diminution des précipitations est plus variable. L'effet de la diminution des précipitations dépend de la teneur en eau du sol avant la réduction des précipitations. Anderson, (1991) montre qu'une diminution des entrées d'eau sur un sol déjà saturé permet d'augmenter la décomposition des litières. Une diminution des précipitations sur un sol sec n'aura aucun effet sur la décomposition. Ces conclusions sont en accord avec les travaux de Kemp et al., (2003) et Garten et al., (2009) qui montrent qu'une réduction des précipitations diminue le taux de décomposition dans les prairies. Kreyling et al., (2008) ne montrent aucun effet de cette réduction sur la décomposition car le sol n'est pas humide. Les auteurs montrent aussi que de fortes précipitations accélèrent la décomposition des matières organiques du sol.

De manière générale, les activités végétales (respiration) et microbiennes (décomposition) ont tendance à diminuer quand l'eau devient la ressource limitant leur activité (Liu et al., 2009). Ceci explique pourquoi dans les zones arides comme les déserts, on trouve un stock de carbone non nul et pourtant avec une partie aérienne quasi nulle (Tableau 1 ; Figure 3).

Lors d'épisode de sécheresse, il peut y avoir un découplage des réponses de la respiration hétérotrophique et de la respiration autotrophique. Après une réhumectation du sol suite à une pluie, on observe un pulse de respiration du sol qui serait d'origine microbienne. Ce pulse entraînerait un déstockage de carbone de l'écosystème (perte de carbone suite à la sécheresse de 2003). Lors de cet épisode de sécheresse de 2003, la température de l'air était aussi très importante. Les effets de l'interaction entre la température et la teneur en eau du sol peuvent être multiplicatifs (Lomander et al., 1998b). Séparer les effets de la hausse de la température et de la baisse des précipitations sur la respiration du sol (respiration de croissance, de maintien et décomposition) devient problématique (Kirschbaum, 1995).

c) L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂

Lorsque l'augmentation du CO₂ atmosphérique conduit à une stimulation de l'activité photosynthétique, à une augmentation du carbone alloué aux racines et à la rhizodéposition, alors la respiration racinaire et rhizosphérique sont directement augmentées (Edwards & Norby, 1999 ; Zak et al., 2000 ; Anderson et al., 2001). De plus, l'effet indirect de l'augmentation du CO₂ atmosphérique sur le maintien ou l'augmentation de la teneur en eau sol (Hungate et al., 2002 ; Morgan et al., 2004 ; Marhan et al., 2010) permet aussi de

maintenir ou d'augmenter la respiration racinaire et rhizosphérique. C'est pourquoi l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ tend de manière générale à accroître (Luo et al., 2001 ; Pendall et al., 2001 ; Parton et al., 2007 ; Wan et al., 2007 ; Bachman et al., 2010) la respiration du sol.

Toutefois, des études montrent que l'augmentation du CO₂ atmosphérique n'affecte pas (Mosier et al., 2002 ; Volk & Niklaus, 2002) la respiration du sol. Dans ces études, les auteurs n'ont pas observé d'effet sur la biomasse racinaire. Ceci signifie aussi que la respiration hétérotrophe n'est pas stimulée par le CO₂ et donc que l'exsudation n'est pas affectée. De plus, des études montrent des effets contrastés de l'augmentation du CO₂ atmosphérique sur la respiration racinaire. L'effet est positif pour Anderson et al., (2010) où les auteurs observent une diminution de la durée de vie racinaire, négatif pour Lambers et al., (1996) où l'utilisation de carbone diminue pour la respiration racinaire ou nul pour Yoder et al., (2000) où les auteurs n'observent pas de différence d'activité (absorption d'azote, croissance) racinaire.

Concernant les effets de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ sur les taux de décomposition de la matière organique des sols, il existe une littérature abondante. Basé sur l'article de Norby & Cotrufo, (1998), deux effets principaux sont observés. Le premier (Gorissen et al., 1995 ; Robinson et al., 1997 ; Loiseau & Soussana, 1999a, b ; Van Groenigen et al., 2005 ; Knops et al., 2007) est un effet négatif de l'augmentation en CO₂ de atmosphérique sur la décomposition. Cette augmentation enrichit en carbone les tissus de la plante ainsi que les litières produites. Cette augmentation du ratio C : N diminuerait leur décomposition. Suite à cette diminution de la décomposition, les études montrent une immobilisation de l'azote dans les litières et la matière organique du sol. Cette immobilisation diminue les activités microbiennes et végétales. On parle de « Progressive Nitrogen Limitation » (Luo, 2004). Toutefois, Norby & Cotrufo, (1998) remettent plutôt en question cette hypothèse de limitation azotée qui aurait un effet potentiellement trop négatif sur le long terme. Le deuxième (Fitter et al., 1997 ; Lin et al., 2000 ; Higgins et al., 2002 ; Allard et al., 2005 ; Sowerby et al., 2005 ; Pendall et al., 2011) est un effet positif de l'augmentation en CO₂ atmosphérique sur la décomposition. Cette augmentation stimule l'exsudation (rhizodéposition) au niveau racinaire (Lin et al., 2000 ; Williams et al., 2000 ; Niklaus et al., 2003 ; Pendall et al 2004 ; Dukes et al., 2005 ; Drissner et al., 2007 ; Bazot et al., 2008 ; De Graaf et al., 2009). Les composés ainsi relâchés dans la rhizosphère sont facilement dégradables et augmentent les activités microbiennes qui peuvent ou non minéraliser le carbone récalcitrant, via le processus de « Priming effect ». Ceci permet de remobiliser et

d'augmenter la quantité d'azote disponible pour la plante et les microbes. En contre partie, cela diminue les stocks de matière organique du sol (Fitter et al., 1996 ; Niklaus et al., 2001). Toutefois des études montrent une augmentation des stocks de carbone (Jastrow et al 2000 ; Jastrow et al., 2005 ; Pendall & King, 2007) sous CO₂ élevé car le taux de décomposition n'est pas affecté et les entrées de carbone dans le sol sont stimulées.

Tableau 5 : Récapitulatif de l'analyse bibliographique de cette thèse en nombre d'articles des effets positifs, négatifs ou nuls (+, -, 0) de l'augmentation de la température (T₊), de la diminution des précipitations (H₂O-), de l'augmentation du CO₂ atmosphérique (CO₂₊) et des interactions sur différentes variables souterraines de l'écosystème prairial.

VARIABLES		EFFETS	T ₊	H ₂ O-	CO ₂₊	
ENTREES	Allocation vers souterrain	-	2			
		+	1	1	5	
		0		1	2	
	C : N racine	-				
		+	1			10
		0	1			1
	Morphologie (SRL ou finesse)	-				2
		+	2			3
		0				
	Croissance racinaire	-	7	6	1	
		+	6	4	29	
		0	5	3	5	
	Mortalité racinaire	-	1			
		+	3			6
		0				1
Durée de vie racinaire	-	1			2	
	+				1	
	0					
Rhizodéposition	-					
	+				9	
	0				1	
STOCKS	Matière Organique du Sol (stock)	-	1		13	
		+	2		7	
		0		2	4	
	Microorganismes (biomasse, diversité, activité)	-	1	1	1	
		+	4			5
SORTIES	Respiration racinaire	0	1		2	
		-	2	2	1	
		+	6		2	
	Respiration du sol	0			2	
		-	2	6		
		+	11		10	
Turnover, Décomposition racinaire	0	2		4		
	-	5	2	9		
	+	5	1	9		
INTERACTIONS		0	2	1	6	
Nombre d'article	T ₊ *H ₂ O-	T ₊ *CO ₂₊	H ₂ O-*CO ₂₊	T ₊ *H ₂ O-*CO ₂₊		
	6	16	4	2		

5. Effet du Changement climatique (T, D, CO₂ combinés) sur les entrées, les sorties et les stocks de carbone

D'après le tableau 5 on s'aperçoit que les effets en interactions de l'augmentation de la température, la diminution des précipitations et l'augmentation du CO₂ atmosphérique sont moins étudiés que les effets seuls (Tableau 5). L'interaction la plus étudiée est celle de l'augmentation de la température et de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂. Les études se sont intéressées à cette interaction car les observations et les prévisions du GIEC montrent que l'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère s'accompagne de l'augmentation des températures moyennes de l'air. Baronti et al., (2008) concluent leur étude sur les prairies méditerranéennes que les interactions avec l'eau du sol et la température sont importantes et doivent être prises en considération. L'augmentation de la température influence la teneur en eau du sol via l'augmentation de l'évapotranspiration. L'augmentation de la température et la diminution des précipitations ont un effet cumulatif négatif sur la teneur en eau du sol et sur le fonctionnement de l'écosystème. Cependant, la réponse de l'écosystème n'est pas claire. En effet, sur la production aérienne, leurs effets pris séparément ou combinés peuvent être inverses car ils sont dépendants du climat du site, de l'intensité des événements (réchauffement progressif ou canicule), de la composition et de la réponse des espèces, et de la résilience de l'écosystème (Penuelas et al., 2007)

Les travaux de Ross et al., (1995) et Kandeler et al., (1998) montrent un effet négatif de l'interaction température et CO₂ sur la production racinaire. La température a diminué la teneur en eau du sol, ce qui a limité la croissance racinaire. Dans ces études, l'effet du CO₂ seul avait augmenté la production racinaire. Contrairement à Dukes et al., (2005) qui observent un effet positif ou nul de l'interaction par rapport à leur contrôle comme dans l'étude de Loiseau & Soussana, (1999a, b) sur ray-gras. Dans l'expérimentation de Shaw et al., (2002), l'effet du CO₂ annule l'effet positif de la température sur l'allocation du carbone aux niveaux racinaires. Pendall et al., (2011) montrent aussi sur prairie que les effets de la température et du CO₂ sur les stocks de matière organique du sol sont positifs pour le réchauffement seul et négatifs pour le CO₂ seul. L'ajout de CO₂ stimule la décomposition des matières organiques et la respiration du sol. De plus, le C : N est augmenté dans le compartiment racinaire. L'interaction n'a donc pas d'effet en comparaison du contrôle.

Parton et al., (2007) a modélisé la réponse de l'écosystème et prévoit que les effets combinés de l'augmentation de la température et de la concentration atmosphérique en CO₂ devraient augmenter la production aérienne de l'écosystème car le CO₂ compenserait l'effet

négatif de la température sur la teneur en eau du sol. Les auteurs ont validé leur hypothèse que l'interaction aurait un effet positif sur la production racinaire mais uniquement lorsque la teneur en eau du sol est suffisante pour maintenir l'activité des plantes. Dans l'étude de Luo et al., (2008), les résultats de la modélisation montrent que l'augmentation de la température et de la concentration atmosphérique en CO₂ accélère la respiration hétérotrophe. Toutefois, les auteurs mettent en évidence la complexité des interactions et la nécessité de mesurer expérimentalement les variables souterraines soumises à ces interactions (augmentation de la température et de la concentration atmosphérique en CO₂, variations du régime de précipitation).

Shen et al., (2009) tentent de modéliser les effets de ces trois composantes sur la respiration du sol. Les auteurs montrent que la température et le CO₂ augmentent la respiration du sol et que la réduction des précipitations la diminue. Cependant, la température augmente surtout la composante hétérotrophe, alors que la réduction des précipitations et l'augmentation du CO₂ affectent la composante autotrophe.

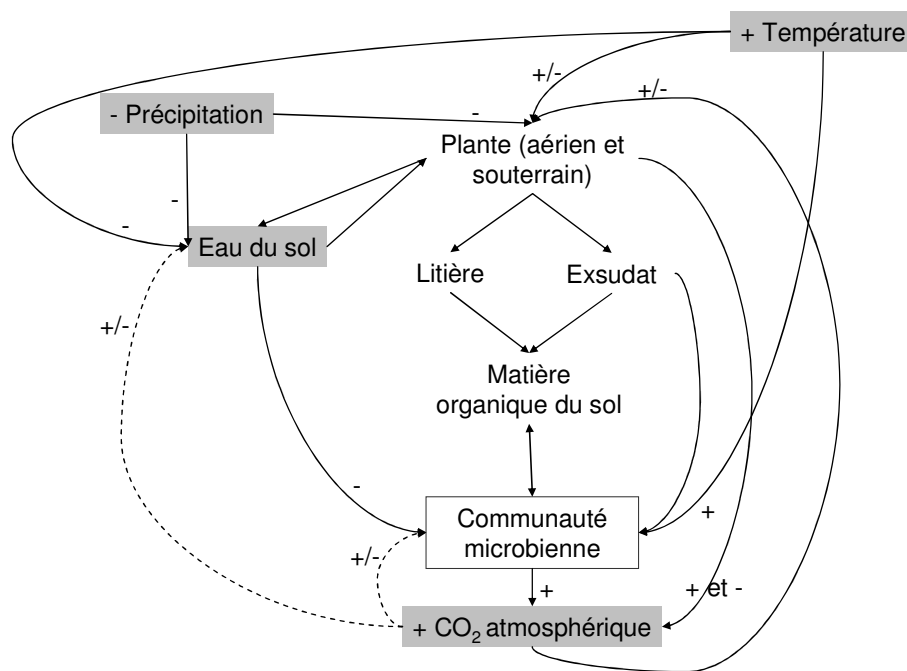


Figure 14 : Schéma adapté de Pendall et al., (2008) des effets interactifs de l'augmentation de la température, de la diminution des précipitations et de l'augmentation en CO₂ atmosphérique sur la plante, les compartiments de matière organique du sol et l'eau du sol (ligne pleine : effet direct, ligne en pointillée : effet indirect ; - : effet négatif, + : effet positif, +/- : effet variable ; + et - : photosynthèse et respiration). Remarque : les nutriments ne sont pas représentés.

Ce schéma (Figure 14) représente la multitude des effets indirects, directs, positifs, négatifs des trois variables climatiques étudiées dans cette thèse et montre la complexité du fonctionnement. Dans l'article de Pendall et al., (2008), les auteurs essayent de synthétiser les effets directs et indirects des variables (CO₂, température, eau du sol, déposition d'azote) sur

les processus souterrains et leurs effets retour. Wan et al., (2007) avaient réalisé un schéma similaire montrant les effets de ces facteurs sur la respiration du sol. Dans Pendall et al., (2008), les racines sont encore un compartiment « obscur » uniquement lié à la partie aérienne et à l'exsudation. L'entrée de litière par la mortalité des racines n'est pas prise en compte. De plus, sur leur schéma, les racines ne sont pas directement affectées par les variables abiotiques. C'est pourquoi sur la figure 14, j'ai tenté de représenter l'ensemble des effets connus ou potentiels.

Au vu de cette analyse bibliographique (Tableau 5), peu d'étude porte sur le fonctionnement du compartiment souterrain de l'écosystème prairial soumis à un changement climatique avec les trois composantes principales : augmentation de la température, réduction des précipitations, augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂. A l'exception des études de Wan et al., (2007), et Garten et al., (2009) qui ont analysés les effets des trois composantes principales sur la respiration du sol et la dynamique du carbone dans le sol en prairie. Dans les deux études, l'humidité du sol en tant que variable et facteur climatique (réduction ou ajout de précipitations) est apparue comme un déterminant majeur de la respiration du sol et surpasse les effets de l'augmentation de la concentration en CO₂ et de la température. L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ tend à accroître le carbone stocké dans le sol. L'augmentation de l'humidité du sol annule cet effet et permet d'augmenter la minéralisation et stimule ainsi la respiration du sol (Garten et al., 2009). Garten et al., (2009) concluent que les stocks de carbone ne changeront pas sous changement climatique uniquement si la teneur en eau du sol n'augmente pas. Sur le dispositif Climaite (Mikkelsen et al., 2008) sur prairie humide, les premiers résultats portent sur l'efficacité d'utilisation de l'azote sur les deux espèces principales (*Calluna vulgaris* et *Deschampsia flexuosa*) (Andresen et al., 2009) et sur les activités microbiennes (Andresen et al., 2010 ; Andresen, 2010). Les auteurs montrent une accélération des activités microbiennes sous changement climatiques.

Cependant aucune étude ne porte sur les effets du changement climatique sur les principaux déterminants du stockage de carbone en prairie. Aucune étude ne portent sur les effets des trois composantes en interaction au niveau racinaire aussi bien sur les processus de croissance, de mortalité (durée de vie et risque de mortalité associé) et de décomposition. L'évolution des caractéristiques racinaires comme la morphologie, la composition chimique n'a pas été analysée sous changement climatique.

Questions

Les effets des facteurs abiotiques en interaction sur les déterminants majeurs du processus de stockage de carbone à court et moyen terme dans le sol de l'écosystème prairial ainsi que leurs variations spatiales et temporelles ne sont pas encore clairement définis (Tubellio et al., 2007). La dynamique racinaire, les compartiments de matière organique, la décomposition de litière et la respiration du sol qui sont respectivement, les entrées, les stocks et les sorties de carbone du milieu sont encore discutés au sein de la communauté scientifique. C'est pourquoi cette thèse tente de répondre aux trois questions principales.

Quels sont les effets du changement climatique à court et moyen terme **i)** sur le renouvellement (dynamique, démographie) des racines dans l'écosystème prairial en analysant la croissance, la mortalité, la durée de vie et le risque de mortalité. **ii)** sur les traits racinaires morphologiques (diamètre, finesse, densité, SRL) ou sur la composition chimique (teneur en carbone, azote, fibres pariétales). **iii)** et enfin sur le bilan de carbone du sol en analysant les entrées provenant de la mortalité racinaire, les sorties résultant de la décomposition des litières racinaires et de la respiration du sol et le stock par le fractionnement des matières organiques particulières ?

Hypothèses

La bibliographie (Tableau 5) montre que le réchauffement sera un facteur primordial sur le fonctionnement souterrain. Les espèces ont pu allouer préférentiellement leur carbone au niveau souterrain afin de constituer des réserves (rhizomes) et/ou pour augmenter la taille de leur système racinaire afin d'accroître l'absorption de l'eau et des nutriments qui peuvent devenir moins accessible du fait de la diminution de la teneur en eau du sol. Cette augmentation de la quantité de racines devrait s'accompagner d'une augmentation de la respiration du sol et plus particulièrement de la composante autotrophe. Cet effet pourrait être accentué lors de la sécheresse estivale induite par la réduction des précipitations. Toutefois si le développement du système racinaire se traduit par une élongation des racines avec une diminution de la densité des tissus (ex : moins de fibres structurales), alors il pourrait être accompagné d'une durée de vie racinaire plus courte et ainsi d'une augmentation de la mortalité. Comme l'entrée de litière facilement dégradable (racines peu denses, fines) augmenterait, alors la décomposition et la respiration hétérotrophe pourraient aussi s'accroître sous réchauffement.

La teneur en eau du sol en tant que variable et facteur climatique (réduction des précipitations) devrait être un déterminant majeur de l'activité racinaire. Les racines devraient s'accroître voire s'allonger lorsque la teneur du sol deviendrait limitant, c'est-à-dire en période estivale pour notre témoin. Ce phénomène pourrait être accentué sous une réduction des précipitations. Si à même précipitation, le réchauffement doit accélérer la décomposition des litières racinaires alors la composante hétérotrophe de la respiration du sol doit aussi s'accroître. La réduction des précipitations devrait à la fois réduire la décomposition et la respiration hétérotrophe.

Dans notre écosystème, l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique, accompagnée du réchauffement et de la réduction des précipitations, devrait accroître la production racinaire pour favoriser l'acquisition des ressources. Cet accroissement pourrait être la cause de la non diminution de la teneur en eau du sol, car la transpiration serait limitée. Cette augmentation de la production racinaire pourrait être en lien avec une augmentation de l'activité ou de la production aérienne. Cette stimulation pourrait induire une émission plus importante de racines primaires afin d'augmenter la taille du système racinaire et d'accroître l'absorption de l'eau et des nutriments en profondeur. Cette augmentation induirait une hausse du diamètre moyen racinaire. Enfin comme le diamètre et la durée de vie sont corrélés alors la durée de vie pourrait être augmentée. Pour résumer, si le réchauffement induit une mortalité plus importante de part l'allongement des racines en réponse à la diminution de l'accessibilité des ressources, alors l'augmentation du CO₂ atmosphérique pourrait compenser cet effet négatif de trois manières ; un maintien de la teneur en eau du sol par la diminution de la transpiration, une augmentation du diamètre moyen par l'émission de racines primaires ou une allocation de carbone plus importante pour former des tissus plus denses.

Le changement climatique (CC : augmentation de la température, réduction des précipitations, augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂) devrait permettre de maintenir les activités racinaires si l'augmentation de la température et la réduction des précipitations ont eu des effets négatifs. Le changement climatique pourrait même favoriser la croissance racinaire et la respiration du sol. Concernant la décomposition des litières racinaires, elle pourrait se voir accélérer par l'effet stimulant du CO₂ sur l'exsudation. L'exsudation pourrait ainsi accroître la biomasse et l'activité microbienne et favoriser la décomposition des litières racinaires et des matières organiques du sol via le priming-effect. Le réchauffement pourrait diminuer les stocks de carbone si la décomposition est accélérée car les précipitations sont identiques et si la croissance et la mortalité sont faiblement affectées. La réduction des précipitations devrait diminuer l'effet du réchauffement sur la

décomposition et augmenter les entrées par une augmentation de la mortalité racinaire. Le changement climatique (T, D, CO₂ en interaction) devrait augmenter les entrées (mortalité par la température et la sécheresse et rhizodéposition par le CO₂) et les sorties (activité rhizosphérique par la température et le CO₂) de carbone pour arriver à un stockage quasi nul ou à un déstockage si les sorties sont supérieures aux entrées.

D'un point de vue saisonnier, le réchauffement devrait aussi apparaître comme le facteur principal. En effet, le réchauffement devrait permettre le maintien des activités de croissance racinaire, de mortalité et de respiration du sol. On devrait observer un décalage phénologique entre notre témoin et le traitement réchauffé. Puis, durant l'été, on peut supposer deux effets. Le premier est un arrêt de la croissance racinaire avec ou non une augmentation de la mortalité si la teneur en eau du sol devient trop faible. Le deuxième, à l'inverse serait un maintien des activités de croissance et de respiration si la teneur en eau est suffisante. L'effet saisonnier pourrait être observé sur les risques de mortalité. En effet, la teneur en eau pourrait devenir un facteur limitant en été et accroître la mortalité mais elle pourrait aussi avoir l'effet contraire en hiver. Une teneur en eau élevée pourrait induire une mortalité plus élevée (par asphyxie). Le réchauffement et la réduction des précipitations pourraient ainsi diminuer le risque de mortalité. L'augmentation du CO₂ pourrait l'augmenter si le CO₂ permet de diminuer la transpiration et de maintenir l'humidité du sol.

Concernant la temporalité des effets à court et moyen terme et au vu des premiers résultats sur la partie aérienne (Cantarel, 2011), on peut supposer que l'effet positif observé à court terme puis fortement négatif à long terme sur la production aérienne sans avoir affecté la richesse spécifique, devrait être similaire pour le système racinaire. Une diminution partielle de la domination des graminées a été observée. La réduction des précipitations réduit à moyen terme la production aérienne et l'augmentation du CO₂ l'augmente. Comme l'effet positif du CO₂ est observé après quatre ans d'expérimentation, on peut supposer que l'hypothèse de « Progressive Nitrogen Limitation » n'est pas valide pour notre écosystème et que le système racinaire s'est aussi développé sous changement climatique.

Si l'on se réfère à l'hypothèse de « mining » (Fontaine et al., 2011) qui veut que la demande en nutriments de la plante contrôle les populations microbiennes et ainsi la minéralisation des matières organiques du sol, alors on peut établir une autre hypothèse concernant le stock de matière organique du sol. Contrairement à l'accélération de la décomposition sous réchauffement, si le réchauffement a induit une diminution de la production aérienne et peut-être racinaire alors la demande en nutriment de la plante aura aussi été diminuée et les stocks de carbone auront pu augmenter. Si la « Progressive Nitrogen

Limitation » n'est pas valide et que le changement climatique a augmenté la production aérienne alors on pourrait s'attendre à une diminution des stocks de carbone dans l'écosystème prairial.

Objectifs

Cette thèse vise à déterminer quels seront les impacts du changement climatique prévu par le GIEC (SRES) en 2080 pour des régions tempérées (augmentation de la température moyenne, diminution des précipitations estivales et augmentation de la concentration atmosphérique de CO₂) sur les différents processus souterrains : croissance, mortalité et décomposition racinaire, respiration du sol, dans une prairie permanente de moyenne montagne du Massif Central. Ces processus étant les déterminants clés permettant le stockage du carbone dans les matières organiques du sol.

Les dynamiques de la croissance et de la mortalité et donc du turnover des racines au niveau de la communauté végétale ont été suivies pendant trois années. L'effet du changement climatique sur ces processus a été analysé ainsi que les principaux déterminants du risque de mortalité. Puis, les effets du changement climatique sur la croissance, la qualité biochimique (carbone, azote) des tissus racinaire et leur morphologie ont été suivis pendant une année. Ceci permet d'affiner l'analyse des relations entre les traits racinaires et le fonctionnement physiologique des racines. Enfin, les processus principaux liés aux flux de carbone dans le sol que sont la décomposition de matière organique (racine, exsudats, tissus...) et la respiration du sol (auto et hétérotrophe) ont été également suivis pendant une ou deux années. Enfin, un fractionnement de matière organique a été réalisé à la fin de l'expérimentation. Il permet de déterminer les effets du changement climatique sur les stocks de carbone et d'azote dans le sol de l'écosystème prairial à moyen terme.

Dans une première partie, nous analyserons comment le changement climatique va affecter les entrées de carbone dans le sol via la dynamique racinaire et ceci à une échelle interannuelle et saisonnière. Nous déterminerons quels sont les principaux déterminants climatiques de la croissance et de la mortalité racinaire. Pour répondre à ces questions, un suivi des cohortes de racines a été réalisé pendant quelques années grâce à la méthode « Minirhizotron » et a permis d'étudier la phénologie racinaire et d'expliquer les variations annuelles et saisonnières de la croissance et de la mortalité par les facteurs climatiques.

Dans une deuxième partie, nous tâcherons de déterminer dans quelles mesures les processus (croissance, respiration) et les traits (morphologie et composition chimique) racinaires pourront être affectés par le changement climatique prévu par le scénario A2 ? Un

suivi de croissance racinaire a été réalisé pendant une année dans un milieu homogène in situ (ingrowth core) dans des monolithes de prairie permanente sous des climats différents.

Puis, dans une troisième partie, la décomposition en tant que processus clé du stockage de carbone dans le sol, sera étudiée sous changement climatique (facteurs abiotiques) ainsi que le rôle des différents groupes de décomposeurs de la communauté du sol dans ce processus. Pour cela, la décomposition racinaire a été suivie sur une année avec des contraintes abiotiques (changement climatique) et des « filtres » biotiques pour séparer les différents groupes de décomposeurs par une expérimentation en litter bags.

Dans une quatrième partie, la respiration du sol a été suivie pendant environ deux ans sur des monolithes enherbés et en sol nu depuis le début de l'expérimentation. Ceci permettra de mesurer comment la respiration du sol répondra au changement climatique et dans quelles mesures les principaux déterminants de la respiration du sol (auto et hétérotrophe) sont responsables des variations de la respiration du sol.

Enfin, dans une cinquième partie, nous avons procédé à la séparation des différents compartiments de matière organique du sol lors de la destruction des monolithes de prairie à la fin du dispositif. Ceci permettra de déterminer les effets du changement climatique sur les stocks de matière organique du sol.

Dans une discussion finale, nous mettrons l'ensemble de nos résultats sur les effets du changement climatique sur les principaux déterminants du stockage de carbone de notre écosystème prairial face à la littérature. Nous analyserons les avancées obtenues sur la compréhension du fonctionnement racinaire, les problèmes rencontrés et les limites, les points forts de cette étude. Enfin, les perspectives d'études sur l'écosystème prairial ou plus globalement sur le fonctionnement des écosystèmes dans un climat futur seront évoquées.

3^{ème} Chapitre

MATERIELS & METHODES

Le projet IMAGINE (financé par le GICC, puis QDIV et VALIDATE) avait pour objectif d'étudier in situ les impacts des principales composantes du changement climatique sur des prairies extensives et des friches. Il a été mené sur deux sites contrastés : Montpellier, avec un climat méditerranéen, et Theix, moyenne montagne continentale. C'est le volet installé à Clermont-Ferrand-Theix qui va être présenté dans cette thèse.

Présentation

Afin de disposer de références expérimentales concernant les impacts de scénarios climatiques prévus pour 2080, une expérience a été entreprise à l'INRA de Clermont-Ferrand, en 2005, sur prairie permanente. Le scénario climatique qui a été retenu correspond à la moyenne des prédictions pour le centre de la France dans le cas d'une augmentation rapide des émissions de gaz à effet de serre (scénario A2 ACACIA, GIEC) : réchauffement de 3.5°C de l'air, diminution de 20% de la pluviométrie estivale et augmentation de 200 ppm de la concentration atmosphérique en CO₂.

Le dispositif est l'un des rares au monde avec les sites, Duke Face aux Etats-Unis, Climaite au Danemark, Global Change Field Research Facility on the Oak Ridge National Environmental Research Park in Oak Ridge, Tennessee, USA, reproduisant expérimentalement un scénario de changement climatique. Il constitue une innovation importante dans la mesure où la plupart des études antérieures avait abordé séparément le rôle du CO₂, de la température et de la pluviométrie.

L'expérience consiste à recréer l'impact du changement climatique sur une prairie permanente de moyenne montagne. Dans le but de travailler sur des assemblages naturels d'espèces, des monolithes (bloc cohérent de terre et de végétation) ont été prélevés dans une prairie permanente de moyenne montagne du Massif Central. Cette prairie, située à Theix (45°43'N, 03°01'E, 850m a.s.l), a été gérée depuis quinze ans par un pâturage ovin léger (4 passages d'animaux par an), sans fauche et sans fertilisation minérale ou organique. En octobre 2004, quatre vingt monolithes (50 x 50 x 40cm de profondeur) ont été extraits (Figure 15) et placés dans des boîtes en acier inoxydable (quatre côtés et un fond percé).

Les monolithes ont été stockés sur la parcelle pendant l'hiver, de manière à pouvoir commencer l'expérience au printemps en évitant l'artefact lié à un prélèvement récent des monolithes. La composition botanique de chaque monolithe a été déterminée avant leur extraction (octobre 2004) et avant le début des traitements climatiques (avril 2005).



Figure 15 : Prélèvement des monolithes (octobre 2004)

Plan expérimental

Le plan expérimental retenu repose sur les prédictions du climat dans le Massif Central à l'horizon 2080, basées sur le scénario A2 (GIEC, 2001). Il prend en compte trois composantes du changement climatique : température, précipitations et concentration atmosphérique en CO₂. Chacun de ces facteurs peut prendre deux valeurs (ambient ou modifié) : Le témoin correspond à des monolithes mis en place à côté de l'endroit où ils ont été prélevés, à Theix, noté C. L'augmentation de température (+3.5°C) est obtenue par un gradient altitudinal de 500m en transportant les monolithes prélevés à Theix (45°43'N, 03°01'E, 850m a.s.l) en plaine sur le site de Crouël à Clermont-Ferrand (45°46'N, 03°08'E, 350m), noté T ; la réduction de la pluviométrie estivale (-20 %) est obtenue grâce à des écrans de pluie amovibles en plastique transparent situés à 1m au dessus des monolithes ; dans le traitement T, une irrigation complémentaire permet de maintenir un apport d'eau égal aux précipitations du site de montagne (C). Quand la pluie est en excès par rapport à la pluviométrie cible ou lors du traitement estival, des écrans en plastiques transparent sont disposés au dessus des monolithes à 1 mètre au dessus du sol, facteur noté D ; l'enrichissement en CO₂ (+200ppm) est obtenu par fumigation à l'air libre de CO₂ dans des anneaux, noté CO₂. Ce dispositif Mini-FACE, Free Air Carbon dioxide Enrichment de Miglietta et al., (2001) permet de réaliser une fumigation contrôlée en CO₂ d'un écosystème. La fumigation consiste à injecter de l'air fortement enrichi en gaz carbonique dans un anneau creux de 1m50 de diamètre placé autour d'une parcelle expérimentale. Cette fumigation est contrôlée en fonction de la concentration en CO₂ mesurée au centre de l'anneau et de la vitesse du vent. Les quatre traitements climatiques sont construits en ajoutant les facteurs de la manière suivante : C, T, TD, TDCO₂, (Figure 16).

Traitement	C	T	TD	TDCO ₂
Site	Theix (850m)	Clermont-Ferrand, Crouel (350m)		
T°C annuelle moyenne (°C)	8,7	12,1	12,1	12,1
Précipitations (mm) estivales moyennes	310	310	240	240
[CO ₂] (ppm)	350	380	380	580

Effet du changement climatique du scénario A2 sur le Massif-Central à l'horizon 2080

- Effet T + 3.4°C
- Effet sécheresse estivale -20%
- Effet CO₂ +200ppm

Figure 16 : Représentation schématique du dispositif additif

Tester toutes les interactions entre ces facteurs, nécessitait de mettre en place huit traitements différents (CO_2 , TCO_2 , DCO_2 , TDCO_2 , C, T, D, TD comme Mikkelsen et al., 2008) : cela pose un problème de coût important, notamment pour le CO_2 . De plus, certaines combinaisons sont incohérentes par rapport aux prédictions du climat futur. C'est pourquoi le choix d'un dispositif additif s'est révélé le plus adapté. Il ne nécessite la mise en place que de quatre traitements favorisant ainsi à même budget le nombre de répétitions ($n=5$). Le premier traitement (C) correspond à la situation actuelle en moyenne montagne tandis que le quatrième (TDCO_2) correspond aux conditions attendues en 2080 pour ce même milieu. Par différence entre chaque traitement, nous pouvons étudier l'effet de chaque composante du changement climatique. Par contre, il n'est pas possible de déterminer certaines interactions entre les facteurs.



Figure 17 : Photographie d'un anneau, unité expérimentale, comportant quatre monolithes

Les unités expérimentales (Figure 17), nommées anneaux dans la suite du texte, contiennent quatre monolithes et sont répétées cinq fois par traitement. Trois monolithes sont constitués d'herbacées et le quatrième est en sol « nu » où la partie aérienne a été supprimée manuellement, pendant les prélèvements dès le début de l'expérimentation (Figure 17). La composition botanique des trois monolithes de chaque représente la composition botanique moyenne de la parcelle d'origine. Elle se compose principalement des graminées telles que *Agrostis capillaris*, *Elytrigia repens* et *Festuca arundinacea*, et des dicotylédones comme *Stellaria graminea*, *Taraxacum officinale* et de *Vicia sativa* (légumineuse). Ainsi cinq anneaux sont situés à Theix et servent de contrôle (C) (Figure 18 A) et quinze anneaux ont été disposés à Crouël (Figure 18B) pour obtenir une différence de $+3.5^\circ\text{C}$ grâce au gradient d'altitude. Parmi ces quinze anneaux, cinq ne subissent que l'effet température produit par le gradient altitudinal (T), cinq autres subissent l'effet température et sécheresse estivale grâce à des écrans de pluie captant 20% des précipitations en été (TD), et enfin cinq autres ont ces

deux traitements plus un ajout de 200ppm de CO₂ grâce aux anneaux d'enrichissement (TDCO₂). En terme de gestion, une fauche est effectuée deux fois par an, en avril et en octobre, à 6cm du sol. Cette gestion correspond à une sous exploitation des prairies observées sur les prairies permanentes de moyenne montagne.

Remarque : Avant la mise en place dans le sol des monolithes, du sol de la prairie initiale de Theix (sol brun limono-sableux) a été déposé en profondeur, afin que les conditions de l'expérimentation soient les mêmes sur les deux sites. De plus, des anneaux sont disposés autour de chaque unité, y compris celles ne subissant pas le traitement « enrichissement en CO₂ » de manière à s'affranchir d'un éventuel effet anneau.

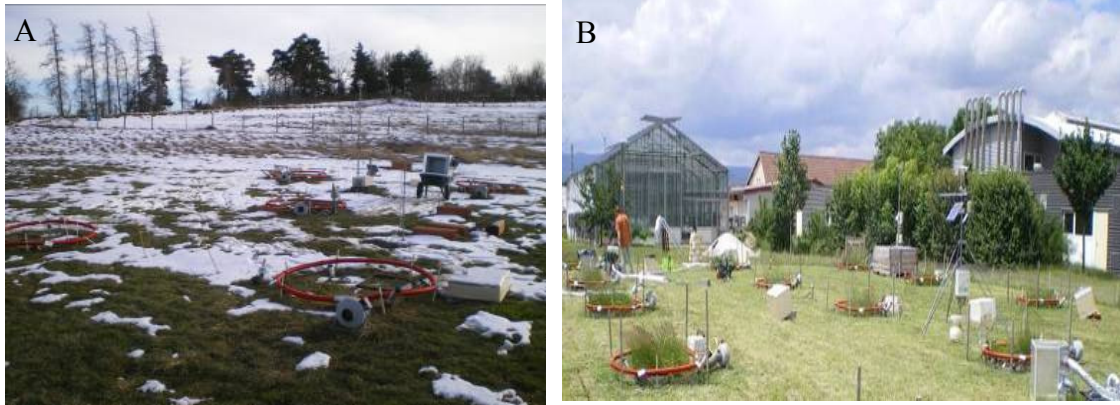


Figure 18 : Photographies des dispositifs de Theix (A) et Crouël (B)

Mesures effectuées

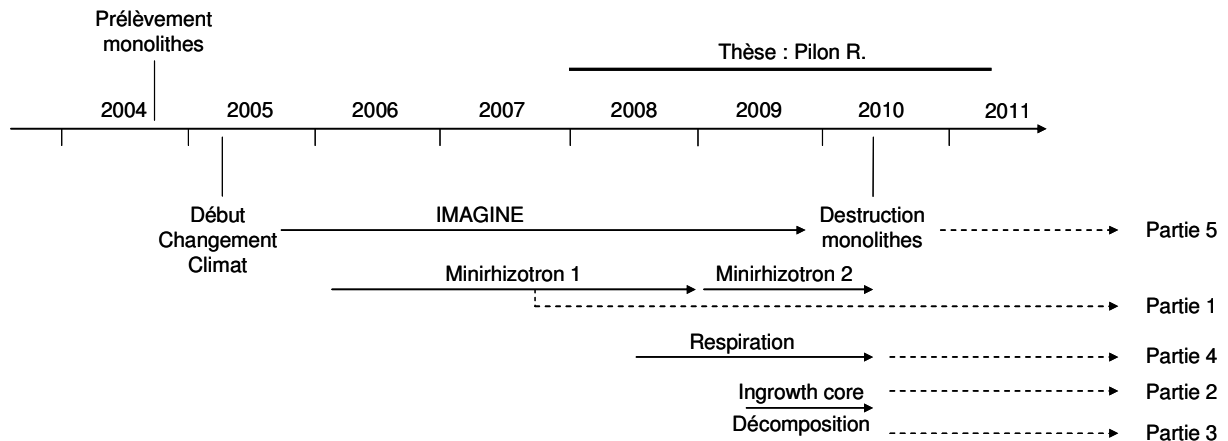


Figure 19 : Schéma de l'organisation du dispositif expérimental IMAGINE et de ma thèse permettant la rédaction des chapitres (Minirhizotron 1 : données utilisées pendant ma thèse, Minirhizotron 2 : données utilisées pour une comparaison de méthode avec l'ingrowth core, non publiée).

La Figure 19 montre l'organisation temporelle de la thèse et les données utilisées pour la rédaction des chapitres. Les principaux outils utilisés sont :

- le Minirhizotron pour quantifier la croissance, la mortalité (longueur) et la durée de vie des racines.

Le Minirhizotron (BTC-2, Bartz Technology, CA, USA) est une caméra disposant d'une crémaillère permettant de réaliser des images (dimensions 1.35 cm x 1.8 cm) le long d'un tube plastique (PVC) transparent inséré dans le sol (Figure 20). En avril 2005, un tube de 50 cm est inséré avec un angle de 45° pour permettre une meilleure interception des racines lors de leur croissance (Johnson et al., 2001).

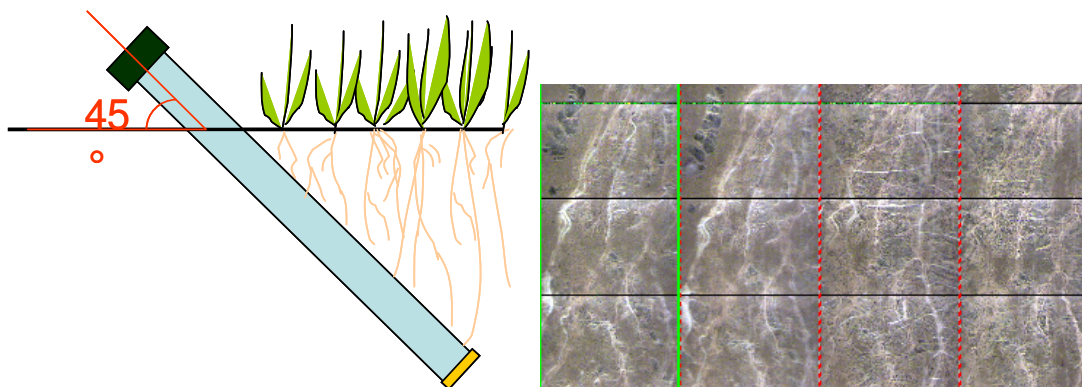


Figure 20 : Schéma représentatif d'un tube de Minirhizotron dans lequel s'insère la caméra (Gauche) et exemple d'images d'un profil racinaire (3 images) suivi sur 4 dates (Droite).

- l'ingrowth core pour quantifier la croissance (masse), la composition chimique et la morphologie racinaire.

La technique ingrowth (Figure 21) core permet de mesurer la croissance nette racinaire en disposant dans un sachet à maille large (8mm) du sol tamisé sans racine. Ce sachet est

inséré dans un trou de 8 cm de diamètre et de 10 cm de profondeur, préalablement réalisé à l'aide d'un carottier.

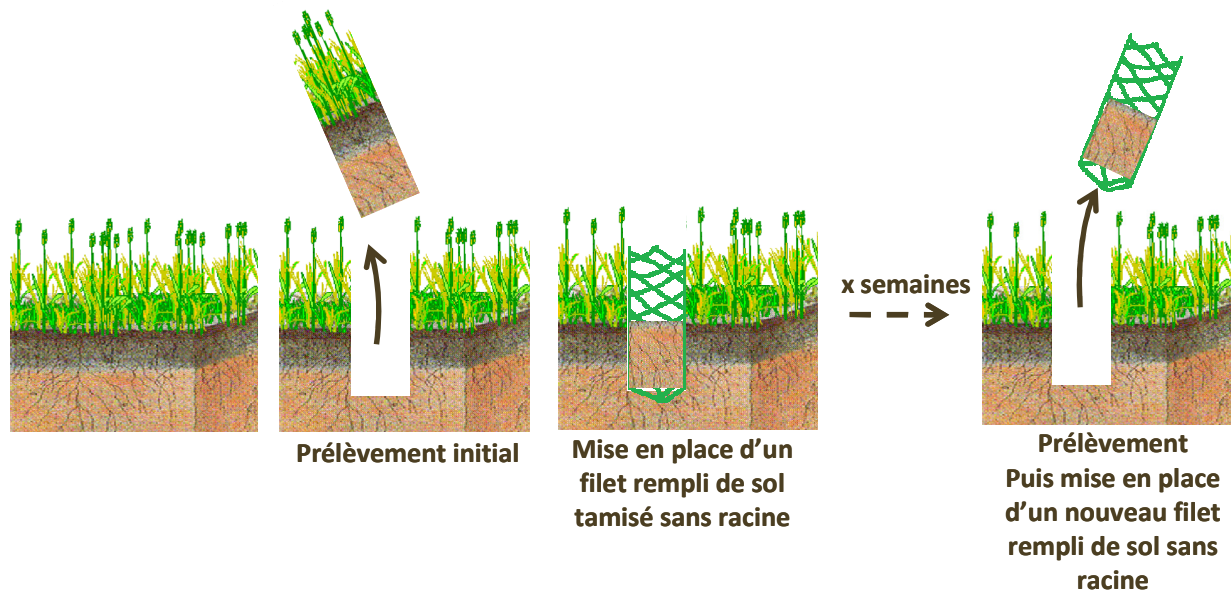


Figure 21 : Schéma explicatif des prélèvements d'ingrowth core.

- la LICOR 6400 reliée à une chambre close est un analyseur de gaz permettant une mesure rapide de l'accumulation du CO_2 dans la chambre close. Cette chambre est disposé sur un collier de même diamètre (10 cm), lui-même inséré dans le sol.



Figure 22 : Photographie de la LICOR 6400 à droite et de la chambre de mesure de la respiration du sol à gauche.

- les litter bags de mailles différentes pour estimer les effets du changement climatique sur la vitesse de décomposition d'une litière racinaire et la contribution des décomposeurs lors de ce processus.

Les litter bags sont des sachets de 5*10 cm en tissu de maille (5, 50, 1000 μm), insérés verticalement dans le sol.

4^{ème} Chapitre : PARTIE 1

Dynamique et démographie racinaire

Cette partie permet d'analyser comment le changement climatique va affecter les entrées de carbone dans le sol via la dynamique racinaire et ceci à une échelle interannuelle et saisonnière. Nous déterminerons quels sont les principaux déterminants climatiques de la croissance et de la mortalité racinaire. Pour répondre à ces questions, un suivi des cohortes de racines a été réalisé pendant trois années entre mars 2006 et janvier 2009 pour ma thèse et jusqu'en avril 2010 sur le dispositif, avec la méthode « Minirhizotron » (ANNEXE 5). Ceci permet d'étudier la phénologie racinaire et d'expliquer les variations annuelles et saisonnières de la croissance et de la mortalité par les facteurs climatiques.

Cette partie fait l'objet d'un article soumis à *Global Change Biology*, retour avec révisions majeures puis renvoyé à *Global Change Biology* en cet état à ce jour.

Impacts of multiple climate change drivers on root growth, morphology and mortality in an upland permanent grassland of the French Massif Central

Pilon¹, R., Picon-Cochard^{1*}, C., Bloor¹, J.M.G., Revaillet Saccomano¹, S., Kuhn², E., Falcimagne¹, R., Balandier^{3,4}, P., Soussana¹, J-F.

¹ INRA, UR874, Grassland Ecosystem Research Team, 234 Avenue du Brézet, F-63100 Clermont-Ferrand, France

² INRA, UR341, Mathématiques et Informatique Appliquées, F-78350 Jouy-en-Josas, France

³ INRA, UMR547 PIAF, 234 avenue du Brézet, F-63100 Clermont-Ferrand, France

⁴ Cemagref, UR Forest Ecosystems, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

**Corresponding author* : Catherine Picon-Cochard, tel.: + 33 473 62 45 84; Fax: + 33 473 62 44 57; e-mail picon@clermont.inra.fr

Abstract

Root dynamics play a key role in determining short-term carbon storage in grassland ecosystems, but the impacts of simultaneous climate change drivers on plant root dynamics remain poorly understood. We studied upper soil layer root length growth and mortality, morphology, longevity and risk of root mortality, measured using Minirhizotron techniques, in an upland grassland ecosystem over a three-year period. Grassland monoliths were subjected to four climate treatments in a replicated additive design with: control (C), elevated temperature (T), combined elevated temperature and summer precipitation reduction (TD), combined elevated temperature, summer precipitation reduction and elevated atmospheric CO₂ (TDCO₂). Both warming (C vs T) and the combined-driver climate change treatment (C vs TDCO₂) had a positive effect on root growth rate, incremental root length of new roots and standing root length, but no effect on root mortality. However, root responses to climate treatment varied depending on diameter size class: for very fine roots (< 0.1 mm), new root length and mortality increased under warming (C vs T) but decreased in response to elevated CO₂ (TD vs TDCO₂); for coarse roots (> 0.2 mm), root length and mortality increased under both elevated CO₂ (TD vs TDCO₂) and combined climate change drivers (C vs TDCO₂). Consequently, median root longevity (MRL) was lower in response to warming but higher in response to elevated CO₂, while combined climate change had no effect. Furthermore, elevated CO₂ decreased coarse root MRL but increased that of very fine roots. Proportional hazards regression indicated that the risk of root mortality was significantly related to root diameter and year of root appearance, and revealed marginal effects of treatment and volumetric soil water content. Our data suggest that grassland root response to combined climate change is not readily predictable from single climate driver manipulation studies due to effects of several climate drivers.

Key words : Root dynamics, warming, summer precipitation, elevated CO₂, Minirhizotron, root lifespan, Cox proportional hazards

Introduction

Increased global carbon dioxide concentrations, air temperature, and in many regions reductions in precipitations during the growing season, are some of the most important aspects of global change predicted to affect ecosystems in coming years (IPCC, 2007). It is well established that warming stimulates plant growth and transpiration and affects soil environment through increased soil temperature and reduced soil water content (SWC) (Luo, 2007). A reduction in growing season precipitation would further reduce SWC. However elevated CO₂ may also increase SWC through increased plant water-use efficiency (Niklaus et al., 1998; Wullschleger et al., 2002). In temperate regions, air warming and elevated CO₂ are expected to have additive effects on plant growth, while variability in precipitation may counterbalance aboveground growth responses via changes in SWC and in belowground processes (Norby & Luo, 2004 ; Pendall et al., 2004). Data and modelling approaches have stressed that ecosystem responses to multiple climate drivers are complex, indicating possible non-additive effects of simultaneously-occurring factors (Shaw et al., 2002 ; Luo et al., 2008 ; Zhou et al., 2008). Consequently, a better understanding of how ecosystems respond to multiple climate change drivers is needed in order to anticipate their future functioning and provide better-gear ecosystem services (Zavaleta et al., 2003 ; Norby & Luo, 2004).

In grassland ecosystems, most of the carbon is stored belowground and processes associated with short and long-term soil carbon storage are partly mediated by the root system dynamics. Previous single-factor climate manipulation studies have shown inconsistent patterns of grassland root system response to warming and elevated CO₂. Warming has been shown to stimulate root production and root mortality (Fitter et al., 1998, 1999 ; Bai et al., 2010) and reduce root biomass (De Boeck et al., 2007). Under elevated CO₂, root production may either increase (Fitter et al., 1996, 1997 ; Soussana et al., 1996 ; Higgins et al., 2002 ; Sindhøj et al., 2004 ; Milchunas et al., 2005a, b ; LeCain et al., 2006 ; Anderson et al., 2010), decrease (Pendall et al., 2011) or show no response (Arnone et al., 2000 ; Dukes et al., 2005). For root mortality, elevated CO₂ has also been associated with an increase (Fitter et al., 1996, 1997; Milchunas et al., 2005a) or no change (Arnone et al., 2000 ; Higgins et al., 2002). Unlike root growth and mortality, root lifespan has faced little attention in climate change studies (Zak et al., 2000). Milchunas et al., (2005a) observed higher lifespan under elevated CO₂ but Anderson et al. (2010) the opposite result. Response of root lifespan is probably mediated by response of root diameter because of the tight link between root lifespan and root diameter (Eissenstat & Yanai, 1997 ; Eissenstat et al., 2000 ; Gill et al., 2002).

Relatively few studies to date have focused on the combined effects of warming, precipitation reduction and elevated CO₂ on the below-ground compartment (Pendall et al., 2004 ; Wan et al., 2007). Available data indicate no root mass response to combined warming and elevated CO₂, suggesting that the positive effect of elevated CO₂ on root mass is cancelled by warming (Soussana et al., 1996 ; Kandeler et al., 1998 ; Shaw et al., 2002). Furthermore, amounts of precipitation modulate the positive effect of elevated CO₂ (Milchunas et al., 2005b) or warming (Bai et al., 2010) on root growth. Contrasting findings in the literature are probably linked with complex interactions occurring between direct and indirect effects of climate drivers on main above and belowground processes, as well as methodological issues for observing root dynamics in situ (Arnone et al., 2000 ; Luo, 2007 ; Milchunas, 2009).

Standing root mass is the result of growth, mortality and decomposition processes that occur simultaneously and vary through season, which increase the complexity of understanding grassland root dynamics (Matthew et al., 1991 ; Steineker & Wilson, 2008 ; Garcia-Pausas et al., 2010). In addition, variability of root traits within the root system, due to presence of different root orders, has generally not been taken into consideration in most of the climate change studies, although several authors have outlined the importance of differentiating fine and coarse roots (Fitter, 1987 ; Jackson & Caldwell, 1996 ; Craine et al., 2002 ; Waisel & Eshel, 2002 ; Bahn et al., 2006 ; Pierret et al., 2007). Such variation in root traits may affect root lifespan and main root functions such as uptake and respiration in response to climate change (Eissenstat et al., 2000 ; Norby & Jackson, 2000 ; Wan et al., 2007). Consequently, root diameter may be a good candidate to understand how root system turnover responds to climate change and is easier to measure than root order.

Since 2005, the Clermont Climate Change Experiment has exposed an upland grassland to four climate treatments in a replicated additive design with: control (C), elevated temperature (T), combined elevated temperature and summer precipitation reduction (TD), combined elevated temperature, summer precipitation reduction and elevated atmospheric CO₂ (TDCO₂). TDCO₂ treatment simulated climate conditions expected by the end of the century (ACACIA A2 scenario for 2080 in central France, IPCC 2007), i.e. a 3.5°C temperature increase, a 20% reduction in summer precipitation, and atmospheric CO₂ levels of 600 μmol mol⁻¹ (Bloor et al., 2010). This paper reports upper soil layer root length growth and mortality (based on root disappearance, including decomposition) assessed with minirhizotron data obtained under the Clermont Climate Change Experiment. We evaluated how warming, summer precipitation reduction and elevated CO₂ both studied under warming

condition, and combination of all climate change drivers affect upper soil layer root dynamics over three growing seasons and for three diameter classes. Root lifespan and risk of mortality due to abiotic (soil water content, air temperature, elevated CO₂) and biotic (diameter classes) factors are also assessed. We hypothesized that: i) water precipitations being equal, warming is associated with an increase in root production and root mortality (C vs T comparison), ii) Under warming and a 20% reduction of summer precipitation, root production will decrease and root mortality should increase due to lower soil water content (T vs TD comparison), iii) Combined elevated CO₂, warming and reduction of 20% summer precipitation causes higher root turnover, i.e. higher root growth and mortality and thus lower root lifespan, as a result of enhanced C inputs (as suggested by Hungate et al., 1997) (TD vs TDCO₂ and C vs TDCO₂ comparisons); iv) Responses of grassland root system to single climate factors (warming, summer precipitation reduction, elevated CO₂) differ from responses to combined climate treatments due to interactions between climate factors. v) Very fine roots with shorter lifespan are more sensitive to climate change treatments than larger-diameter, longer-lived roots.

Materials & Methods

Study site and experimental design

A full description of the Clermont Climate Change Experiment design and study site is given in Bloor et al., (2010). Briefly, the study system is a native upland grassland, extensively managed, located in the French Massif Central area (control site C, Theix, France, 45°43'N, 03°01'E, 850m a.s.l.), subjected for 15 years to low-intensity sheep grazing without inorganic fertilisation (Louault et al., 2005). The study grassland had relatively low species diversity (11 species) and was dominated by grasses such as *Agrostis capillaris*, *Elytrigia repens* and *Festuca arundinacea*, but also included a small number of dicotyledon species (*Stellaria graminea*, *Taraxacum officinale*, *Vicia sativa*). The soil is a Cambisol developed on granite (C:N, 9.8; pH_{water}, 6.2) and the climate is semi-continental with oceanic influences (mean annual temperature, 8.7°C, mean annual precipitation, 780 mm on average of 1986-2002).

In November 2004, 80 monoliths (0.5 m x 0.5 m, 0.4 m deep) were extracted from homogeneous, multi-species zones to avoid monoliths with a dominance of any one species. Botanical surveys at the start of the experiment indicated that the 0.5 x 0.5 m monoliths contained 8 ± 0.2 species with the same composition on average than the field plot. Consequently, monoliths were representative of the dominant species composition in our grassland system, although the presence of transient annual species was slightly lower than in the field.

Monoliths were encased in stainless-steel boxes with drainage holes in the bottom. After a six-month on-site acclimatization period, the monoliths were randomised and assigned to experimental treatments: 20 monoliths were left at the control site while the remainder was transferred to a lowland area 15 km away from the control site (lowland site, Clermont-Ferrand, France, 45°46'°N, 03°08'E, 350m a.s.l.; mean annual temperature, 12.4°C; mean annual precipitation, 575mm). Four monoliths were grouped together to form a single experimental unit (1 m x 1 m). In control site, five experimental units (i.e. 20 monoliths), and in lowland site, 15 experimental units (i.e. 60 monoliths) were placed in holes in the ground lined with a 0.5 m-deep layer of volcanic gravel and a 0.4 m layer of subsoil (0.4 - 0.8 m) collected from the original monolith extraction site. The experimental units were placed 7 m apart to ensure that there was no risk of atmospheric contamination between CO₂ enriched and ambient CO₂ units.

Four climate treatments were applied in a replicated additive design with five replicate experimental units per treatment: control (C, control site), elevated air temperature (T, lowland site), elevated temperature and summer precipitation reduction (TD, lowland site), elevated temperature and summer precipitation reduction plus elevated atmospheric CO₂ (TDCO₂, lowland site). Climate manipulations were based on ACACIA A2 climate change scenario projections for the area to the 2080 time-horizon (IPCC, 2007) and corresponded to a 3.5°C temperature increase, a 20% reduction in summer precipitation, and atmospheric CO₂ levels of 600 μmol mol⁻¹. Mean annual warming of 3.5°C was achieved by transplanting monoliths along the altitudinal gradient (500 m). To ensure the same water supply in both C and T treatments, rainfall at both sites was monitored and monoliths in the T treatment were irrigated weekly when necessary. In the case of TD and TDCO₂ treatments, summer (June, July and August) precipitation reduction at the lowland site was achieved by intercepting rainfall with plastic shelters above the relevant experimental units during rainfall events which lasted for short periods (24-48 h). Rain-out shelters (1.5 m x 1.5 m) were constructed using a sloping wooden frame and placed at a height of approximately 0.8 m to allow near surface air exchange; no significant temperature difference was observed under rain-out shelters during rain manipulation periods (Bloor et al., 2010). During summer rainfall events, all precipitations were excluded from TD and TDCO₂ experimental units and 80% of the water supply was subsequently re-applied to the monoliths by hand. Preliminary tests indicated that a minimum of 2 L (i.e. 8 mm precipitation equivalent) was required in order to ensure homogeneous water supply across the monoliths on each irrigation event, and water inputs were adjusted on a weekly basis. The average precipitation difference between T treatment and the two treatments with 20% less precipitation (TD, TDCO₂) reached 57, 78 and 56 mm in 2006, 2007 and 2008, respectively. Elevated CO₂ was applied using a mini-FACE (Free Air CO₂ Enrichment) system following Miglietta et al., (2001) (see Bloor et al., 2010 for further details).

Once all the experimental units were in place (on April 27, 2005), grass monoliths were cut to a height of 5 cm twice a year, in spring and autumn, to mimic the previous extensive management while no fertiliser was applied.

Measurements

Climate data (air temperature, °C; precipitation, mm; atmospheric CO₂ concentration, μmol mol⁻¹; net global radiation, W m⁻²) were recorded every 30 minutes using two automatic dataloggers installed at each site (Campbell Scientific, UK). We used the difference of

monthly precipitation and cumulated potential Penman evapotranspiration (PET, mm month⁻¹) as an index of water balance at both sites. Volumetric soil water content (SWC) was measured every 30 minutes with a vertically inserted 20 cm long Echo dielectric capacity probe connected to a datalogger (Ech₂O, Decagon Devices, USA), with one probe per experimental unit. Soil water potential was determined from gravimetric soil water content (SWC_g) measurements at field capacity (0.03 MPa) and at wilting point (1.5 MPa) with a dewpoint meter (PotentiaMeter WP4, Decagon Devices, USA). The relationship between SWC_g obtained by weighing 5-L pots and SWC given by the probes inserted in the pots made it possible to convert SWC to SWC_g, as: $SWC_g = 0.0948 \ln(SWC) + 0.4021$, $n = 108$, $R^2=0.81$.

Root data were obtained using a Minirhizotron system (BTC-2, Bartz Technology, CA, USA). In April 2005, 50 cm long transparent acrylic tubes were inserted at an angle of 45° with one tube per monolith. However, only two tubes per experimental unit were analysed due to logistic constraints. Root images (1.35 cm x 1.8 cm) were recorded from March 14, 2006 to January 15, 2009; images from the same localizations were recorded once a month during the growing period in 2006 and 2007, and twice a month from 2008 onwards. Three successive images corresponding to the 5-10 cm soil layer were analyzed in each tube as described in Fitter et al., (1996). This depth was chosen because it corresponds to maximum root length density, high rhizosphere activity in grassland ecosystems and our preliminary analyses indicated no treatment effects on root depth profile (data not shown).

Length, diameter and status (live, dead) of root segments were manually recorded using WinRHIZOTronMF software (V2005a, Regent Instruments, CA). For each date, length was modified according to growth event. Root diameter was determined after the first image and not modified thereafter, as once grasses form roots, their diameter remains stable because there is no secondary growth in monocots, which represented the majority of species in the community. Root length was determined per unit tube area (cm cm⁻²). Three diameter classes were defined: C1 (≤ 0.1 mm), C2: ($0.1 < C2 \leq 0.2$ mm) and C3 (> 0.2 mm) that, across treatments, represent 22, 54 and 23% of total root length, respectively. Root mortality was based on root disappearance following Johnson et al., (2001), and included time of decomposition. Root length growth and mortality rates were calculated as the difference in length of live and dead roots, respectively, between two successive dates divided by the number of days (mm cm⁻² day⁻¹). Mean values by season are shown for each year. In addition, annual increment in new root length and root length mortality (mm cm⁻²) was calculated for 2006, 2007 and 2008 and for the three year study period (2006-2008). Standing root length

(mm cm⁻²) was calculated as the difference between annual increment of new root length and root length mortality, for each year and for the three year study period. All root variables were calculated as the average values of the two tubes present in the same experimental unit to avoid pseudoreplication. A total of 10,360 root segments were drawn and an average of 2,590 root segments per treatment was used in the analysis.

Statistical analyses

Root length dynamics (growth, mortality rates, annual and total increment of new root length, mortality and standing root length production) were analyzed using mixed-model repeated-measures analysis of variance (ANOVA), with treatment and diameter classes as main factors, season and year as a split factor and experimental unit nested in treatment. All interactions between treatment, diameter classes and season or year were included in the model. Treatments were compared using orthogonal contrasts and Tukey's honest significant difference (HSD) procedure. The effect of climate change drivers was analyzed as follows: warming effect, C vs T; summer precipitation reduction effect under warming, T vs TD; CO₂ effect under warming and summer precipitation reduction, TD vs TDCO₂; simultaneous application of warming, summer precipitation reduction and elevated CO₂ (2080 climate scenario), C vs TDCO₂. When necessary, variables were square-root or log-transformed to normalize the data prior to ANOVA (Statgraphics Plus 4.1, Statistical Graphics Corp., Maryland, USA). Mean values of two tubes per experimental unit were used for calculation of root length dynamics.

For estimation of root survival times, dates of root birth and root death were assumed to be the mid-point between recording dates before and after appearance and disappearance, respectively. Roots living beyond the last recording time were considered to be right censored, i.e. root survival time is known only to be at least as long as the time to the last recording. The proportion of roots surviving as a function of age was described by the Kaplan-Meier survival function, a non-parametric statistical technique which allows estimation of median longevity (Allison, 1995). Median root lifespan was estimated for 50% of surviving roots. The comparison of the survival curves of groups is based on a formal non-parametric statistical test called the logrank test (Statgraphics Plus 4.1, Statistical Graphics Corp., Maryland, USA).

A stratified Cox proportional hazards regression (Cox, 1972; Allison, 1995; Wells & Eissenstat, 2001) was used to examine the effects of biotic and abiotic covariates on risk of root mortality. An initial Cox analysis on the full dataset included the effects of all treatments

(C, T, TD, TDCO₂), warming (C vs T), summer precipitation reduction (T vs TD), elevated CO₂ (TD vs TDCO₂), 2080 climate scenario (C vs TDCO₂), year of appearance (2006, 2007, 2008), season of appearance (growth season: spring + summer; dormant season: autumn + winter), root diameter classes (C1, C2, C3), air temperature and SWC measured between the last date the roots were observed and date of disappearance. Thereafter, a second proportional hazards model was computed by stratifying data by year, season of appearance, diameter class and treatment in order to control for the effect of covariates for each stratum. The model was fitted using a maximum likelihood method to estimate the regression parameters (parameter estimate) associated with each explanatory variable and calculating the standard error and a chi-square test to test the null hypothesis that each parameter estimate is equal to zero. The sign of the parameter estimate indicates whether the hazard of mortality decreases (negative sign) or increases (positive sign) as the covariate value increases. A conditional risk ratio (or hazard ratio) was also computed from the parameter estimates. This ratio has several interpretations depending on the nature of the covariate. For dichotomous covariates, such as season of appearance, which was assigned as growth season or dormant season, the risk ratio can be interpreted as the ratio of hazard in the dormant compared with the growth season, controlling for all other covariates. For quantitative covariates such as air temperature and SWC, subtracting one from the risk ratio and multiplying it by 100 gives the estimated percent change in the hazard of mortality associated with a one-unit change in the covariate, controlling for all other covariates (Allison, 1995). Cox analyses were run using the PROC PHREG procedures of the SAS software package (v8.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

Results

Air temperature, precipitation and soil water content

For the two sites, annual air temperature observed during the study was equivalent to the long-term data (8.7°C and 12°C, 17-year data set), $8.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$ (control site) and $11.8 \pm 1^\circ\text{C}$ (lowland site). Mean air temperature difference between the two sites was $3.3 \pm 0.1^\circ\text{C}$ on average over the three-year study period (Figure 23a); differences were more pronounced in the growing season (spring and summer, $3.8 \pm 0.1^\circ\text{C}$) than in autumn ($3.2 \pm 0.1^\circ\text{C}$) and winter ($2.4 \pm 0.3^\circ\text{C}$). Irrespective of site, mean air temperature was roughly two-fold higher during the growing season, than during the rest of the year (Figure 23a).

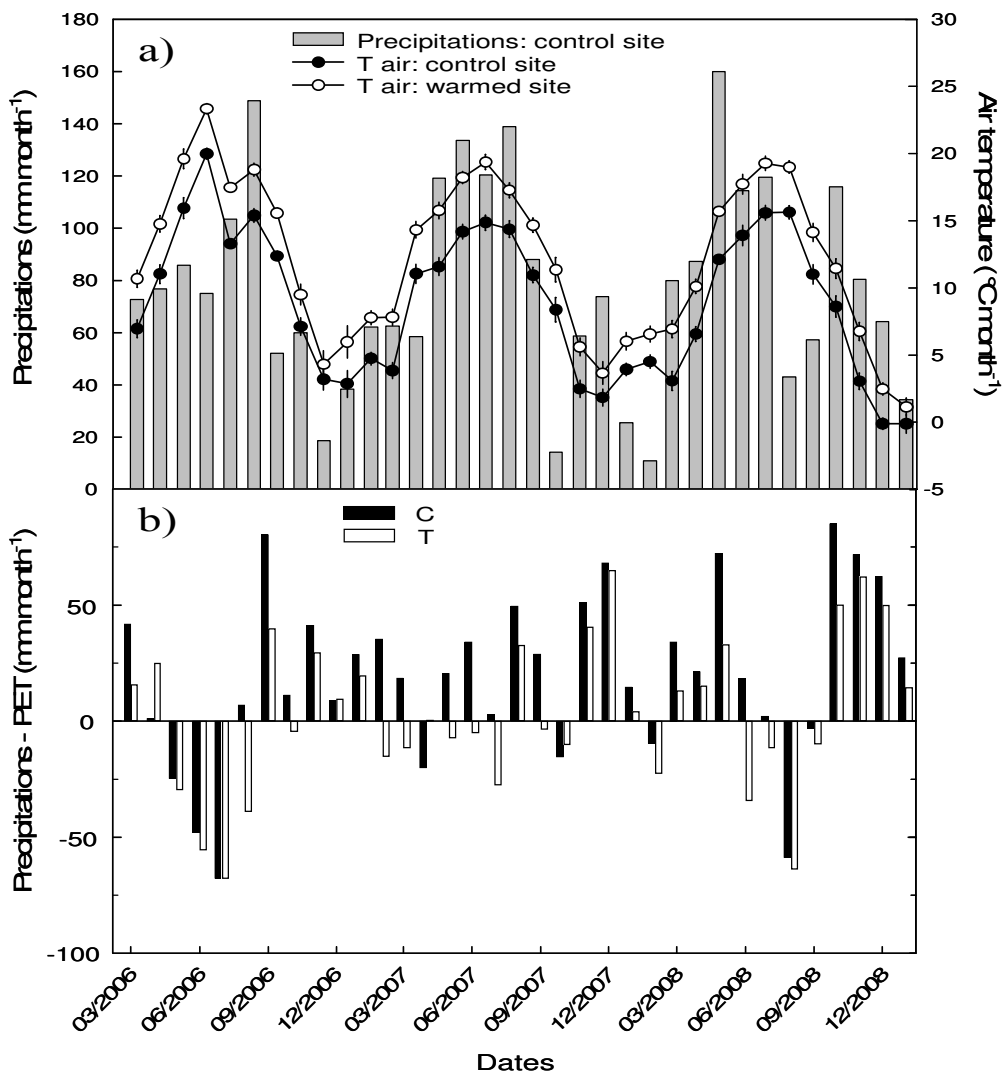


Figure 23 : Seasonal variations in a) monthly precipitation and air temperature and b) the difference between precipitation and potential Penman evapotranspiration (PET, mm month⁻¹), for control (C) and warmed (T) treatments during the experimental period. Results are expressed as means plus standard errors (air temperature only, n = 28 to 31).

From 2006 to 2008, annual rainfall at the control site was above long-term averages (780 mm on average of 17-years), i.e. +48, +135 and +200 mm for 2006, 2007 and 2008, respectively (Figure 23a). Monoliths received approximately 66% of the annual rainfall in spring and summer, 21% in autumn, and 13% in winter, irrespective of year. In general, the difference between annual precipitation and Penman evapotranspiration ($P - PET$) was positive (656 mm) at the control site (C) and negative (-566mm) at the lowland site (T treatment received the same amount of rainfall as C) (Figure 23b). Mean monthly $P - PET$ was significantly different between C and T treatments both during the growing season (except 2006) and during the rest of the year (paired T-tests, $P < 0.05$) (Figure 23b).

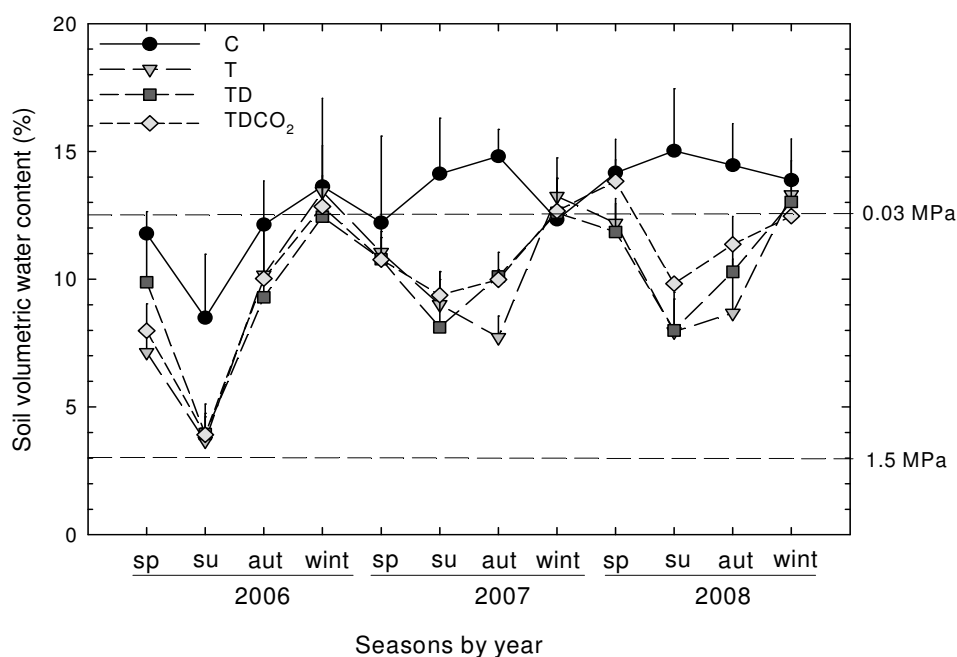


Figure 24 : Effects of climate treatment on seasonal variations in volumetric soil water content (0-20 cm). Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5 °C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20 %); TDCO₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO₂ enrichment (+200 μmol mol⁻¹). Vertical bars correspond to standard error (n= 2-5). Horizontal lines correspond to value of soil water potential measured at field capacity (0.03 MPa) and at wilting point (1.5 MPa). sp = spring; su = summer; aut = autumn; wint = winter.

Irrespective of climate treatment, SWC values were lower in the summer period (particularly in 2006, a drier year than 2007 and 2008) and higher in winter (Figure 24), and most SWC values fell within the range of soil water potential measured between field capacity (0.03 MPa) and wilting point (1.5 MPa). On average, SWC was significantly lower ($P < 0.01$, -18%) for T, TD and TDCO₂ treatments (lowland site) than for C treatment (Figure 24). With the exception of 2006, all SWC values of the treatment C were above soil water potential value of 0.03 MPa. At the lowland site, we found no between-treatment differences during the study period due to large within-treatment variation and SWC values were generally lower than 0.03 MPa, except in winter.

Root length growth rate and cumulative new root length

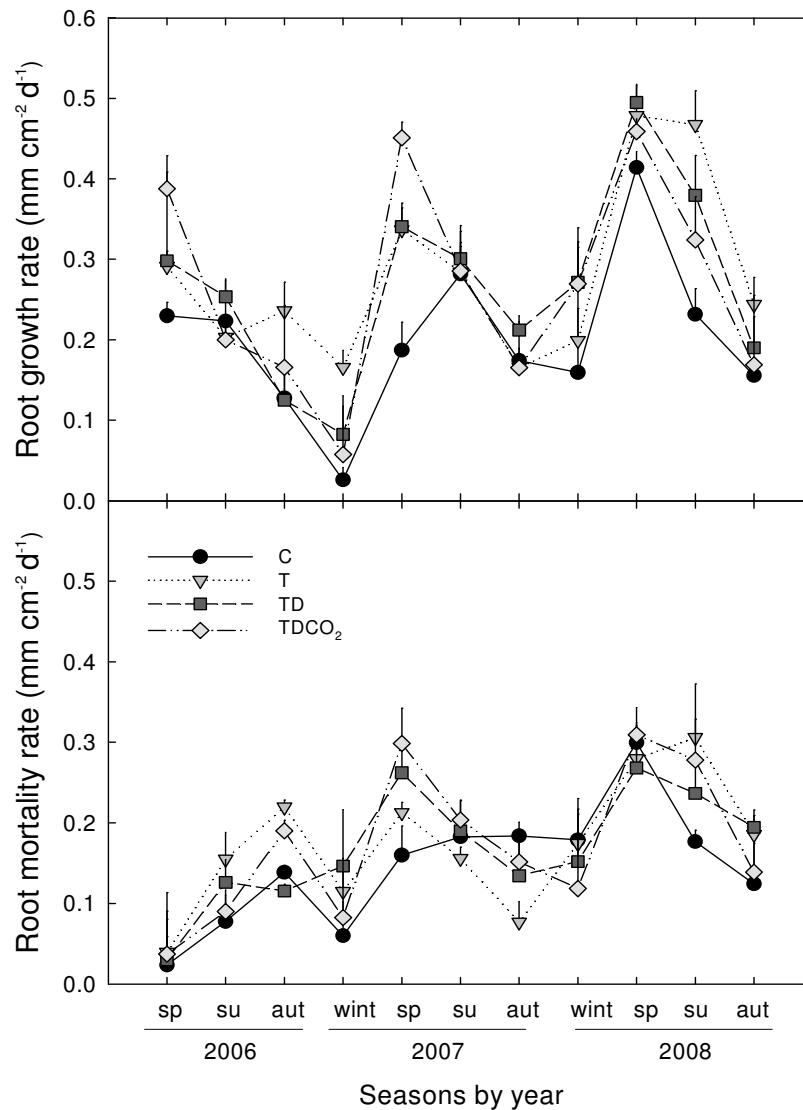


Figure 25 : Effects of climate treatment on seasonal dynamics in root growth and mortality rates. Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5 °C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20 %); TDCO₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO₂ enrichment (+200 μmol mol⁻¹). Vertical bars correspond to standard error (n=5). sp = spring; su = summer; aut = autumn; wint = winter. Stars are shown for treatment significant effect (P < 0.05).

Over the course of the experiment, root length growth rate and cumulative new root length, measured at upper soil layer, showed strong season and year effects across all climate treatments (Figure 25, Tables 6, 7, 8). Higher growth rates were measured in spring than in summer (+43%) and in autumn-plus-winter (+140%) (Figure 25). Moreover, growth rate was higher in summer (+68%) than during autumn and winter. Higher new root lengths (+26%, P < 0.01) were observed in 2008 than 2006, and no treatment x seasons or treatment x year interactions were observed (Tables 6, 8).

Table 6 : Effects of climate treatment and seasons on root length growth and mortality rates ($\text{mm cm}^{-2} \text{ day}^{-1}$) recorded from April 2006 to January 2009.

Source	d.f.	F	Root growth rate	F	Root mortality rate
Treatment	3	4.8	*	0.9	ns
Seasons	10	23.3	***	20.2	***
Treatment * Seasons	30	1.1	ns	1.4	ns

The significance of treatment, seasons and interaction is indicated for the different variables; ns: $P > 0.05$; *: $P \leq 0.05$; ***: $P \leq 0.001$. d.f.: degree of freedom, F: F-ratio.

Across root diameter classes, warming (C vs T) and combined climate change drivers (C vs TDCO₂) were associated with a significant increase in root growth rate (+34 and +27%, respectively) and in cumulative new root length (+21 and +32%, respectively) over the three-year study. More precisely, warming significantly increased root growth rate (+21 and 29%, respectively) in 2007 and 2008 and new root length (+37%) in 2008. Combined climate change drivers induced higher root growth rate (+41%) in 2007 and higher cumulative root growth rate in 2007 and 2008 (+44%). In contrast, summer precipitation reduction (T vs TD) and elevated CO₂ (TD vs TDCO₂) had no significant effect on root length growth rate and on cumulative new root length (Tables 7, 8, Figure 24, 25).

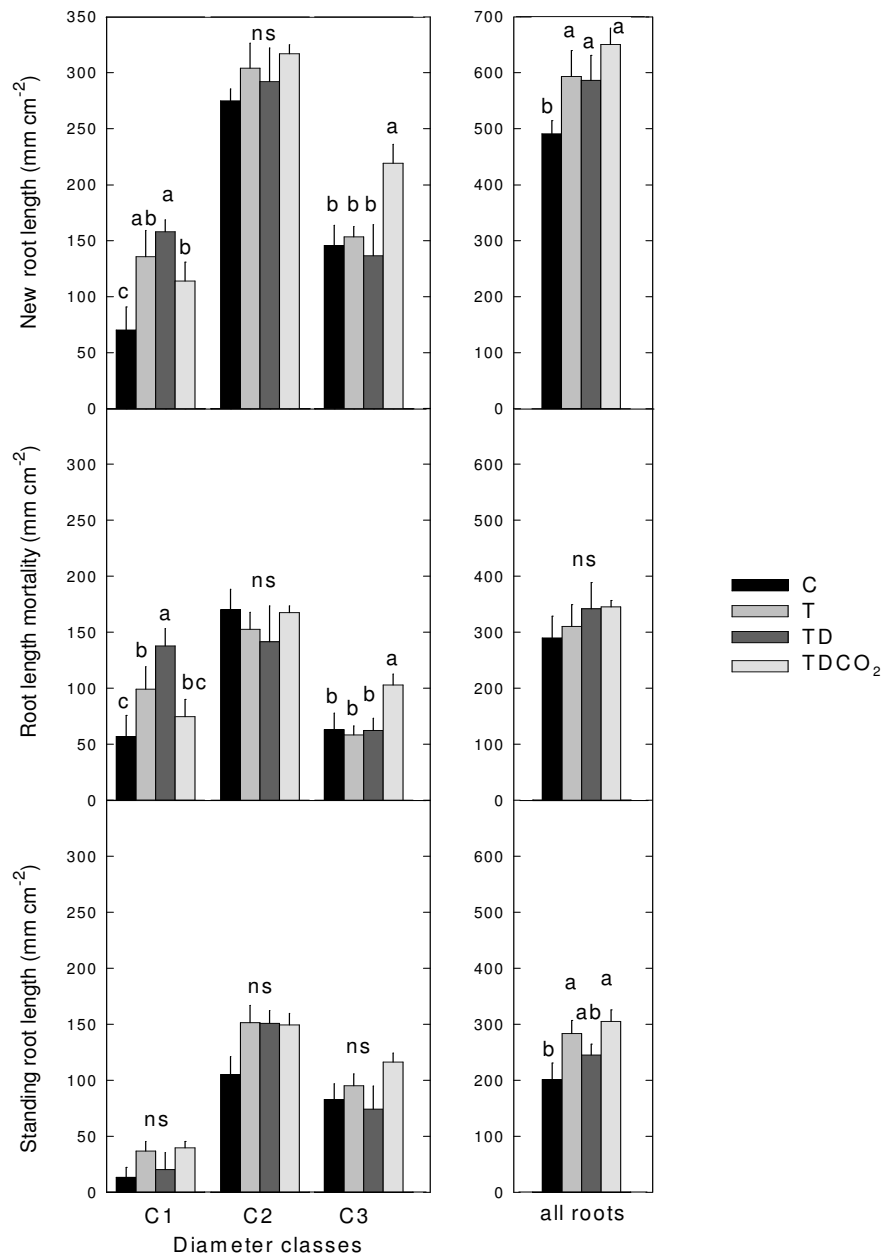


Figure 26 : Cumulative new root length, root length mortality and standing root length (mm cm⁻²) measured over three years, for three diameter classes (C1 ≤ 0.1 mm, 0.1 < C2 ≤ 0.2 mm, C3 > 0.2 mm) and for all roots, subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5 °C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20 %); TDCO₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO₂ enrichment (+200 μmol mol⁻¹). Vertical bars correspond to standard error (n=5). Different letters correspond to statistical differences (P ≤ 0.05). ns: P>0.05.

Table 7 : Effects of warming, summer precipitation reduction, elevated CO₂ and combined climate change drivers on root length growth, mortality rates, cumulative new root length, mortality and standing root length measured during the three-year study period. Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5°C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20%); TDCO₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO₂ enrichment (+200 μmol mol⁻¹).

Year	Warming			Summer drought drought			Elevated CO ₂			2080 climate scenario		
	C versus T			T versus TD			TD versus TDCO ₂			C versus TDCO ₂		
	F	P		F	P		F	P		F	P	
Root growth rate (mm cm ⁻² day ⁻¹)												
2006	0.69	NS		0.01	NS		0.19	NS		1.43	NS	
2007	3.85	*		0.15	NS		0.09	NS		4.05	*	
2008	7.39	**		0.13	NS		0.75	NS		3.11	NS	
All years	10.05	**		0.05	NS		0.15	NS		7.19	**	
Root mortality rate (mm cm ⁻² day ⁻¹)												
2006	3.99	*		2.29	NS		0.11	NS		0.88	NS	
2007	0.69	NS		3.49	NS		0.17	NS		1.59	NS	
2008	1.93	NS		0.86	NS		0.03	NS		0.5	NS	
All years	2.23	NS		0.26	NS		0.13	NS		1.74	NS	
New root length (mm cm ⁻²)												
2006	0.07	NS		0.47	NS		0	NS		0.37	NS	
2007	3.41	NS		0.01	NS		2.4	NS		10.2	*	
2008	5.35	*		0.33	NS		1.02	NS		7.22	*	
All years	5.25	*		0.02	NS		0.98	NS		7.45	*	
Mortality root length (mm cm ⁻²)												
2006	0.51	NS		0.62	NS		0.49	NS		0.86	NS	
2007	0.12	NS		0.36	NS		0.85	NS		0.46	NS	
2008	0.03	NS		2.69	NS		0.13	NS		0.5	NS	
All years	0.13	NS		0.33	NS		0	NS		0.79	NS	
Standing root length (mm cm ⁻²)												
2006	0.07	NS		0.07	NS		0.6	NS		0.03	NS	
2007	0.87	NS		0.41	NS		0.01	NS		4.34	NS	
2008	4.71	NS		3.18	NS		5.72	*		8.09	*	
All years	6.31	*		1.01	NS		3.9	NS		19.4	**	

F is F-ratio, NS: P>0.05; *: P≤0.05; **: P≤0.01.

Treatment effects on cumulative new root length varied depending on diameter class (significant treatment x class interaction, Table 8, Figure 26). For the very fine roots (C1 class), new root length increased in response to warming (+94%) and combined climate change drivers (+63%), whereas elevated CO₂ had an opposite effect (-28%). In the case of the coarse roots (C3 class), elevated CO₂ (TD vs TDCO₂) and combined climate change drivers (C vs TDCO₂) increased new root length, whereas warming and summer precipitation reduction had no effect (Figure 26). The intermediate diameter class (C2) showed no treatment effect for the root length variable. We also showed that diameter effects varied depending on year (significant year x class interaction, Table 8). The intermediate diameter class (0.1 < C2 ≤ 0.2 mm) always exhibited higher root length growth than very fine and coarse roots, very fine roots having the lowest new root length (Figure 26).

Table 8 : Effects of climate treatment, root diameter classes and year on cumulative new root length, root length mortality and standing root length (mm cm⁻²) measured during the three-year study period.

Source	d.f.	F	New root length	F	Mortality root length	F	Standing root length
Treatment	3	5.3	***	1.2	ns	3.0	*
Diameter classes	2	123.9	***	43.2	***	54.4	***
Year	2	7.0	**	31.5	***	30.5	***
Treatment x Classes	6	3.0	***	4.3	***	0.7	ns
Treatment x Year	6	0.7	ns	0.9	ns	1.7	ns
Classes x Year	4	19.5	***	9.8	***	11.7	***
Treatment x Classes x Year	12	0.5	ns	0.6	ns	1.0	ns

Significances of treatment, diameter classes, year and their interactions are indicated for the different variables; ns: P>0.05; *: P ≤ 0.05; ***: P ≤ 0.001. d.f.: degree of freedom, F: F-ratio.

Root length mortality based on disappearance

Over the course of the experiment, root length mortality based on disappearance, measured at upper soil layer, showed strong season and year effect across all climate treatments (Figure 25, Tables 6, 7); it was higher in the growing season (+42%) than in the rest of the year and higher in 2008 than 2006 (+134%).

Across root diameter classes, warming (C vs T) was associated with small effects on root mortality rate and a significant increase (+76%) was only observed in 2006 (Table 7, Figure 26). Summer precipitation reduction (T vs TD), elevated CO₂ (TD vs TDCO₂) and combined climate change drivers (C vs TDCO₂) had neither effect on root length mortality rates nor on cumulative root mortality (Table 7, Figure 26).

However, treatment effects varied depending on diameter class (significant treatment x class interaction, Table 8, Figure 26). For the very fine roots (C1 class), root length mortality increased in response to warming (+75%) and to summer precipitation reduction (+39%),

while elevated CO₂ had an opposite effect (-46%) and combined climate change driver showed no effect. In the case of the coarse roots (C3 class), elevated CO₂ and combined climate change drivers increased root mortality, whereas warming and summer precipitation reduction had no effect (Figure 26). The C2 class showed no treatment effect for root length mortality.

Standing root length

Across treatments and diameter classes, standing root length, measured at upper soil layer, was significantly higher in 2006 than in 2007 and 2008 (+178 and +60%, respectively) (Tables 7, 8). Across diameter classes and years, standing root length showed a significant response to warming (C vs T) and combined climate change drivers (C vs TDCO₂) but no effect of summer precipitation reduction (T vs TD) or elevated CO₂ (TD vs TDCO₂) (Tables 7, 8, Figure 26). In 2008, elevated CO₂ and combined climate change drivers significantly increased standing root length (Table 7).

The intermediate diameter class ($0.1 < C2 \leq 0.2$ mm) always exhibited higher standing root length than very fine and coarse roots, the very fine roots having the lowest values (Figure 26). No treatment x diameter class interaction was observed

Median root longevity

Table 9 : Median root longevity (days) ± standard error (n=5) calculated from Kaplan-Meier analysis (50% of surviving roots) and for three diameter classes (C1 ≤ 0.1 mm, 0.1 < C2 ≤ 0.2 mm, C3 > 0.2 mm) and for all roots under different climate change treatments and for the three-year study period. Treatment codes are as follows: C = control; T = elevated temperature (+3.5°C), TD = elevated temperature and summer precipitation reduction (-20%); TDCO₂ = elevated temperature, summer precipitation reduction and CO₂ enrichment (+200 μmol mol⁻¹).

Diameter classes	C	T	TD	TDCO ₂	ANOVA
C1	324 ± 18 Ca	287 ± 14 Bb	282.5 ± 12 Bb	362 ± 41 Aa	**
C2	407 ± 20 Ba	398 ± 17 Ba	414 ± 25 Ba	408 ± 26 Aa	ns
C3	608 ± 79 Aa	533 ± 127 Ab	561 ± 120 Ab	421 ± 36 Ac	*
All roots	403 ± 16 a	369 ± 14 b	355 ± 13 b	404 ± 18 a	**

For each class, all roots and each treatment, different letters correspond to statistical differences ($P \leq 0.05$). Uppercase and lowercase letters correspond to comparison of class diameter per treatment and to comparison of treatments per diameter class, respectively.

Treatments and diameter classes significantly affected the median root longevity (MRL) given by Kaplan-Meier estimates (Table 9). Across root types, warming (C vs T) decreased MRL by 34 days, while elevated CO₂ (TD vs TDCO₂) increased MRL by 49 days. In contrast, combined climate change (C vs TDCO₂) and reduced summer precipitation (T vs TD) did not modify MRL. This tendency was also observed for the C1 diameter class (≤ 0.1 mm). However in the case of coarse roots (C3), MRL was lower under elevated CO₂ (-140 days)

and climate change scenario (-187 days). In addition, MRL was positively related with diameter class ($C3 > C2 > C1$) for three treatments (C, T, TD), while C3 roots of the TDCO₂ treatment exhibited similar MRL to C1 and C2-class roots (Table 9).

Risk of root mortality based on root disappearance

Across all root cohorts, treatment, year of appearance, diameter classes and SWC were all significantly related to risk of root mortality (Table 10A). Parameter estimate was negative for treatment, diameter classes, and SWC and positive for year of appearance. Risk of root mortality was lower under warming and combined climate change (negative parameter estimates -27% and -7%, respectively, Table 10 B, E) but was unaffected by reduced summer precipitation and elevated CO₂ (Table 10 C, D).

The stratified proportional hazards model confirmed negative parameter estimates for diameter class and positive parameter estimates for year of appearance, with a high significance level ($P < 0.0001$) (Table 11). However, the impacts of treatments on root mortality risk changed according to year and season of appearance and diameter class. These data highlighted that root mortality risks were lower i) in the growing season, ii) in 2006, and iii) for fine roots in warmed treatments than at the control site. Conversely, root mortality risks were higher in the dormant season and for coarse roots in warmed monoliths compared to controls.

The effects of quantitative covariates (air temperature, SWC) on root mortality risks were variable (Tables 10, 11). When air temperature increased, risk of mortality was higher for roots born in 2006, 2008, and TDCO₂ roots, but lower for roots born in 2007 and TD treatment roots. For SWC, root mortality risk increased at higher SWC values for roots born in 2007, 2008, in the dormant season and in the TDCO₂ treatment, but tended to decrease for roots produced in 2006, in the growth season, fine roots (C1), and C and TD treatment roots.

Table 10 : Proportional hazards regression performed on pooled root lifespan data collected from 2006 to 2008. The parameter estimate and chi-square statistic for each model covariate is shown, for the effects of A) all treatments, B) air warming, C) summer precipitation reduction, D) elevated CO₂, and E) 2080 climate scenario.

Variable	d.f.	Parameter	Standard	χ^2 value	P-value	Hazard
A)						
All treatments	1	-0.040	0.019	4.35	0.037	0.960
Year of appearance	1	0.857	0.033	676.41	<.0001	2.356
Season of appearance	1	0.038	0.039	0.92	0.336	1.039
Diameter classes	1	-0.313	0.029	112.80	<.0001	0.731
Temperature	1	0.005	0.003	2.71	0.099	1.005
Volumetric soil water content	1	-0.016	0.007	6.16	0.013	0.984
B)						
Air warming (C vs T)	1	-0.320	0.066	23.10	<.0001	0.726
Year of appearance	1	0.930	0.047	399.15	<.0001	2.536
Season of appearance	1	-0.059	0.028	4.43	0.035	0.943
Diameter classes	1	-0.451	0.044	103.42	<.0001	0.637
Air temperature	1	0.011	0.005	5.65	0.018	1.011
Volumetric soil water content	1	-0.040	0.011	13.91	0.0002	0.961
C)						
Summer drought (T vs TD)	1	0.012	0.050	0.05	0.816	1.012
Year of appearance	1	0.803	0.047	296.04	<.0001	2.233
Season of appearance	1	-0.044	0.026	2.83	0.092	0.957
Diameter classes	1	-0.444	0.042	111.19	<.0001	0.642
Air temperature	1	-0.006	0.004	1.82	0.177	0.994
Volumetric soil water content	1	-0.029	0.008	12.21	0.0005	0.972
D)						
Elevated CO ₂ (TD vs TDCO ₂)	1	0.005	0.055	0.007	0.933	1.005
Year of appearance	1	0.831	0.048	305.95	<.0001	2.297
Season of appearance	1	-0.033	0.028	1.43	0.233	0.968
Diameter classes	1	-0.227	0.041	31.19	<.0001	0.797
Air temperature	1	0.002	0.004	0.26	0.608	1.002
Volumetric soil water content	1	-0.015	0.009	2.93	0.087	0.985
E)						
2080 climate scenario (C vs TDCO ₂)	1	-0.077	0.025	9.53	0.002	0.926
Year of appearance	1	0.932	0.047	394.35	<.0001	2.539
Season of appearance	1	-0.045	0.029	2.40	0.122	0.956
Diameter classes	1	-0.191	0.044	19.21	<.0001	0.826
Air temperature	1	0.023	0.005	21.24	<.0001	1.024
Volumetric soil water content	1	-0.015	0.012	1.51	0.220	0.985

Significant P-values are shown in bold (P<0.05). Parameter estimates (β) can be interpreted as follows: for quantitative covariates such as temperature or volumetric soil water content, a one-unit change in the covariate is associated with a 100[exp(β)-1] percent change in the hazard of mortality, controlling for other covariates. For dichotomous categorical covariates (e.g. coded 0 and 1, season of appearance), the hazard ratio can be interpreted as the estimated hazard for roots with a value of 1 vs the estimated hazard for roots with a value of 0 (Allison, 1995).

Table 11 : Proportional hazards regression performed on pooled root lifespan data stratified by year of appearance, season of appearance, class diameter, and treatment. The parameter estimate and chi-square statistic for each model covariate is shown.

Variable	d.f.	Parameter	Standard	χ^2 value	P-value	Hazard
2006						
All treatments	1	-0.147	0.029	26.12	<.0001	0.863
Diameter classes	1	-0.373	0.046	65.23	<.0001	0.689
Season of appearance	1	0.109	0.063	3.03	0.082	1.116
Temperature	1	0.010	0.005	3.88	0.049	1.010
Volumetric soil water content	1	-0.094	0.010	80.55	<.0001	0.910
2007						
All treatments	1	0.044	0.031	2.08	0.149	1.045
Diameter classes	1	-0.339	0.044	60.11	<.0001	0.713
Season of appearance	1	0.086	0.057	2.27	0.132	1.089
Temperature	1	-0.011	0.005	5.91	0.015	0.989
Volumetric soil water content	1	0.053	0.010	27.11	<.0001	1.054
2008						
All treatments	1	0.066	0.053	1.56	0.211	1.068
Diameter classes	1	-0.187	0.097	3.76	0.053	0.829
Season of appearance	1	-1.287	0.138	86.98	<.0001	0.276
Temperature	1	0.149	0.012	159.19	<.0001	1.161
Volumetric soil water content	1	0.113	0.018	40.48	<.0001	1.119
Growth season						
All treatments	1	-0.087	0.024	13.09	0.0003	0.916
Diameter classes	1	-0.306	0.036	71.21	<.0001	0.736
Year of appearance	1	0.830	0.040	434.40	<.0001	2.293
Temperature	1	0.007	0.004	3.21	0.073	1.007
Volumetric soil water content	1	-0.037	0.008	20.59	<.0001	0.964
Dormant season						
All treatments	1	0.101	0.033	9.33	0.002	1.106
Diameter classes	1	-0.318	0.052	37.27	<.0001	0.727
Year of appearance	1	0.870	0.058	228.53	<.0001	2.388
Temperature	1	0.009	0.005	3.09	0.079	1.010
Volumetric soil water content	1	0.058	0.012	25.27	<.0001	1.060
C1						
All treatments	1	-0.133	0.035	14.81	0.0001	0.875
Year of appearance	1	0.640	0.054	140.27	<.0001	1.897
Season of appearance	1	0.079	0.062	1.60	0.206	1.082
Temperature	1	0.007	0.005	1.58	0.209	1.007
Volumetric soil water content	1	-0.049	0.011	19.08	<.0001	0.953

Table 6 Continued

Variable	d.f.	Parameter	Standard	χ^2 value	P-value	Hazard
C2						
All treatments	1	-0.021	0.026	0.61	0.434	0.980
Year of appearance	1	0.941	0.045	433.40	<.0001	2.563
Season of appearance	1	-0.028	0.056	0.24	0.621	0.973
Temperature	1	0.006	0.004	1.99	0.158	1.006
Volumetric soil water content	1	-0.003	0.009	0.14	0.713	0.997
C3						
All treatments	1	0.130	0.056	5.37	0.021	1.139
Year of appearance	1	1.258	0.115	120.41	<.0001	3.517
Season of appearance	1	0.272	0.132	4.23	0.040	1.313
Temperature	1	0.008	0.009	0.76	0.385	1.008
Volumetric soil water content	1	0.028	0.022	1.63	0.201	1.028
C treatment						
Year of appearance	1	0.970	0.067	206.66	<.0001	2.637
Season of appearance	1	0.006	0.085	0.00	0.946	1.006
Diameter classes	1	-0.269	0.066	16.45	<.0001	0.764
Temperature	1	0.002	0.008	0.08	0.781	1.002
Volumetric soil water content	1	-0.210	0.027	60.86	<.0001	0.811
T treatment						
Year of appearance	1	0.963	0.067	206.8	<.0001	2.621
Season of appearance	1	0.012	0.076	0.03	0.871	1.012
Diameter classes	1	-0.542	0.06	81.11	<.0001	0.582
Temperature	1	0.008	0.006	2.00	0.158	1.008
Volumetric soil water content	1	-0.013	0.012	1.27	0.260	0.987
TD treatment						
Year of appearance	1	0.638	0.066	94.33	<.0001	1.894
Season of appearance	1	0.085	0.074	1.33	0.249	1.089
Diameter classes	1	-0.299	0.059	25.73	<.0001	0.742
Temperature	1	-0.022	0.006	13.32	0.0003	0.978
Volumetric soil water content	1	-0.053	0.012	21.44	<.0001	0.948
TDCO₂ treatment						
Year of appearance	1	0.994	0.067	216.87	<.0001	2.701
Season of appearance	1	0.006	0.086	0.00	0.945	1.006
Diameter classes	1	-0.172	0.059	8.39	0.004	0.842
Temperature	1	0.031	0.007	20.54	<.0001	1.031
Volumetric soil water content	1	0.031	0.014	5.00	0.025	1.031

Significant P-values are shown in bold (P<0.05). Parameter estimates (β) can be interpreted as follows: for quantitative covariates such as temperature or volumetric soil water content, a one-unit change in the covariate is associated with a 100[exp(β)-1] percent change in the hazard of mortality, controlling for other covariates. For dichotomous categorical covariates (e.g. coded 0 and 1, season of appearance), the hazard ratio can be interpreted as the estimated hazard for roots with a value of 1 vs the estimated hazard for roots with a value of 0 (Allison, 1995).

Discussion

Grassland root growth responses to climate change

This is one of the first experiments to report root dynamics of upper soil layer grassland ecosystems subjected to combined effects of air warming, reduction of summer precipitation and elevated atmospheric CO₂. Manipulation of both air temperature and elevated CO₂ is assumed to both directly and indirectly modify carbon, nitrogen and water cycles (Norby & Luo, 2004). As roots are the interface of plants with soil, it is critical to gain deeper insight into root responses to climate change in order to predict the C-source or C-sink activities of the belowground compartment of terrestrial ecosystems.

Over this three-year experiment, root growth rate measured in the upper soil layer was sensitive to warming (C vs T) and to simultaneous application of warming, precipitation reduction and elevated CO₂ (C vs TDCO₂), leading to higher net root length production and consequently higher standing root length. This confirms our first hypothesis that root growth was stimulated by warming (Fitter et al., 1998, 1999 ; Pregitzer et al., 2000 ; Wan et al., 2007; Bai et al., 2010). This result is also consistent with the increase of springtime aboveground production observed in our study system over the same period (Bloor et al., 2010), meaning that both above and upper soil layer below-ground production increased under warming. This short-term positive response is frequently observed, as warming and elevated CO₂ affect most of C uptake processes, including photosynthesis, primary production or increase of nutrient availability following enhanced decomposition (Fitter et al., 1999). Air warming also extends the growing seasons to early spring and late autumn, and can increase ecosystem-level water-use efficiency and production in regions in which winter precipitation does not contribute to plant growth (Luo, 2007). However, in the long term, we don't know if positive climate warming-induced growth responses, both for above and belowground parts, are sustained, due to possible acclimation of photosynthesis among species and ecotypes (Chapin et al., 1995 ; Shaw et al., 2002) or the confounding effects of soil moisture. Furthermore, strong differences in water balance index (P-PET) between the two sites emphasized the broad impact of warming on PET (Figure 23) and consequently on SWC (Figure 24). In the long-term lower soil water availability may counterbalance the stimulating effect of warming on root growth, as it is one the most limiting factors of plant growth.

Contrary to expectations, our second hypothesis concerning the possible effect of precipitation reduction on upper soil layer root growth and mortality was rejected. It may be

explained by the fact that precipitations measured during the study period were above-average rainfall, and high soil moisture values across treatments indicated that no marked edaphic drought occurred during the study period (Figure 24). Thus in wet years, we showed that a 20% reduction of summer precipitation did not affect upper soil layer root dynamics under warming. We also found that elevated CO₂ combined with summer precipitation reduction and warming, had very limited effects on upper soil layer root length growth and mortality and confirmed previous results observed on grassland species (Soussana et al., 1996 ; Kandeler et al., 1998 ; Shaw et al., 2002). A reduced soil moisture under combined elevated CO₂ and warming may be responsible for this response, while nutrient limitation of growth may also explain the unresponsive growth under elevated CO₂ (Shaw et al., 2002 ; Luo et al., 2004). We thus conclude that predicted positive effect of elevated CO₂ (+200 μmol mol⁻¹) combined with a 20% reduction of summer precipitation on upper soil layer root length was nullified by a 3.5°C air warming, as suggested by Bloor et al. (2010) for the same experiment. This conclusion is consistent with our hypothesis that responses of grassland root system to single climate driver differ from responses to combined climate treatments.

Our study confirms the important role of seasonality in grassland ecosystem root dynamics grown in upper soil layer (Matthew et al., 1991 ; Fitter et al., 1998 ; Garcia-Pausas et al., 2010), as we found stronger effects of season and year than of treatments (Tables 6, 7). Global radiation and air temperature are considered to be the main abiotic determinants of root growth in perennial grasslands, not limited by water inputs, unlike soil temperature (Edwards et al., 2004). This assumption is confirmed by the fact that the year 2006, for which we measured higher standing root length, was warmer (+0.7°C) and more sunny especially during the growing season (+10%) than 2007 and 2008. Our results also showed that seasonal patterns observed in the control site were similar in the warmed treatments, which may indicate higher control of seasonal root dynamics by radiation flux than by temperature, as global radiation was similar in our two sites. Similarly, this result almost certainly reflects patterns of plant ontogeny in grassland ecosystems as well as species-specific differences in phenology (Pontes et al., 2007b). It is likely that not all species responded at the same time and at the same rate to the climate treatments applied here. For the same experiment and the same period, species number was unaffected by the treatment, whereas grasses showed a slight decline under warming at the expense of legumes (Cantarel, 2011), however we don't know how these functional groups behaved in the below-ground compartment due to the impossibility to distinguish species.

Linking morphology, median root longevity and covariates associated with risk of root mortality

Root longevity is one of most important variables for understanding belowground C cycling in ecosystems, as it determines how quickly C allocated to roots is transferred to microbial and soil C pools (Gill & Jackson, 2000 ; Norby & Luo, 2004). However, multiple effects of climate change on plants and their soil environment makes simple prediction of root longevity a difficult task (Eissenstat et al., 2000) compounded by the numerous determinants of root longevity or root mortality (Eissenstat & Yanai, 1997 ; Gill et al., 2002). Consequently, identifying determinants of root mortality and root longevity and predicting source/sink ecosystem activity under future climate scenarios remains a complex challenge.

One of the most cited determinants of root longevity is diameter, with coarse roots demonstrating higher longevity than fine roots (Eissenstat & Yanai, 1997 ; Gill et al., 2002). This may be because thicker roots function as conduits and initiate new laterals, and are thus probably preferentially retained by the plant (Wells & Eissenstat, 2001). They are also more suberized with more lignified cell walls in cortex or epidermis than fine roots, increasing their defence against herbivores or pathogens. Our data confirmed these previous studies for three of the four treatments (C, T, TD) but not for TDCO₂ (Tables 8, 9, 10). The decrease in longevity of coarse roots and increase of very fine roots longevity under elevated CO₂ are unexpected. This is a novel finding that opens question on the contrasted functioning under elevated CO₂ of these extreme root classes that together represent about 45% of total root length. One possibility is that coarse roots have faster turnover, since as the plants are not C-limited, they may forage more efficiently by shedding roots in depleted resource patches and replacing them with more active roots in new soil sites (Anderson et al., 2010); this confirmed our third hypothesis based on previous assumption that higher rhizosphere activity is expected under elevated CO₂ (Hungate et al., 1997). Milchunas et al. (2005a) also proposed that the higher diameter of roots grown under elevated CO₂ may be related to their water status. If these roots have higher water content, i.e. low dry matter content, we would expect lower root tissue density and consequently lower root lifespan (Ryser, 1998). But this discussion is not valuable for the very fine roots that may be more prone to shorter lifespan. How a surplus of CO₂ may increase root lifespan of very fine roots? We may wonder whether higher soil water content and possible higher carbohydrates content in the very fine roots, induced by combined effect of warming and elevated CO₂, may increase their lifespan (Farrar & Williams, 1991).

Air warming significantly reduced root longevity, irrespective of diameter class, thus confirming previous results obtained in grasslands (Forbes et al., 1997 ; Fitter et al., 1998, 1999), but we also showed that very fine roots were more prone to mortality in warmed treatments than other diameter class roots. This result confirms our hypothesis that very fine roots with shorter lifespan are more sensitive to climate change treatments than larger-diameter, longer-lived roots. This pattern could be linked to an indirect effect of reduced soil water content (Figure 24) due to higher plant evapotranspiration demand and lower water balance index (Figure 23).

Our study found contrasted effects of soil water content on the risk of root mortality depending on year, season of root appearance, diameter class, and treatment (Tables 10, 11). For the warmer and also the drier year (2006), risk of root mortality increased when soil moisture content decreased (negative parameter estimate) but decreased for cooler and wetter years (2007 and 2008; positive parameter estimate) (Table 6). We also found an increased risk of mortality due to soil moisture reduction in the growth season compared with the dormant season, and for the finest roots. Taken together, these results suggest the importance of soil moisture in shaping the risk of root mortality in warmer seasons and drier years for upland grasslands, with fine roots being particularly sensitive. Thus, in the warmer conditions (T), our data suggest lower median root longevity in upper soil layer of upland grasslands. The combined effects of all climate change drivers (C vs TDCO₂) may help counterbalance the negative effects of warming by increasing median root longevity and decreasing the risk of root mortality, possibly through interaction between elevated CO₂ and warming.

Cox proportional hazard regression analysis allowed us to identify certain determinants of root mortality in our grassland ecosystem subjected to main and additive factors of future climate change. It emphasizes root sensitivity to both average climate (comparison of C with T, TD and TDCO₂) and climatic variability (between-year and between-season differences) which both modify the local and micro-local root environment. We also observed differential root responses depending on root diameter class, showing that not all the grassland root system is similarly affected by climate change components. This may have consequences on plant and soil relationships, especially root and microbe activities that are critical for the decomposition of soil organic matter and its mineralization in a future world climate (Zak et al., 2000).

Conclusion

We report changes of upper soil layer root dynamics, longevity and morphology in an upland permanent grassland induced by air warming and simultaneous application of warming, summer precipitation reduction and elevated CO₂ over three growing seasons. Our results argue that under warmer climates and future A2 scenarios, upland grassland ecosystems may increase their total root system length but lose a proportion of their fine roots growing in the upper soil layer. However, climate variability, both at inter- and intra-annual scales, remains an important driver of grassland root system response under both current and future climate scenarios, and may mask clear patterns of response to climate drivers. Future studies should examine whether climate-induced impacts of root dynamics may increase soil C storage in the long run and for deeper soil layer.

Acknowledgements

We thank Patrick Pichon, Nicolas Deltroy, Amélie Cantarel for their help with data collection and site management during the study period. This study received financial support via a doctoral fellowship from the Region Auvergne and the INRA (EFPA Department) awarded to RP, a CNRS postdoctoral fellowship awarded to JMGB, an IFB-GICC project grant, an ANR [French national research agency] project grant, and the EC FP6 'NitroEurope-IP' project.

Dynamique et démographie racinaire

Résultats :	<ul style="list-style-type: none">- Dynamique saisonnière observée- Stimulation du taux de croissance par le réchauffement et le changement climatique.- Peu d'effet sur le taux de mortalité- Durée de vie diminuée par le réchauffement et maintenue par le CO₂- Résultats variables selon les classes de diamètre (Fines et Grosses différemment sensibles)- Risque de mortalité diminue avec les classes de diamètre <p>Le risque augmente avec l'humidité en saison de dormance et en année humide et diminue en saison d'activité et en année sèche</p>
Avantages :	<ul style="list-style-type: none">- Première fois que la dynamique racinaire est suivie en prairie sous changement climatique (TDCO₂)- Analyse statistique robuste du risque de mortalité (nombre de racines >10000)
Inconvénients :	<ul style="list-style-type: none">- Dispositif additif- Faible surface analysée sur le tube Minirhizotron- Peu d'analyse morphologique et aucune chimique
Perspectives :	<ul style="list-style-type: none">- Etudier le profil plus complet- Couplage isotopique pour plus d'informations sur le renouvellement des racines et des litières (Stand et al., 2008)- Prendre en compte le rayonnement et les liens entre les classes de diamètre et la physiologie (ex : mise en réserve)

5^{ème} Chapitre : PARTIE 2

Fonctionnement et morphologie racinaire

Cette partie permet de déterminer dans quelles mesures les processus (croissance, respiration) et les traits (morphologie et composition chimique) racinaires ont été affectés par le changement climatique. Un suivi de croissance racinaire a été réalisé pendant une année entre mars 2009 et avril 2010 dans un milieu homogène in situ en utilisant la méthode « ingrowth core ».

Cette partie fera l'objet d'un article encore non soumis.

Responses of root growth and root morphology of an upland grassland subjected to combined climate drivers

Pilon, R., De Keating, Y., Bayle, E., Revaillet Saccomano, S., Picon-Cochard*, C.

INRA, UR874, Grassland Ecosystem Research Team, 234 Avenue du Brézet, F-63100 Clermont-Ferrand

**Corresponding author* : Catherine Picon-Cochard, tel.: + 33 473 62 45 84; Fax: + 33 473 62 44 57; e-mail picon@clermont.inra.fr

Abstract

Increased global carbon dioxide concentrations, air temperature, and in many regions reductions in precipitations during the growing season, are some of the most important aspects of global change predicted to affect ecosystems in coming years. In grassland ecosystem, root production is affected by biotic and climatic conditions. We hypothesised that root response under climate change will be firstly dependent of root morphological changes.

Grassland monoliths were subjected to four climate treatments in a replicated additive design with: control (C), elevated temperature (T), combined elevated temperature and summer precipitation reduction (TD), combined elevated temperature, summer precipitation reduction and elevated atmospheric CO₂ (TDCO₂). After four years of applied treatments, we measured root net production with an in-growth core technique, root morphology and root chemical composition, in an upland grassland ecosystem over a one-year period.

We observed a sharp decline of standing root mass, annual net root production and mean root growth under air warming (C vs T), leading to higher soil nitrate concentration. In parallel, root fineness increased in response to air warming (C vs T), and in response to combined climate change drivers (C vs TDCO₂), whereas chemical composition (C, N) was unchanged. The negative effect of warming on root growth was not observed for the TDCO₂ treatment. Then plant community seems to change allocation strategy with an increasing of root density and a decreasing in root growth rate inducing a maintain of root lifespan. Thus after four years, we concluded that under future climate change combining warming, summer reduction precipitation and elevated CO₂, root growth should be maintained. This change is also accompanied of an increasing in soil respiration. We concluded that under climate change after four to five years of experiment, potential root response is mainly affected by air warming, mean residence time decreased and soil respiration increased. It could tend to an increased of root turnover and changes in soil C cycles.

Key words : Root production, grasses, morphology, SRL, diameter, fineness.

Introduction

Global environmental change (e.g. rising temperatures, changing regime precipitation and elevated atmospheric CO₂ concentrations) will become a major driver of variations in net carbon (C) exchange by terrestrial ecosystems (Heimann & Reichstein, 2008). Grasslands that accounted for 25% of the terrestrial land surface (Hui & Jackson, 2006) played a significant role in C cycle. One of the main challenges of agriculture is to maintain grassland C stocks and their potential role as C sinks under climate change. Contrary to forest ecosystems, grasslands often occur in areas with less precipitation (Heisler-White et al., 2008). To maintain their functioning under lower soil water content, grassland ecosystems exhibit a greater belowground C stock and C allocation to roots than forest ecosystems (Gill & Jackson, 2000). At a global scale with 300 Gt of belowground C stock representing up to 90% of C in ecosystem (IPCC, 2007), grasslands stored at least 10% of global C (Schimel, 1995).

In addition, because evapotranspiration and soil water availability would be affected directly or indirectly by climate warming (Carlyle et al., 2011), precipitation reduction and elevated atmospheric CO₂ concentration, it is expected that grassland ecosystems are sensitive to climate change. However, there has been little information so far due to difficult analyses (Milchunas & Lauenroth, 2001 ; Pendall et al., 2004 ; Milchunas, 2009) on how root dynamics respond to climatic change in grassland ecosystems (Fitter et al., 1998, 1999 ; Arnone et al., 2000 ; Higgins et al., 2002 ; Milchunas et al., 2005 ; Pilon et al., 2011, submit).

Fitter et al., (1998, 1999) and Bai et al., (2010) demonstrated that air warming stimulated both root production and mortality. Bai et al., (2010) explained that experimental warming had positive and negative effects on the three root variables (root production, mortality, standing crop) under ambient and increased precipitation, respectively. A decreasing of root biomass was observed under air warming by De Boeck et al., (2007). A reduction of precipitation mostly decreased soil water content and root production (Frank, 2007 ; Fiala et al., 2009). Arnone et al., (2000) reviewed the impact of elevated CO₂ on root system response of intact, native grassland ecosystems. There was a great range in responses, from little or no change in root system size to increasing of 50%. Fitter et al., (1996, 1997) shown that elevated CO₂ enhanced root growth. Milchunas et al., (2005a, b) measured an increasing of 46 to 52% of root production under elevated CO₂ in short grass steppe in the upper layer. The conclusions drawn by Sindhøj et al., (2000) after the first three years of observing the response of root dynamics to elevated CO₂ in this grassland were that weather

and water relationships seemed to best explain the effects of CO₂ on the root system (Joslin et al., 2000 ; Iversen et al., 2008).

No root mass response to combined air warming and elevated CO₂ was often observed. Soussana et al., (1996), Kandeler et al., (1998) and Shaw et al., (2002) suggested that the positive effect of elevated CO₂ on root mass could be cancelled by air warming (Pendall et al., 2004, 2011). In these studies, air warming reduced soil water content which appeared as a limited resource. Soil water content could modulate the positive effect of elevated CO₂ (Milchunas et al., 2005a, b ; Anderson et al., 2010) or air warming (Bai et al., 2010) on root growth. The great range in root responses to the combined effects of main climate drivers is not only due to interactions occurring between direct and indirect effects climate on above and belowground compartment. It comes also from the different methods used for observing root dynamics in situ (Arnone et al., 2000 ; Luo, 2007 ; Milchunas, 2009). Few studies have focused on the combined effects of air warming, precipitation reduction and elevated CO₂ on below-ground and root compartments (Wan et al., 2007 ; Garten et al., 2009 ; Pilon et al., 2011, submitted).

Do climate warming, changes in precipitation regimes and elevated CO₂ additively or nonadditively impact root productivity, mortality, and turnover in grassland ecosystem ? Answers to these questions were determined in Pilon et al., (2011,submitted) on the Clermont Climate Change Experiment (Bloor et al., 2010). The authors found a stimulation of root growth rate under warming and climate change, no effect on root mortality rate and a decreasing of root life span under warming. They also found differential root responses between root diameter classes. However little is known about the explanation how differences in potential root growth could appear in response to climate change.

Potential root growth, which is regulated by belowground resources such as soil water and nutrient availability (Joslin et al., 2000 ; Iversen et al., 2008), is closely associated with belowground/aboveground C allocation (Tingey et al., 2005). Thus, changes in water availability resulting from increased temperature and precipitation (Carlyle et al., 2011) will determine belowground/aboveground C allocation of plants and root responses in grassland ecosystem. Changes in root morphology such as fineness or specific root length could be a root response to variations in soil water and nutrient content (Fitter, 1985 ; Aanderud et al., 2003). Aanderud et al., (2003) found an increasing of root fineness when soil water content decreased and become limited. Air warming stimulated evapotranspiration and reduced soil water availability (Harte et al., 1995 ; Wan et al., 2002 ; Carlyle et al., 2011), thus exacerbating water stress.

Interactive effects of elevated CO₂, rising temperature and water limitation on response are not yet established. To explain the different potential root growth rate after five years of climate change on grassland, we conducted an ingrowth core experiment on Clermont Climate Change Experiment (Bloor et al., 2010) which manipulate air warming (+3.5°C), water inputs in summer (-20%) and elevated CO₂ (+200ppm). Climate Change Experiment provide insight into how climate variation may affect ecosystem functioning and particularly root responses.

As in grasslands temperature controls root dynamic (Steinaker & Wilson, 2008 ; Steinaker et al., 2010) and root response, we hypothesized that (1) similar to aboveground compartments (Cantarel, 2011), the lowest root increments take place after a long term response under air warming. (2) We predicted higher root production under elevated CO₂ own to more C available for photosynthesis. (3) The increase of root production should decrease nitrogen (N) availability. (4) We also hypothesized that root morphological change with thinner root could be observed under air warming, due to a reduction in soil water content. Based on Bahn et al., (2006), we suspected that root activity will increase with fineness root, resulting in lower residence time and a higher root growth rate.

Materials & Methods

Site description, experimental design and treatments

The experimentation is located in the French area of Massif Central (Theix, 45°43'N, 03°01'E, 850m a.s.l., control site and Clermont-Ferrand, 45°46'N, 03°08'E, 350m a.s.l., warmed site) as part of Clermont Climate Change Experiment as described in Bloor et al., (2010). In 2009, climate in this area was semi-continental, with a mean annual temperature of 8.6 and 11.9°C and a mean annual precipitation of 706 and 510 mm for control and warmed site, respectively (site 1 and 2). Experiment was carried out on an upland grassland dominated by grasses (*Agrostis capillaris*, *Elytrigia repens*, *Festuca arundinacea*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*), forbs (*Stellaria graminea*, *Veronica chamaedrys*) and legumes (*Vicia sativa*) and had been subjected to low-intensity sheep grazing (four times per year) for 15 years (Louault et al., 2005). The soil is a Cambisol developed on granite (C:N = 9.8, pH_{water} = 6.2). Clermont Climate Change Experiment was initiated in November 2004 with the extraction of 80 monoliths (0.5m*0.5m, 0.4m deep) from site 1 with two cuts per year (April and October). In spring 2005, 60 and 20 monoliths were transferred to Clermont-Ferrand (warmed, site 2) and kept at Theix (control, site 1), respectively. Monoliths were inserted in soil and grouped by four in 20 mini-FACE systems (following Miglietta et al., 2001), which are rings of 1.4m diameter that allow to inject atmospheric ambient air. Only five rings received +200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ of atmospheric CO₂. Four treatments were applied: control (C, site 1), elevated temperature (T, site 2), combined elevated temperature and summer precipitation reduction (TD, site 2), combined elevated temperature and summer precipitation reduction and elevated atmospheric CO₂ (TDCO₂, site 2). Thus, the experiment (see details Bloor et al., 2010) was an additional design with five replicates (ring) per treatment. Mean annual warming of $\approx 3.5^\circ\text{C}$ was provided by the altitudinal gradient between control and warmed sites (site 1 vs 2) (500m); summer precipitation reduction (June, July and August) was created by intercepting 20% of rainfall with plastic roof (at 1m height) during rainfall events and elevated CO₂ (+200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) was provided by mini-FACE system. Climatic data (temperature, °C, rain fall, mm, global radiation, W m^{-2} , wind speed, m s^{-1} , atmospheric CO₂ concentration, $\mu\text{mol mol}^{-1}$) were recorded and collected using two automatic data logger located in sites 1 and 2 (Campbell Scientific, UK).

Ingrowth core method

In March 2009, soil cores were collected with an auger to a soil depth of 10 cm (diameter: 8 cm), in one monolith for each ring, the experimental unit. Plastic net (mesh size 8 mm), filled with dry and sieved (1 mm) soil, was put in the hole and left for six to eight weeks. Thereafter ingrowth cores were extracted and the net was filled again with another fixed volume of dry sieved soil (5.06 ± 0.48 and $60 \pm 4.8 \mu\text{gN-NH}_4^+$ and $\text{NO}_3^- \text{ g}^{-1}$ soil, respectively). After the collection, initial cores and successive ingrowth-cores were transported to the laboratory and soil and roots were sorted. Roots and rhizomes were gently washed from soil with a sieve of $200\mu\text{m}$ and were manually separated. Half of each sample was oven-dried (48h at 60°C) and the other half was stored in the freezer for root morphology analysis. Nine harvests were realised until April 2010.

Root growth rate ($\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) was calculated by dividing root mass by the number of days occurring between two successive harvests. Annual root net production (RNPP, $\text{g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) was calculated as the cumulative root mass of all dates and standardised over one year. At each date, a sample of new free root soil and soil of ingrowth core were preserve to fridge to rapidly measure NO_3^- and NH_4^+ concentration. Roots were gently washed from soil with sieve of 1000 and $200\mu\text{m}$. Rhizomes were separated. Half of root sample was oven-dried (48h at 60°C) and the other half was preserve in fridge for root morphology analyse. At each date soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was measured with a Licor 6400 on PVC collar inserted on the same monoliths in which aboveground was maintained clipped.

Root morphology

Subsamples of fresh roots were stained with methylene blue (5 g l^{-1}) during one night at 5°C to increase contrast for scanning. Fresh coloured roots were spread over a transparent sheet and then scanned with a transparent light system at a resolution of 400dpi (Epson 1600XL Pro). The WinRhizo software (V2002c, Régent Instruments, Ca) (Revaillot & Picon-Cochard, 2005) was used to determine root length (m), average root diameter (mm), root length and volume (cm^3) by class diameter (10 classes of 0.1mm). Thereafter each subsamples were oven-dried (48h at 60°C) and weighed to calculate root tissue density (g cm^{-3}), specific root length (SRL, m g^{-1}) and root fineness (m cm^{-3}).

Chemical analyses

At each harvest root oven-dried samples (48h at 60°C) were weighted to obtain total dry mass remaining and milled at 1mm (Cyclotec, FOSS TECATOR, Höganäs, Sweden). Total carbon

(C) and nitrogen (N) contents of the entire samples were determined by elemental analysis (CarloErba, Milan, It) and C :N ratio was calculated.

For each date, soil NO_3^- and NH_4^+ were extracted in 40mL of 2M KCl from 5 g sieved (2mm mesh) soil samples which were shaken vigorously for 30 min. Extracts were filtered and the concentrations were measured using a continuous flow spectrophotometer (Skalar 5100, Breda, The Netherlands) following cadmium reduction (15540nm) for nitrate, and cation complexation (15660 nm) for ammonium. This measure gives nitrate concentration in soil solution plus the exchangeable nitrate adsorbed on the anion exchange complex. For ammonium, this measure represents the ions in soil solution plus the exchangeable ammonium adsorbed on the cation exchange complex. Values were expressed as $\mu\text{g N g}^{-1}$ dry soil.

Statistical analyses

Statistical analyses were performed using Statgraphics Plus 4.1 (Statistical Graphics Corp., Rockville, Maryland, USA). Where needed, data were natural-log or arcsine transformed prior to analyses to correct for non-normality and unequal variances. The GLM procedure was used for analysis on specific sampling dates and treatments as main factors. When analysing root mass dynamic, morphology or chemical content, as the same place was used on all harvesting dates, we used a split-plot model for repeated measurement analysis with treatment as main factor and dates as the split factor. Significant ANOVAs were followed by post-hoc Tuckey's honestly significant difference (hsd) test to perform multiple comparisons of means.

Results

Climate

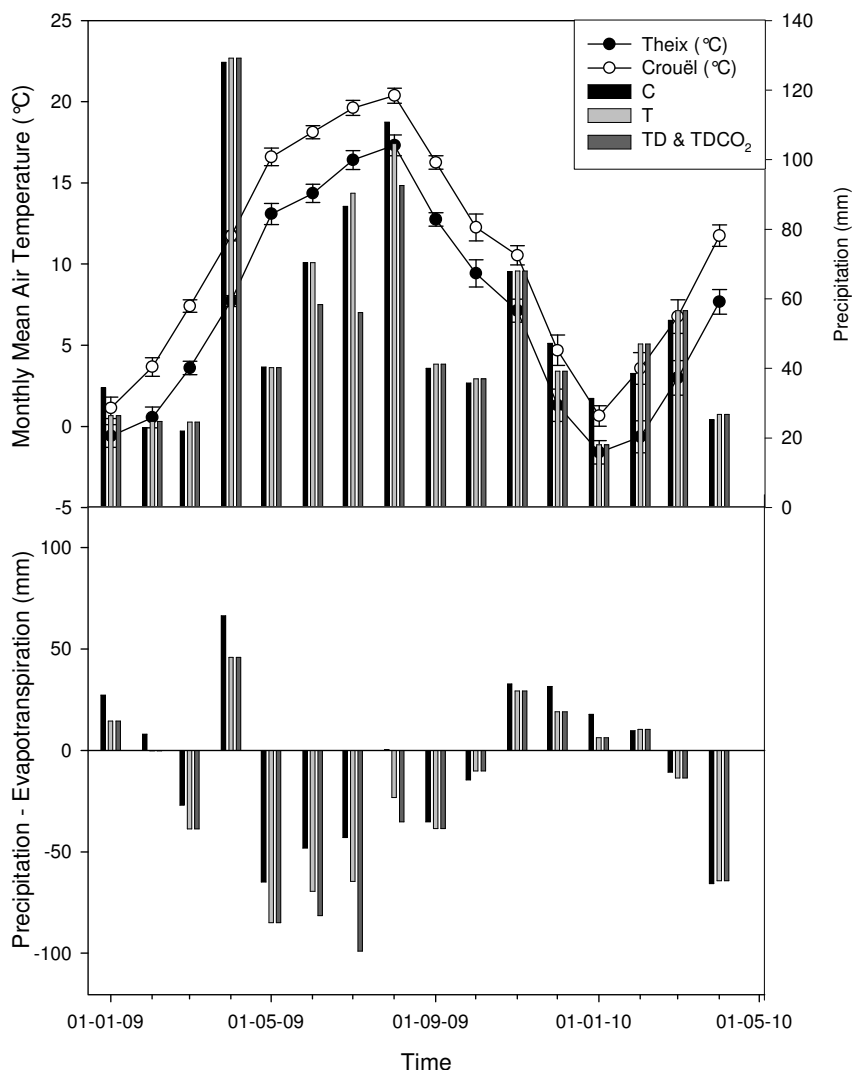


Figure 27 : Seasonal variations at a monthly rate of air temperature (°C, symbols) at both site (Theix and Crouël) and rainfall or rainfall – evapotranspiration (mm, bars) for four treatments C T, TD and TDCO₂ from January 2009 to April 2010. Vertical bars correspond to standard error calculated with daily temperature, n=28 to 31.

In 2009 annual precipitations were below (-74mm) the 17 last year average of annual precipitation (780mm) (Figure 27). Monoliths received about 64% of annual rainfall in spring and summer, 20% in autumn and 16% in winter. Same pattern was observed in Pilon et al (2011, submitted) with two third and one third of annual precipitations in growth (spring and summer) and dormant (autumn and winter) seasons, respectively. Before the first harvest in April 2009, it was particularly wet with 130mm of cumulative precipitation for the two sites (Figure 27). During summer 2009, treatments with summer precipitation reduction combined

with warming (TD & TDCO₂) received 216mm i.e. 21% precipitation less than C and T, 278 and 275mm, respectively.

Mean air temperature difference between the two sites was $3.3 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ between January 2009 and April 2010 (Figure 27). Furthermore 2009 was a normal year with 8.6°C (control site) and 11.8°C (warmed site) compared to the long-term average data : 8.7 and 12.4°C , respectively. Higher mean air temperature values were observed in summer (16°C and 19.4°C in control and warmed sites, respectively) and lower in winter (-0.3°C and 2.6°C in site 1 and 2, respectively), whereas in spring and autumn mean air temperature values were intermediate.

Difference between annual precipitation and Penman evapotranspiration (P-PET, index ow water blance) was significantly ($P < 0.01$) lower at warmed than control site (Figure 27). From March 2009 to April, P-PET measured in spring, summer and autumn was always negative expected in April 2009 but it is due to a high monthly precipitation and P-PET was positive only in winter. It results negative water balance of 124, 258 and 316mm for C, T, TD&TDCO₂ treatments, respectively.

Concerning other climatic variables between both sites, there is no difference for daily global radiation with an annual mean of 1300 W m^{-2} . Average wind speed was significantly higher in warmed site with (2.9 m s^{-1}) than in control (2.3 m s^{-1}). However, it is usually the opposite with higher wind speed in site 1.

Initial root mass, root morphology and chemical composition measured at the set-up of the in-growth core

Table 12 : Root phytomass (g m^{-2}), SRL Specific Root Length (m g^{-1}), tissue density (g cm^{-3}), fineness (m cm^{-3}), diameter (mm), N content (%), C : N ratio and soil NH_4^+ and NO_3^- ($\mu\text{g N g}^{-1}$ dry soil) on initial standing harvest core in march 2009 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Mean \pm standard error, n=5; p (p value with n.s.: $P>0.05$; *: $P<0.05$; ***: $P<0.001$) and F (F-ratio)_{3, 19}.

	Treatment (Tr)					
	C	T	TD	TDCO ₂	P	F
Phytomass (g m^{-2})	634 \pm 102 a	246 \pm 29 b	350 \pm 25 b	410 \pm 105 ab	*	4.6
SRL (m g^{-1})	81.4 \pm 6.2	96.3 \pm 11.2	108.8 \pm 24.6	103.4 \pm 8.6	n.s.	1.2
Tissue density (g cm^{-3})	0.113 \pm 0.006 b	0.177 \pm 0.016 a	0.125 \pm 0.012 ab	0.150 \pm 0.017 ab	*	4.1
Fineness (m cm^{-3})	9.0 \pm 0.6 b	15.2 \pm 1.3 a	12.3 \pm 1.7 ab	14.4 \pm 1.0 a	*	3.9
Diameter (mm)	0.275 \pm 0.009	0.236 \pm 0.014	0.279 \pm 0.028	0.231 \pm 0.006	n.s.	1.4
N (%)	1.06 \pm 0.02	1.07 \pm 0.1	1.21 \pm 0.11	1.23 \pm 0.06	n.s.	1.5
C : N	43.1 \pm 0.9	44.2 \pm 4.6	39.5 \pm 3.4	37.3 \pm 2.0	n.s.	0.8
NH_4^+ ($\mu\text{g N g}^{-1}$ soil)	1.6 \pm 0.7	1.1 \pm 0.5	1.4 \pm 0.6	2.0 \pm 0.9	n.s.	0.9
NO_3^- ($\mu\text{g N g}^{-1}$ soil)	3.0 \pm 0.4 b	7.0 \pm 0.8 a	4.5 \pm 0.4 b	3.7 \pm 0.5 b	***	9.6

Table 12 presents initial characteristics of standing root biomass. Air warming (C vs T treatment) decreased root mass by 61% from 634 to 335 g m^{-2} and increased root tissue density (from 0.113 to 0.150 g cm^{-3}), fineness (from 9 to 10.5 m cm^{-3}) and soil nitrate concentration (7.0 $\mu\text{g N g}^{-1}$ dry soil) by 57, 69 and 133%, respectively. Soil nitrate concentration was also negatively correlated ($R^2=0.25$, $p=0.02$) to root phytomass with higher value in T with compare to the three others with 3.7 $\mu\text{g N g}^{-1}$ dry soil. Summer precipitation reduction and elevated CO₂ combined with warming had no effect on root all root variables (Table 12). Furthermore, root chemical parameters (N, C, C : N ratio, N-NH₄⁺) were not affected by treatments.

Root growth rate, annual root production and mean residence time

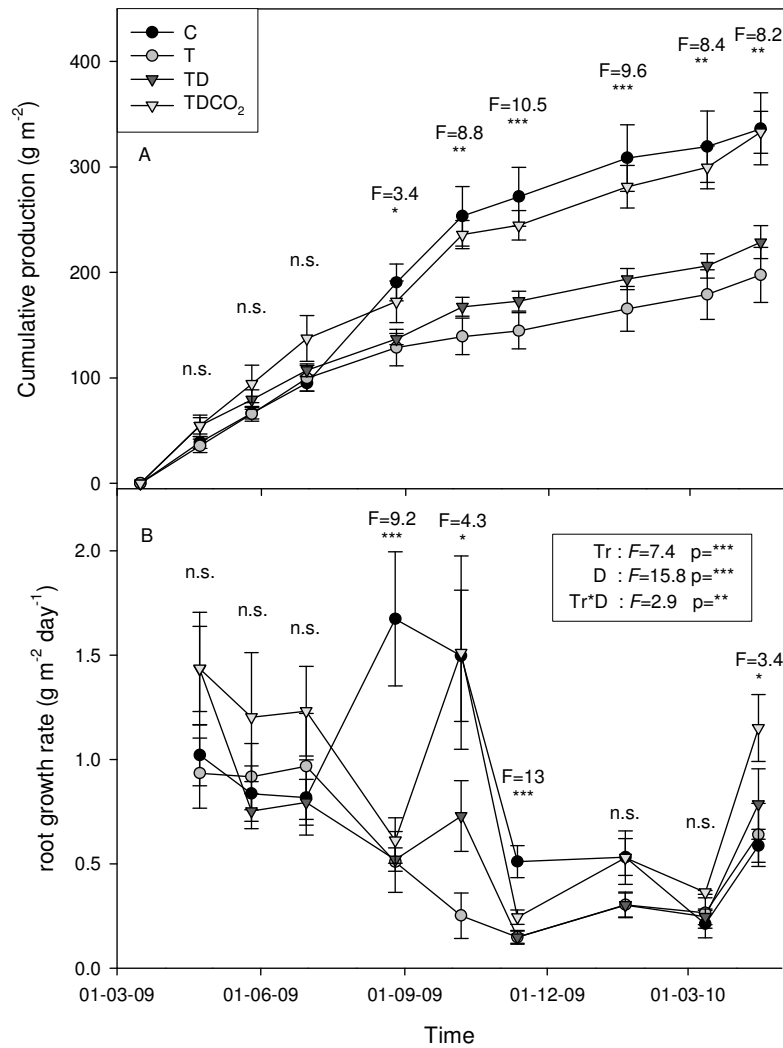


Figure 28 : (A) Cumulative production of new root (g m^{-2}) and (B) root growth rate ($\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) in ingrowth core measured between March 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Vertical bars correspond to standard error, n=5; p (p value with n.s.: $P>0.05$; *: $P<0.05$; ***: $P<0.001$) and F (F-ratio) per date or for a split-plot model for root growth rate (Tr : Treatment, degree of freedom: 3, D : Dates, d.f. : 8, Tr*D, d.f. : 24).

Root growth rate ($\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) was always above zero (Figure 28B) and have a similar pattern than cumulated production with treatments effect (Table 13) corresponding to a negative air warming effect compare to C (-30%), no effect of summer rainfall reduction and a compensation of elevated CO₂. It results that C and TDCO₂ are not different with 0.85 and 0.92 $\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectively. However, seasonal dynamic was observed with lower values for all climatic treatments in winter and higher value in spring, summer and begin of autumn (Statistical results not shown). Root growth rate is affected by Date and interaction between Treatment and Date was observed (Table 13). During the three first date (Figure 28B), there was no significant difference between Date and Treatments. From the fourth date, climatic treatments affect root growth rate with a significant decrease of 67% in warmed site compared

with control. At the fifth date in beginning of autumn, root growth rate remained higher in the control. However growth rate in TDCO₂ was similar of C and higher of 66% than in T and TD. At the sixth date at the end of autumn, all root growth rate decreased. Growth in warmed site was 64% lower than it in control site. During winter there was no difference between date and treatments. In spring 2010, root growth rate increased for all treatments but increasing was higher in TDCO₂.

Root cumulative production in ingrowth core after 395 days were significantly different ($F_{3,19}=8.2$, **) between treatment $\approx 320\text{g m}^{-2}$ and $\approx 200\text{g m}^{-2}$ for C, TDCO₂ and T, TD, respectively (Figure 28A). The negative effect of warming (C vs T) on cumulative production appeared from the fourth harvest at the end of August and continued until the end of experiment with a positive compensation by CO₂ on root production.

Concerning mean root residence time (Table 13), there was no difference between treatments with an average of 500 days. However root residence time has a tendency to highly decrease with 628 and 403 days for C and TDCO₂, respectively.

Table 13 : Root residence time (days) calculated as Allard et al., (2005) : initial standing biomass divided by production over the period and standardised on one year, root growth rate ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$) (d: days), soil NH₄⁺ and NO₃⁻ ($\mu\text{g N g}^{-1}$ dry soil) and soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Mean \pm standard error, n=5; p (p value with n.s.: P>0.05; *: P<0.05; *: P<0.001) and F (F-ratio) for a split-plot model (Tr : Treatment, degree of freedom: 3, D : Dates, d.f. : 8, Tr*D, d.f. : 24). Small letter indicates the difference between treatments based on multiple range test.**

	Treatment (Tr)				Date (D)		Tr*D	
	C	T	TD	TDCO ₂	P	F	P	F
Root residence time (days)	628 \pm 65	453 \pm 87	519 \pm 33	403 \pm 85	n.s.	2.9		
Root growth rate ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	0.85 \pm 0.26 a	0.55 \pm 0.19 b	0.63 \pm 0.2 b	0.92 \pm 0.29 a	***	7.4	***	15.8
NH ₄ ⁺ ($\mu\text{g N g}^{-1}$ soil)	3.52 \pm 1.00	3.19 \pm 0.85	3.20 \pm 0.78	3.07 \pm 0.69	n.s.	1.6	***	55.1
NO ₃ ⁻ ($\mu\text{g N g}^{-1}$ soil)	1.17 \pm 0.44 c	2.84 \pm 1.66 a	1.89 \pm 0.72 b	1.70 \pm 1.00 bc	***	9.3	***	30.7
Soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	3.92 \pm 0.79 b	3.54 \pm 0.81 b	3.94 \pm 0.87 b	4.43 \pm 1.13 a	*	3.4	***	88.8

Root residence time was analysed with a one way ANOVA with treatments as factor.

Root morphology and chemical composition

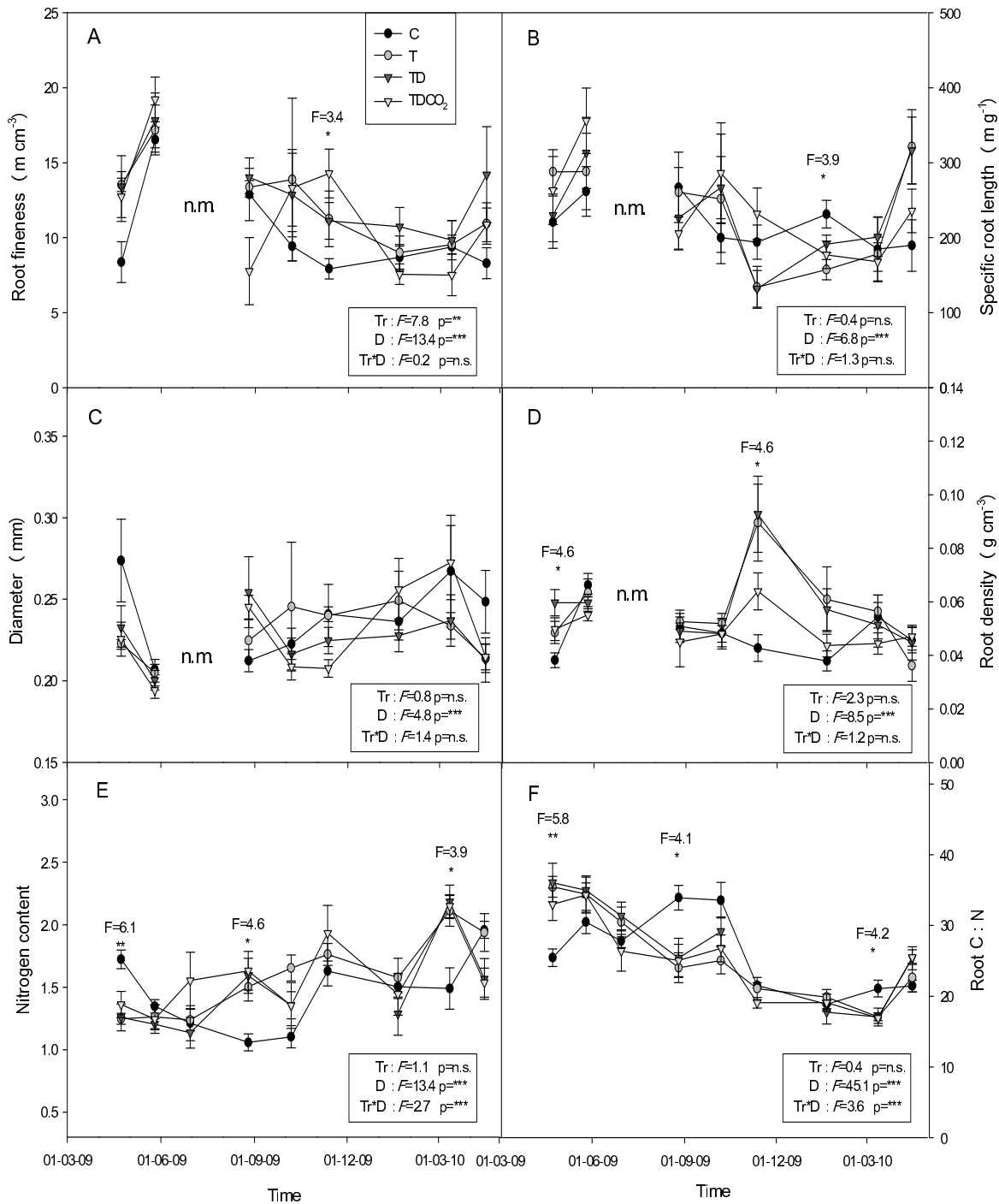


Figure 29 : Root (A) fineness (m cm⁻³), (B) specific root length (m g⁻¹), (C) mean root diameter (mm), (D) root density (g cm⁻³), (E) root nitrogen content (%) and (F) C : N ratio for root produced in ingrowth core realised between march 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Vertical bars correspond to standard error, n=5, n.m. (root morphology in third harvest was not measured), p (p value with n.s.: P>0.05; *: P<0.05; ***: P<0.001) and F (F-ratio) per date and for a split-plot model (Tr : Treatment, degree of freedom: 3, D : Dates, d.f. : 8, Tr*D, d.f. : 24).

As shown in Figure 29, Date had a strong effect on all morphological traits and chemical values. Moreover interaction between Date and Treatments have no significant effect excepted for root nitrogen content and C :N ratio. However, treatment had a significant effect

on fineness with an increasing of 26% for warmed site (12.6 m cm^{-3}) compare to control site (10 m cm^{-3}). Mainly we observed only few effect of climatic treatment.

In Spring 2009, warming has a tendency to increase root tissue density from 0.038 to 0.052 g cm^{-3} and fineness from 8.4 to 13.2 m cm^{-3} . However root diameter (0.23mm) and specific root length (250 m g^{-1}) did not change. Warming also decreased nitrogen content compare to control site from 1.72% to 1.28% (Figure 29).

At the second date in spring, mean root diameter decreased until 0.2mm and N content decreased until 1.34% and thus fineness and tissue density increased for C until 16.5 m cm^{-3} and 0.066 g cm^{-3} , respectively and there is no difference between treatments. Fineness increased also for warmed site until 19 m cm^{-3} but no difference is observed for root tissue density, specific root length, nitrogen content and C : N between first and second harvest (Figure 29).

Until summer 2009, no effect of treatment is observed for all morphological root traits. Between the third and fourth harvest in summer, growth in C is doubled from 0.81 to $1.67 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (Figure 28B) and N content decreased until 1.05% contrary to three other treatments in site 2 where growth decrease until $0.54 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ and N content increased until 1.57% . These change appeared simultaneously with the increase of evapotranspiration in May, June and July 2009.

In autumn and winter (2009-2010), root growth rate decreased until $0.27 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ with a low tendency of higher value for C and TDCO₂ compare to T and TD. Density and fineness stay constant with 0.05 g cm^{-3} and 9 m cm^{-3} , respectively. N content in C stay at 1.49% while it increased until 2.15% for treatments in warmed site. In the last harvest in spring 2010, root growth rate increased a new and TDCO₂ is higher ($1.15 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) than the other treatments ($0.67 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). However there is no difference for the others root characteristics.

Dynamic of soil respiration

Soil respiration measured during experiment simultaneously with ingrowth core harvests (Figure 30) presented a temporal dynamic (Date, $p < 0.001$). Soil respiration was highly correlated to soil temperature ($R^2 = 0.60$, $p < 0.001$) and was affected by climatic treatment ($p < 0.05$, Table 13). Soil respiration in TDCO₂ treatment was about $4.4 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ over the period compare to the three other treatment ($3.8 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

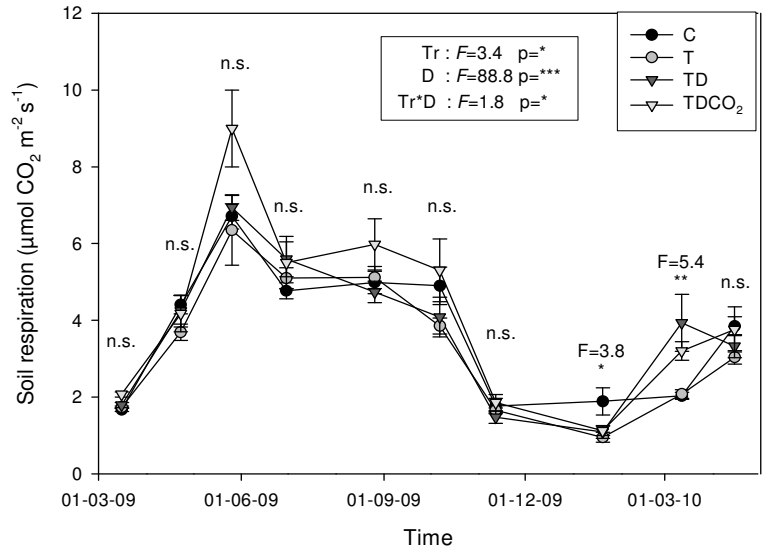


Figure 30 : Soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) between march 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Vertical bars correspond to standard error, $n=5$, p (p value with n.s.: $P>0.05$; *: $P<0.05$; ***: $P<0.001$) and F (F -ratio) per date and for a split-plot model (Tr : Treatment, degree of freedom: 3, D : Dates, d.f. : 8, Tr*D, d.f. : 24).

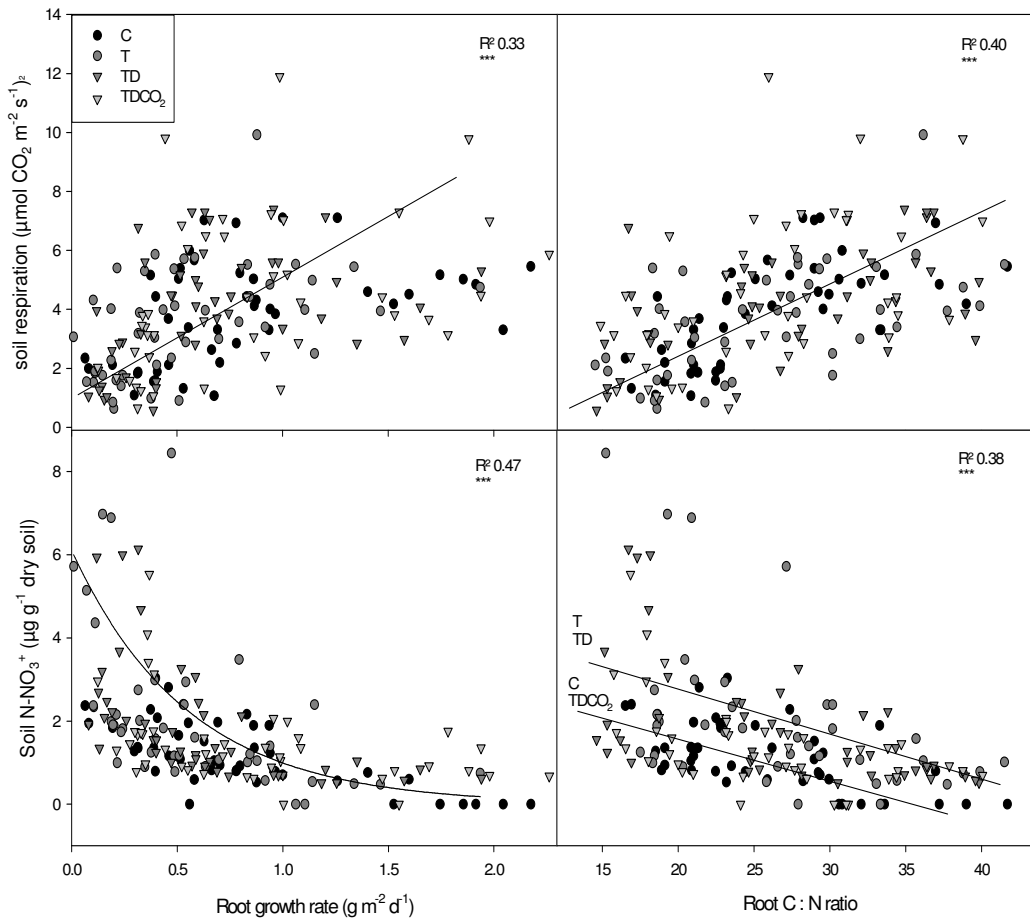


Figure 31 : Linear regressions between soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), root growth rate ($\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (d: days), soil NO_3^- ($\mu\text{g N g}^{-1}$ dry soil) and root C : N ratio in ingrowth core measured between march 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Line is linear regression or exponential decay for C, TDCO₂ and T, TD, $n=5$, R^2 is coefficient of determination (adjusted for degree free 137).

On figure 31, soil respiration, root growth rate, root C : N and soil nitrate content were significantly correlated ($R^2 > 0.33$, $p < 0.001$). First, soil respiration and root growth rate were measured on the same monolith but not on the same localisation. They are yet positively correlated whatever the treatments without any difference between regression lines (intercept and slope are not different between treatments). However TDCO₂ increased soil respiration of 16% compare to the three others treatments (Table 13). Concerning the relation between soil nitrate and root growth rate (exponential decay) (Figure 31), no difference were observed between climatic treatments. However, highest soil nitrate content were observed for lowest root growth rate observed for T and TD as in Table 13 and the opposite for lowest soil nitrate content for highest root growth rate for C and TDCO₂ ($R^2 = 0.47$, $p < 0.001$). A maximum of $\approx 8 \mu\text{gN-NO}_3^- \text{g}^{-1}$ of dry soil is measured in the soil when root growth rate is null and a maximum of $\approx 2 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ when soil nitrate content is null. No effect of treatment were observed for soil ammonium content and no relation between soil nitrate content and soil respiration were measured. As observed in Figure 31, root C : N ratio changed with time and treatment and this variation was positively linked with soil respiration ($R^2 = 0.40$, $p < 0.001$) and root growth rate (Figure 32) and negatively with soil nitrate content ($R^2 = 0.38$, $p < 0.001$, Figure 31). Root C : N ratio was never lower than ≈ 15 and higher than ≈ 40 . Treatment effect on regression lines observed between soil nitrate content and root C : N ratio indicated that at a same soil nitrate content, T and TD increased root C : N ratio while CO₂ decreased it. C and TDCO₂ were not different.

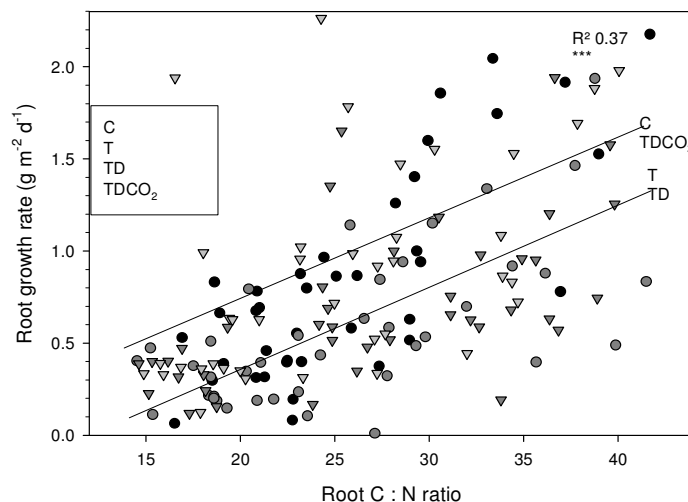


Figure 32 : Simple regression between root growth rate ($\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (d: days) and root C : N ratio in ingrowth core measured between march 2009 and April 2010 subjected to four treatments C, T, TD, TDCO₂. Line is linear regression for C, T, TD and TDCO₂, $n=5$, R^2 is coefficient of determination (adjusted for degree free 137).

Concerning the positive relationship (Figure 32, $R^2=0.37$, $p<0.001$) between root growth rate and root C : N ratio, climatic treatments also affected regression lines. Significant difference between treatment were found for intercepts but not for slopes as observed in the relationship between soil nitrate content ant root C :N ratio. With an equal C : N ratio, control had a higher root growth rate compare to T and TD and TDCO₂ is similar to C. With an equal root growth rate, T and TD increased their root C : N ratio compare to C and TDCO₂.

Discussion

A limited understanding of root responses remains one of the weakest links in predicting ecosystem responses to global change (Norby & Jackson, 2000). Studies in native grassland ecosystems have found an increasing, a decreasing and no change in root production under air warming (Fitter et al., 1996, 1998), water reduction (Frank et al., 2007 ; Bai et al., 2010) and elevated CO₂ (Arnone et al., 2000). Dynamic of young root traits were for the first time follow using ingrowth core method in a combined climate change experiment. Differences in potential root growth rate response linked to difference on morphological traits.

During this experiment between 2009 and 2010, warmed site was more windy than control site contrary to other years. Even with water input in T treatment, higher temperature and more windy conditions increased loss of water caused by higher evapotranspiration, which reduced soil water content (Carlyle et al., 2011).

After four years of climate change experiment, warming (C vs T) increased root fineness and root tissue density compare to control site (Table 12). Changes in root fineness could be a first root response to increased or at least compensated water and nutrient uptake (Aanderud et al., 2003). At the beginning of our ingrowth core experiment, root growth rate did not change between climatic treatments whereas initial root phytomass was different between treatment with lower root mass in T and TD compare to C and TDCO₂. It implies that after four years of climate change, potential root growth rate was not affected presumably due to morphological adaptations of root system with significantly higher root fineness, C :N ratio and lightly higher root tissue density in warmed site compare to control site. Then in spring and summer 2009, root growth rate decreased in warmed site (Figure 25B) when difference between rainfall and ETP is the highest (Figure 24). These decreasing appeared even if root morphological was changed with a reduction of root fineness.

As roots observed under warmed conditions were finest, we suspected a decreasing in root life span (Eissentat & Yanai, 1997 ; Pilon et al., 2011, submit). However mean residence time observed was not different between treatment despite a tendency to decrease. Simultaneously, finest root were more dense. It is known that higher root diameter and root tissue density are correlated to higher root life span (Ryser, 1996 ; Eissentat & Yanai, 1997 ; Wells & Eissenstat, 2001 ; Gill et al., 2002 ; Anderson et al., 2003 ; Lauenroth & Gill, 2003). Root tissue density is positively correlated to stele diameter, xylem vessel (Whal & Ryser, 2000) and probably to higher fibre and carbon content. Thus, the increasing of root tissue density under warmed conditions could explained the increasing of root C : N ratio and the

decrease in root growth rate. A reduction of root growth rate should decrease the amount of nitrate uptake in soil solution and thus it could increase root C :N ratio when N is limited. Nitrate and ammonium were similar in our first harvest (March 2009) to Barnard et al., (2004) in similar grassland ecosystems. Barnard et al., (2004) also found no effect of elevated CO₂ on ammonium soil concentration. However they found a 45% decrease of soil nitrate content under elevated CO₂. Whal & Ryser, (2000) also found that tissue density is negatively linked with growth rate for grass species. It could explain why the lower root growth rate was observed with an increasing of root tissue density under air warming. It suggested that plant community oriented strategy to maintain root tissue for a long time than produced more finest roots with low tissue density and a higher turnover.

Concerning the method “Ingrowth core” used to investigate the root response, Milchunas, (2009) concluded that there are several biases. An overestimation of root production could be due to the absence of competition in a free environment with an available soil water and nutrient pool and the potentially less compacted soil inside the core. But, Steingrobe et al., (2000, 2001) showed that root production in ingrowth core is not affected by a low soil density but negatively by higher soil compaction. By this way, we never filled soil core with high compacted root free soil. Furthermore, we assume that all roots were present in the core. We hypothesize that between two harvest root mortality was null. But, Steward & Frank, (2008) showed using Minirhizotron an important turnover of very fine roots. Furthermore, air warming and precipitation reduction could enhance risk and rate of root mortality (Fitter et al., 1996 ; Bai et al., 2010 ; Pilon et al., 2011, submitted). But ingrowth core is more representative of root production than a small area observed using Minirhizotron.

The main criticism of our experiment is the additional design (Bloor et al., 2010) that not allow us to distinguish the effect of temperature and summer precipitation reduction because it is simulated under warmed conditions. The combined effect of elevated temperature and summer precipitation reduction were similar from elevated temperature treatment that received same amount of precipitation than in control site, because a 20% summer precipitation reduction is insufficient to accentuate the temperature effect when it is considered as a single driver. Yet, reduced amounts of precipitation mostly restricted aboveground plant growth (for example, Oomes & Mooi, 1981 ; Silvertown et al., 1994 ; Lane et al., 2000a ; Lane et al., 2000b ; Holub, 2002). However, contradictory data on root growth and belowground biomass have indicated that both increased root biomass (Bakker et al., 2006 ; Qaderi et al., 2006) and a decline in root production (Hayes & Seastedt, 1987 ; Peek et al., 2006 ; Fiala et al., 2009) occurred in dry conditions.

Under elevated atmospheric CO₂ concentrations, root growth rate increased until the same level as control. This could be explained by a decreased stomatal conductance and a better water use efficiency that allows to maintain higher soil water content than in T and TD. We always observed finest root under elevated CO₂. However in TDCO₂ mean residence time had a tendency to be lower ($p < 0.1$). In higher atmospheric CO₂ concentration conditions, carbon seems to be not limited and plants produced always more fine roots but with a lower life span. Thus the increasing of root production allow plant to uptake more nitrate in soil solution explaining why soil nitrate content was as low as in control site. Moreover soil respiration only increased under TDCO₂ treatment compare to the three others treatments. Thus we suggest two main hypothesis. First, under elevated atmospheric CO₂ concentration, exudation increased (Pendall et al., 2004) and thus soil respiration increased caused by higher heterotrophic activities (data not published, under TDCO₂ decomposition rate increased, Chapitre suivant). Moreover, soil water was slightly increased by TDCO₂, favouring heterotrophic activity in dry conditions (Yan et al., 2010). However, we did not measured rhizodeposition in our experiment. Secondly, elevated CO₂ increased production of root with a lower life span and thus root activities and decomposition were accelerated. Furthermore, warming induced finest root, also observed under TDCO₂. The increasing of soil respiration could be the consequence of more fine root for which respiration rate should be higher than coarse root (Ryser, 1998 ; Reich et al., 1998 ; Bahn et al., 2006).

Thus, different root responses to climatic treatments during our experiment explained differences observed on Figure 28A in cumulative production. Due to decreasing of root growth rate ($0.55 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), we observed a highly significant negative effect of air warming on cumulative root production ($\approx 200 \text{ g m}^{-2}$), no effect of summer precipitation reduction. As root growth rate increased with elevated CO₂ ($0.85 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), it allowed to compensate root production compared to our control with $\approx 320 \text{ g m}^{-2}$ over 395 days. For year 2009, it is in accordance with aboveground production on our experiment. Difference between climatic treatments were observed between short term with a positive effect of warming and long term with a negative effect of warming contrary to elevated CO₂ which tend to lightly compensate the production on long term (Bloor et al., 2010 ; Cantarel et al., 2011 submitted, Cantarel, 2011).

Moreover changes in root dynamics in response to climate change are not only influenced by abiotic factors (e.g., temperature, moisture) but they also depend from biotic parameters (e.g., gross ecosystem productivity, species diversity...) and their interactions. Elevated atmospheric CO₂ could affect the proportion of different functional groups

(Teyssonneyre et al., 2002 ; Cantarel, 2011) however climate change with elevated CO₂, air warming and summer precipitation reduction seems to have no effect on species richness and only a small reduction of proportion of grasses functional group in aid of legumes (Cantarel et al 2011, submitted). So root response in our experiment should mainly depend of abiotic factors. This implies that the shift in morphological traits observed in our study did not reflect a changing in species composition, but rather a changing in root morphology per specie as observed by Bjork et al., (2007). Effect of air warming appeared as the main driver on root compartment with an important effect on root morphology to response to water stress caused by higher evapotranspiration. Elevated atmospheric CO₂ concentration allowed to produce more roots with lower mean residence time that compensate in trem of production, negative air warming effect.

Anderson et al., (2010) expressed the needed of more field experiments that measured more root parameters (chemical composition, morphology) to understand the mechanisms that will determine the role of belowground carbon sinks as CO₂ atmospheric concentration and air temperature continue to increase throughout this century. However root dynamic will be also affected by projected global warming, and by the increased incidence of extreme climatic events, such as heat-waves and droughts (Ciais et al., 2005).

Acknowledgements

We thank Patrick Pichon for technical contributions. This study received financial support via a doctoral fellowship from the Region Auvergne and the INRA (EFPA Department) awarded to RP and the EC FP6 'NitroEurope-IP' project. I thank Bloor Juliette and Maire Vincent for helpful in questioning and English redaction.

Fonctionnement et morphologie racinaire

Résultats :	<ul style="list-style-type: none">- Dynamique saisonnière observée- Réduction du taux de croissance par le réchauffement- Stimulation du taux de croissance par l'augmentation du CO₂- Temps de résidence moyen faiblement affecté- Racines plus fines et plus denses sous réchauffement pour résister aux conditions plus sèches- Respiration du sol stimulée sous CO₂- Renouvellement des racines plus accentué sous changement climatique
Avantages :	<ul style="list-style-type: none">- Première fois que la dynamique des traits racinaires est suivie en prairie sous changement climatique- Permet des liens processus, fonctionnement
Inconvénients :	<ul style="list-style-type: none">- Dispositif additif- Perturbation du système, effet du milieu (sol sans plante)- Racines jeunes, mortalité inconnue (estimée nulle)
Perspectives :	<ul style="list-style-type: none">- Etudier le profil plus complet- Couplage isotopique pour plus d'informations sur le renouvellement des racines et des litières (Stand et al., 2008)- Respiration racinaire

La méthode Minirhizotron a été comparée entre Avril 2009 et 2010 (ANNEXE 5) à celle de l'ingrowth core, présentée dans ce Chapitre et des corrélations positives significatives sont trouvées mais montrant une grande variabilité. Les dynamiques observées entre le potentiel de croissance exprimé dans l'ingrowth core et dans le Minirhizotron sur une plus faible surface ne coïncident pas toutes (C $R^2=0.15$, T $R^2=0.88$, TD $R^2=0.40$, TDCO₂ $R^2=0.49$, global $R^2=0.38$). Ceci confirme l'importance de l'utilisation de méthode complémentaires permettant de répondre à des questions différentes car chacune de ces méthodes possède ses avantages et ses inconvénients (Milchunas, 2009).

6^{ème} Chapitre : PARTIE 3

Décomposition racinaire

La décomposition en tant que processus clé du stockage de carbone dans le sol, a été étudiée sous changement climatique (facteurs abiotiques) ainsi que le rôle des différents groupes de décomposeurs de la communauté du sol dans ce processus. Pour cela, la décomposition racinaire a été suivie sur une année avec des contraintes abiotiques (changement climatique) et des « filtres » biotiques pour séparer les différents groupes de décomposeurs par une expérimentation en litter bags.

Cette partie fera l'objet d'un article encore non soumis.

Interactive effects of decomposers with climate determine litter decomposition in grassland in response to global change

Pilon, R., Klumpp, K., Birbis, P., Picon-Cochard*, C.

INRA, UR874, Grassland Ecosystem Research Team, 234 Avenue du Brézat, F-63100

Clermont-Ferrand

**Corresponding author* : Catherine Picon-Cochard, tel.: + 33 473 62 45 84; Fax: + 33 473 62 44 57; e-mail picon@clermont.inra.fr

Abstract

Plant litter decomposition plays a major role in carbon and nutrients cycles of terrestrial ecosystems. In grassland, root decomposition corresponds to the main carbon and nutrient inputs into the soil. Changes of climate conditions, litter quality and diversity of microbes and micro fauna decomposers are key actors of organic matter decomposition. Here, we report the impacts of future climate scenario (+3.5°C, -20% summer precipitations, +200ppm atmospheric CO₂) and decomposers communities on root litter decomposition. In our experiment litter bags filled with grassland roots were incubated over a year in grassland monoliths exposed to four climate treatments (C=Control, T=Temperature, TD=temperature + summer precipitation reduction, TDCO₂=temperature + summer precipitation reduction + elevated atmospheric CO₂).

To test whether root decomposition is directly controlled by climate change or indirectly by changes in decomposers communities, three mesh sizes were used to separate microflora (5µm), of microflora + microfauna (50µm), microflora + microfauna + mesofauna (1000µm). Our results show that decomposer communities are differentially affected by climate change through a combination of direct and indirect effects. Microflora appeared to be sensitive to each climatic drivers and that the presence of micro and meso fauna accelerated decomposition of lignin. Our results show that microflora and mesofauna were directly affected by warming, leading an accelerated litter decomposition. The climate change scenario (TDCO₂), temperature, summer precipitation reduction and CO₂ further increased decomposition rate through increased activity mesofauna, presumably due to indirect effects of the increasing of rhizodeposition and changes in soil decomposer communities.

Key words: NDF, ADF, ADL, temperature, CO₂, drought

Introduction

Since we know that biological processes control and steer the ecosystems C balance, feedbacks, between carbon cycle and climate, have received more and more our attention (Heimann & Reichstein 2008 ; Chapin et al., 2009). Large quantities of carbon are stored in living vegetation and soil organic matters and their release would have a serious impact on climate–ecosystem feedbacks that might amplify or dampen climate change. A climate stabilization can be partly achieved by enhancing carbon sequestration potential, whereby recent studies underline the role of grasslands and their C sequestration potential to mitigate green house gases emissions from agriculture (Soussana et al., 2007 ; Schulze et al., 2009a, b).

In grasslands, carbon storage is principally below ground (Balesdent & Balabane, 1996) as up to 60% of net primary productivity is allocated to root growth (Seastedt, 1988; Milchunas & Lauenroth, 1992 ; Personeni & Loiseau, 2004). Moreover, in managed grassland ecosystems, most aboveground biomass is exported (i.e by cutting and grazing), leading to a higher root : shoot ratio compared to the others ecosystems (Mokany et al., 2006). Root litter decomposition is ,thus, a key process for both, to sequester and to lose carbon (i.e. microbial decomposition, heterotrophic respiration).

On annual basis, grasslands (EU-25) have been reported, sequester up to $0.57 (\pm 0.34)$ tC ha⁻¹ (Schulze et al., 2009a) and emit up to 10 times the amount of carbon C they store (0.58 to 19.8 tC ha⁻¹; Bahn et al., 2008), whereas 50% may be attributed to decomposition processes (i.e. heterotrophic respiration). Decomposition processes, are mainly mediated by three variables: climatic drivers such as temperature, soil moisture (Anderson, 1991) and atmospheric CO₂ concentration (Melillo et al., 1982 ; Melillo, 1983 ; Coûteaux et al., 1991 ; Cotrufo et al. 1994 ; Kemp et al. 1994 ; Dukes & Field, 2000), resource/litter quality (Swift et al., 1979 ; Melilo, 1983 ; Taylor et al., 1989) and macro-organisms (i.e., earthworms, nematodes, collembola, mites) and micro-organisms (e.g. protozoa, fungi and bacteria) (Bradford et al., 2002 ; Kampichler & Bruckner, 2009). While the role of climatic drivers and litter quality (e.g. C :N ratio, chemistry and composition) on litter decomposition have been well studied, less is known about impact of trophic interactions within the decomposer community (see Wardle et al., 2004, 2006 ; De Deyn et al., 2008) and their sensitivity to climate. Others studies have demonstrated that soil animals, including collembolans, mites, nematodes, earthworms...and their interactions with soil microorganisms, typically stimulate decomposition, measured as rates of litter mass loss and C mineralisation (Anderson et al.,

1983 ; Bardgett et al., 1993 ; Cole et al., 2000 ; Wall et al., 2008). Understanding the effects of climate change on their ecology offers a first step towards meaningful predictions of changes in soil organic carbon mineralisation.

Litter decomposition, is most affected by large scale variation in climate (e.g. mean annual temperature, Aerts, 1997), whereas at a local scale microclimate (e.g. soil moisture) controlled decomposition rate (Bryant et al., 1999). Concerning climate, temperature appears as the main driver of root decomposition (Silver & Miya, 2001), but counteracts with soil water content : rising temperature increases decomposition rate at moderate soil moisture (e.g. arid ecosystems), whereas for temperate ecosystems, temperature driven increases in decomposition rate are slower due to high values of soil water content (Murphy et al., 1998). Between precipitation and temperature, it is, however, still unknown which climate variables may best explain decomposition on continental and regional scales, such as grasslands (Bontti et al., 2009). Elevated atmospheric CO₂ concentration has been shown to indirectly increase decomposition rates through stimulated plant growth and subsequent rhizodeposition that promotes microbial activity (Pendall et al., 2004). Whereas increases in carbon input due to elevated CO₂ will reduce C losses (Smith et al., 2005).

Litter quality is a second main factor regulating decomposition and may appear as a better predictor compared to climatic variables (Silver & Miya, 2001 ; Smith & Bradford, 2003 ; Bontti et al., 2009). In grasslands, litter quality can be defined by its root morphology which integrates chemical and physical properties according to plant growth strategy (e.g. Berendse & Elberse, 1989 ; Boot, 1989 ; Boot & Mensink, 1990 ; Van der Krift et al., 2001 ; Personeni & Loiseau, 2004, 2005) where fast growing, short living roots are easily decomposable due to their low lignin and cellulose content in contrast to long living, slow growing roots (Wardle et al 2004 ; Bardgett et al., 2008). Root litter quality (e.g. C :N) is also influenced by abiotic variables such as an elevation of atmospheric CO₂ concentration (Gorissen et al., 1995 ; Norby et al., 2001 ; Weatherly et al., 2003) with an increasing of C :N ratio and lignin content. Chemical litter composition affect decomposition rates as followed : first, loss of soluble component which will be followed by hemi- and cellulose and at last recalcitrant component (e.g. lignin) (see Chapin et al., (2002), where in general higher lignin contents (i.e. low C :N ratio) slow down decomposition processes (Silver & Miya, 2001 ; Austin et al., 2009).

Interactions between litter quality and climatic drivers were studied for a gradient of temperature and soil moisture (Murphy et al., 1998, Silver & Miya, 2001), showing that percent lignin was the best predictor combining litter quality and climatic variables (Bontti et

al., 2009). For homogeneous litter quality, however, annual precipitation seems to be the best predictor. Interaction between litter quality, climatic drivers and elevated atmospheric CO₂ on quality have been barely reported for temperate grasslands, while results of arctic grass suggest that below-ground decomposition is likely to increase as an effect of climate change. However the complexity of the decomposition processes related to interactions between climate and litter quality, makes it difficult to evaluate the relative importance of factors involved in litter decomposition, as climate may affect both litter quality through changes in plant community composition and decomposers activity and community.

Our study focus on the impacts of combined climate drivers (i.e. air warming, reduced rainfall and elevated CO₂) on decomposer community and subsequent decomposition rate of root litter in grasslands. We test the hypothesis that decomposition rate is controlled directly by climate drivers and indirectly by changes in decomposers community. Here we concentrate more on functional processes by different decomposers community meso/marco faune and micro flore/faune. We hypothetise that temperature will increase decomposition rate independent of decomposer community.

Materials & Methods

Site description, experimental design and treatments

Experimentation was carried out as part of a climate change experiment on permanent grassland comprising 20 mini-FACE systems (1.4m diameter) described in details by Bloor et al., (2010). The experiment had an additional design with 4 treatments and five replicates (FACE-rings) per treatment and was conducted at two close by sites, differing in mean annual temperature (8.7 and 12.4°C for site 1 and 2), and mean annual precipitation (780 and 575 mm for site 1 and 2). Following four treatments were applied: control (C, site 1), temperature with rainfall as control treatment (T, site 2), temperature and summer precipitation reduction (TD, site 2), temperature, summer precipitation reduction and elevated atmospheric CO₂ (TDCO₂, site 2). Whereby mean annual warming of 3.5°C was provided by the altitudinal gradient between site 1 and 2 (520m); summer precipitation reduction (June, July and August) by intercepting 20% of rainfall with plastic roofs at 1.2m above monoliths (during rainfall events) and elevated CO₂ (ambient+200ppm) using mini-FACE system (following Miglietta et al., 2001).

The climate change experiment was setup in 2005, by setting 4 monoliths (each 0.5m*0.5m, 0.4m deep) per FACE-ring. Prior to set up, the, in total 80 monoliths were extracted from permanent upland grassland subjected to low-intensity sheep grazing for 15 years (Louault et al., 2005). The grassland was dominated by grasses (*Agrostis capillaris*, *Elytrigia repens*, *Festuca arundinacea*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*), forbs (*Stellaria graminea*, *Veronica chamaedrys*) and legumes (*Vicia sativa*) and was a Cambisol developed on granite (58.6% sand, 19.4% silt, 20% clay, 2% organic matter, C :N = 9.8) with a pH of 6.2.

During experiment, climatic variables (temperature, °C, rain fall, mm, global radiation, W m⁻², wind speed, m s⁻¹, atmospheric CO₂ concentration, ppm) were recorded and collected using two automatic data logger located in sites 1 and 2 (Campbell Scientific, UK).

Litter decomposition

The litter decomposition experiment was conducted with coarse root litter (<2mm) of a maximum length of 2cm, originating for the same grassland site where monoliths were extracted. Root litter (1.5±0.1g dry matter) was filled in litter bags (5*10cm) of three mesh sizes (5, 50, 1000µm) to separate communities : microflora (<5µm); microflora and microfauna (<50µm, i.e. Bacteria, Fungi, Nematoda, Protozoa) and microflora, microfauna

and mesofauna (<1000µm i.e. Bacteria, Fungi, Nematoda, Protozoa, Collembola, Acari). Choose of litter mesh bags was based on Swift et al., (1979) and Chapin et al., (2002) with 1000µm mesh size which represents the most common size of bags (Kamplicher & Bruckner, 2009) with almost all actors of decomposition process excepted earthworms, 50µm which represents the microfauna and microflora with the exclusion of mesofauna that are responsible of organic matter fragmentation and 5µm mesh that represents microflora with the exclusion of microfauna that are mainly the predators of microflora that are consider as the main actor of organic matter decomposition. The experimental approach did not allow to study changes in decomposer community, but activity. We assumed a constant community during experiment. In April 2009, 90 litterbags (30 bags per mesh size) were placed at the 5-10cm top soil layer of the four treatments (C, T, TD, TDCO₂). During experiment, litter bags were harvested at 1, 2, 4, 6, 8, 12 months after insertion.

Chemical analyses

At each harvest date samples were oven-dried (48h at 60°C) and weighted to obtain dry mass remaining. For litter bags of 1mm mesh size samples were washed prior to drying to removed soil from root. Dried samples were milled at 1mm (Cyclotec, FOSS TECATOR, Höganäs, Sweden) and fiber analyses were performed (Fiberac, Ankom based on Van Soest et al., 1963) to obtain Neutral Detergent Fiber (NDF), Acid Detergent Fiber (ADF), Acid Detergent Lignin (ADL) and ash content (i.e.muffle furnace for 12h at 550°C). Total carbon (C) and nitrogen (N) contents of the entire samples were determined by elemental analysis (CarloErba, Milan, It). All chemical analyses were expressed as percentage of remaining mass.

Statistical analyses

Root litter decomposition was determined by an exponential decay function $L(t) = L_0 \exp(-kt)$ in degree-day. To analyse decay in degree days, statistics were based on k-value only, as temperature was different between treatments. To investigate the role of climate treatment (Tr), mesh size (M), and dates (D) on root litter structural components (further called RSC: Mass, NDF, ADF, ADL, C and N content, ADL : N, C : N) we used a three-way analysis of variance (ANOVA). Full interaction linear models with three fixed, discrete factors (Tr, M, D) were constructed, per FACE-ring (replicate) nested in treatment. RSC remaining at the end of decomposition experiment and decay constants (k) were analyzed with a two-way, split-plot model ANOVA in which Tr and M as main effects were tested. Replicate was nested within treatment and was considered as a random factor. When necessary, data was log-

transformed prior to analysis to satisfy Shapiro–Wilk’s test of normality. Significant ANOVAs were further tested with a Tuckey’s honestly (hsd) test for multiple comparisons of means. Statistical analyses were performed using Statgraphics Plus 4.1 (Statistical Graphics Corp., Rockville, Maryland, USA).

Results

Weather conditions

Over the study period (≈ 356 days) (Table 14), daily mean air temperature was 8.3 and 11.7°C for site 1 and 2. Monthly difference between study sites was on average $3.4 \pm 0.2^\circ\text{C}$, with difference in of degree day sums (dd) of 1064 dd. Between 13/12/2009 and 15/03/2010, air temperature was below zero during 52 and 35 days at site 1 and 2, respectively. During experiment, site 1, control treatment, had an annual precipitation of 691mm. During summer 2009, the two reduced rainfall treatments (TD & TDCO₂) receive 216mm rainfall which was $\approx 21\%$ less than the C (278mm) and T treatment (275mm).

Table 14 : Climate data with rainfall (mm), sum of degree days and mean air temperature between each harvest date (Days: number of days between two dates) for both site (Theix and Crouël and Treatment C, T, TD and TDCO₂)

Date	Days	N° harvest	Precipitation (mm)			Sum of degree days		Mean air temperature	
			Theix (C)	Crouël (T)	Crouël (TD & TDCO ₂)	Theix	Crouël	Theix	Crouël
26/05/2009	32	1	85.2	94.6	94.6	384	495	12.0	15.5
30/06/2009	35	2	73.2	60.8	60.8	481	620	13.7	17.7
07/09/2009	69	3	215.6	219	160.6	1143	1363	16.6	19.8
03/11/2009	57	4	79.4	74.4	74.4	616	792	10.8	13.9
20/01/2010	78	5	116.2	112.4	112.4	304	487	2.5	5.6
15/04/2010	85	6	121.6	121.8	121.8	269	504	1.6	5.4
			691.2	683	624.6	3198	4262		

Decomposition process

Figure 30 shows litter decomposition (percentage of remaining mass) for the three mesh sizes (1000 μm : Microflora + Microfauna + Microflora, 50 μm : Microflora + Microfauna and 5 μm : Microflora+ bacteria) and four climate treatments C, T, TD, TDCO₂ expressed in days and in degree days. Litter decomposition was markedly affected by treatment, mesh size and date and by the interactions mesh*date and treatment*date from the third sampling date until the end (Figure 33a, b, c, Table 15). For the 1000 μm mesh size, remaining litter mass declined fastest in the TDCO₂ followed by T and TD and slowest for the control treatment (C). At the 50 μm mesh, temperature treatments (T, TD, and TDCO₂) had a higher mass loss compared to the control, while in the 5 μm mesh, the summer precipitation reduction combined to temperature treatments (TD, TDCO₂) lost litter mass faster than temperature solely (T) and control, respectively. An additive effects of the summer precipitation reduction combined to air warming and CO₂ compared to the summer precipitation reduction combined to air

warming was solely observed at mesh size 1000 μ m and for some dates at the fine mesh size 5 μ m. Expressed in degree days, independent of mesh size, no difference of decomposition is observed between C, T and TD (Figure 33d, f, g). The only markedly effect was found under TDCO₂ and mesh size 1000 μ m, where mass loss was accelerated (i.e. 21% less litter mass than C, T and TD) in the second year of experiment, pointing to a change in decomposition functioning (Figure 33d).

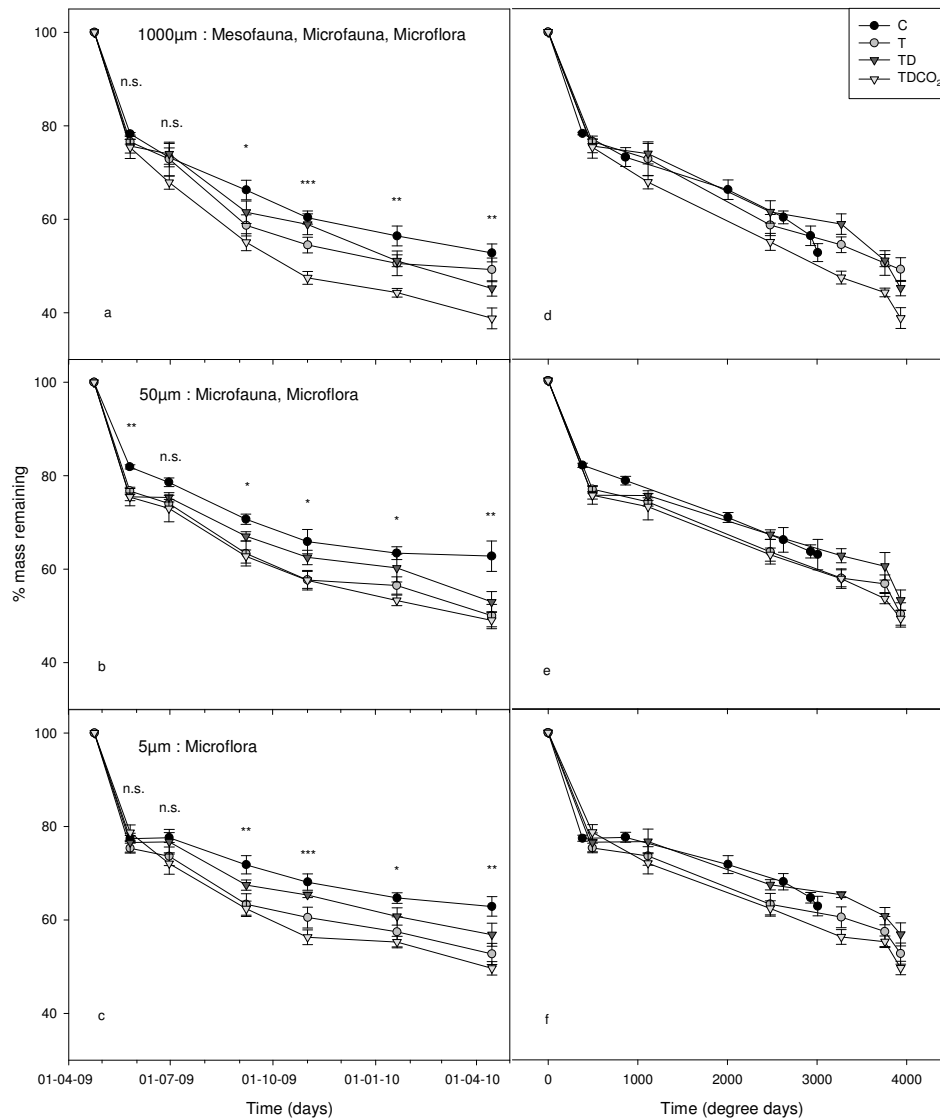


Figure 33 : Percentage of remaining mass during litter bags incubations for three mesh size (1000 μ m : Microflora + Microfauna + Microflora, 50 μ m : Microflora + Microfauna and 5 μ m : Microflora) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ expressed in days (a,b,c) or in degree days (d, e, f) (vertical error bar: standard error; n=5).

The decay constant k allows to integrate all decomposition process and to focus differences in mesh sizes and climatic drivers. For all climatic treatments, decomposition rates were in average 20% higher using litterbags with a coarse mesh size (1000 μ m) compared to the finer mesh sizes. Concerning treatment effects, independent of mesh size, temperature

increased decomposition rate by 32, 42 and 46% (1000µm, 50µm and 5µm) compare to the control (Figure 34). However, additional reduction of precipitation (TD) had no supplementary effect on decomposition processes. The addition of elevated atmospheric CO₂ (TD vs TDCO₂) increased decomposition rates by 24 and 32% for mesh size 1000 and 5µm (Figure 34).

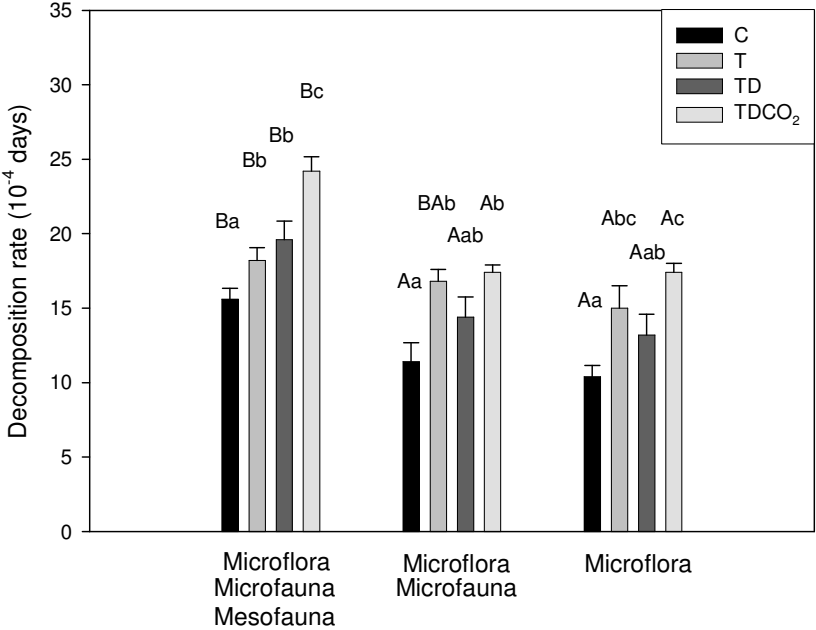


Figure 34 : Decomposition rate k (10⁻⁴ days) calculated using exponential decay (Olson, 1963) of proportion of biomass remaining after litter bags incubations with three mesh size (1000µm : Microflora + Microfauna + Microflora, 50µm : Microflora + Microfauna and 5µm : Microflora) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (a,b are rank for the treatment effect p<0.05; error bar: standard error; n=5).

Table 15 : P (P value with n.s.: P>0.05; *: P<0.05; *: P<0.0001) and F (F-ratio) of split-plot model ANOVA for different data (% of mass, NDF, ADF, ADL, N, C remaining (relative value from initial) and two ratios ADL : N and C : N) with different factors Climate treatment (Tr), Mesh size (M), and Dates (D) and interactions Tr*M, Tr*D, M*D and Tr*M*D. Plot replicate (ring) was nested within placement and was considered a random factor.**

	Data	Mass		NDF		ADF		ADL		N		C		ADL : N		C : N	
	d.f.	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Treatment (Tr)	3	67	***	31	***	37	***	20	***	0.9	***	4.8	***	0.6	n.s.	2.8	*
Warming	1	10.8	*	8.1	*	7.6	*	7.7	*	1.4	n.s.	7.6	*	0.1	n.s.	0.3	n.s.
Drought	1	1.2	n.s.	0.6	n.s.	0.5	n.s.	1.7	n.s.	0.4	n.s.	0.7	n.s.	0.1	n.s.	0.1	n.s.
CO ₂	1	8.1	*	3.8	n.s.	2.1	n.s.	2.7	n.s.	1.1	n.s.	7.6	*	0.1	n.s.	0.1	n.s.
Climate change	1	17.8	**	11.2	**	8.1	*	8.7	*	2.1	n.s.	10.9	*	0.1	n.s.	0.3	n.s.
Mesh size (M)	2	62	***	32	***	40	***	48	***	0.6	***	3.3	***	3.4	*	0.8	n.s.
Date (D)	5	332	***	193	***	224	***	55	***	15	***	0.1	***	6	***	18	***
Tr*M	6	2	n.s.	1.2	n.s.	1.4	n.s.	2	n.s.	1.5	n.s.	0.2	n.s.	0.8	n.s.	1.9	n.s.
Tr*D	15	2.6	**	1.8	*	2.1	**	3.2	***	1.3	***	1.3	***	1.6	n.s.	1.4	n.s.
M*D	10	3	**	0.4	n.s.	1.2	n.s.	2.7	**	5.7	***	0.8	**	4.5	***	6.4	***
Tr*M*D	30	0.4	n.s.	0.5	n.s.	0.7	n.s.	1.3	n.s.	1.5	**	0.7	n.s.	1.6	*	1.6	*
Model			***		***		***		***		***		***		***		***
R ²			0.8		0.8		0.8		0.6		0.6		0.8		0.2		0.3

d.f. is degree free of each factor, Model shows the significant of model and R² is coefficient of determination for each variables.

Litter quality evolution

Initial litter quality (root structural components, RSC) were similar for all litter bags having 74.8, 41.0, 13.2, 1.56, 45.4 % of NDF, ADF, ADL, N, C content, with an ADL:N ratio of 8.5 and a C:N of 29.1 (Table 16). Litter decomposition was markedly affected by treatment (Tr), mesh size (M) and sampling date (D) and interactions. Concerning RSC, the lowest value were found in the coarse mesh size (1000µm) compare to the two finer mesh sizes (Table 15). Excepted for N content at 50µm, warming decreased amount or RCS at fine mesh sizes, showing a reduction of 12.5 to 21.5% at 5µm and for 22 to 26% at 50µm mesh size. Interestingly, using litterbags of coarse mesh size, RCS were not affected by warming. Except N content which decreases of 17%. Additional precipitation reduction solely increased lignin (ADL, +17%) and N (+20%) content of the finest mesh size (5µm). An increase in CO₂, affected ADL content with a markedly decrease of 20%. Compared to control, climate change drivers (TDCO₂) affected all RSC variables. However, the two ratios ADL:N and C:N were neither affected by treatments nor mesh size. Interestingly, no interactions have been observed between mesh size and climatic driver treatments on amount of RSC's (Table 15).

Comparison of decomposition rates (k) showed that, when using a fine mesh size (50 μ m, 5 μ m) cellulose and hemicelluloses (NDF, ADF) was decomposed faster under warming (T, TD and TDCO₂) (Figure 35). Additional water stress and elevated CO₂, however, had no further effect on those decomposition rates. Using a coarse mesh size, NDF- and ADF-decomposition rates increased markedly under the coupled drivers warming/water stress what ever CO₂ concentration was offered (TD, TDCO₂). Accordingly, under warming/water stress (and CO₂) cellulose and hemicellulose decomposition may be accelerated the presence of mesofauna.

Table 16 : Mean \pm se (standard error; n=5) of % of mass, NDF, ADF, ADL, N, C remaining (relative value) and two ratios ADL : N and C : N for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ with three mesh size (1000 μ m : Microflora + Microfauna + Microflora, 50 μ m : Microflora + Microfauna and 5 μ m : Microflora) at initial (April 2009) and final date (April 2010), small letters correspond to multiple range test for the effect of climatic treatment for one mesh and one variable.

Mesh Size	Treatment	Date	mass	NDF	ADF	ADL	N	C	ADL : N	C : N
		Initial	100	74.8 \pm 1.1	41 \pm 0.7	13.2 \pm 0.3	1.56 \pm 0.045	45.4 \pm 0.2	8.5 \pm 0.3	29.1 \pm 0.4
5 μ m	C	Final	62.9 \pm 2.1a	43.9 \pm 1.5 a	26.7 \pm 1 a	13.6 \pm 0.6 a	1.29 \pm 0.042 a	29.3 \pm 0.8 a	10.6 \pm 0.3	22.8 \pm 0.8
	T	Final	52.7 \pm 2.2 bc	34.5 \pm 3.4 b	20.3 \pm 1.7 b	10.7 \pm 0.8 b	1.05 \pm 0.094 b	23.1 \pm 1.8 b	10.4 \pm 0.8	22.1 \pm 1.1
	TD	Final	56.9 \pm 2.5 ab	36.8 \pm 3.4 ab	22.1 \pm 1.7 b	12.6 \pm 0.4 a	1.26 \pm 0.040 a	25.4 \pm 1.5 b	10.1 \pm 0.5	20.2 \pm 1.0
	TDCO ₂	Final	49.6 \pm 1.4 c	34.3 \pm 1.2 b	20.5 \pm 0.6 b	10.5 \pm 0.4 b	1.07 \pm 0.049 b	22.7 \pm 0.7 b	9.9 \pm 0.4	21.4 \pm 0.6
50 μ m	C	Final	62.8 \pm 3.3 a	45.2 \pm 3.2 a	25.6 \pm 1.6 a	13 \pm 0.8 a	1.18 \pm 0.104	29.3 \pm 1.6 a	11.1 \pm 0.5	25.4 \pm 1.3
	T	Final	50.1 \pm 2.4 b	34.4 \pm 2.6 b	19.9 \pm 1.1 b	10.3 \pm 0.5 b	1.05 \pm 0.058	22.5 \pm 1.0 b	9.9 \pm 0.6	21.6 \pm 1.1
	TD	Final	53 \pm 2.2 b	32.8 \pm 3.8 b	19.1 \pm 1.7 b	10.1 \pm 0.5 b	1.12 \pm 0.064	23.3 \pm 1.1 b	9.1 \pm 0.7	20.8 \pm 1.0
	TDCO ₂	Final	49.1 \pm 1.8 b	33.1 \pm 2.6 b	19 \pm 1.2 b	9.8 \pm 0.6 b	1 \pm 0.066	22.2 \pm 0.6 b	9.9 \pm 0.4	22.5 \pm 1.0
1000 μ m	C	Final	52.8 \pm 1.9 a	36.5 \pm 2 a	20.9 \pm 1 a	10.6 \pm 0.3 a	1.07 \pm 0.025 a	24 \pm 1 a	9.9 \pm 0.3	22.4 \pm 0.8
	T	Final	49.2 \pm 2.5 ab	32.7 \pm 2.3 ab	19.1 \pm 1.3 ab	9.6 \pm 0.6 ab	0.98 \pm 0.043 b	22 \pm 1 ab	9.8 \pm 0.6	22.5 \pm 0.8
	TD	Final	45.2 \pm 1.6 b	29.5 \pm 2.2 ab	17 \pm 0.9 bc	9.3 \pm 0.4 b	0.92 \pm 0.072 b	20.2 \pm 0.7 bc	10.2 \pm 0.7	22.3 \pm 1.5
	TDCO ₂	Final	38.8 \pm 2.2 c	26.1 \pm 3.2 b	15 \pm 1.3 c	7.4 \pm 0.4 c	0.76 \pm 0.056 b	17.4 \pm 1.1 c	9.8 \pm 0.3	23.0 \pm 0.8

Decomposition rate of lignin (ADL) (Figure 35) was the most affected by climatic treatments. Interestingly, warming and water availability did not affect lignin decomposition when using a coarse and a medium mesh size (1000 μ m and 50 μ m). Solely TDCO₂ was found to increase lignin decomposition in the coarse mesh size litterbags. Warming and water stress (TD), however, reduced markedly the decomposition rate of lignin in fine mesh size (5 μ m) with a decomposition rate up to 9 times higher in the T and TDCO₂ treatment compare to T and C.

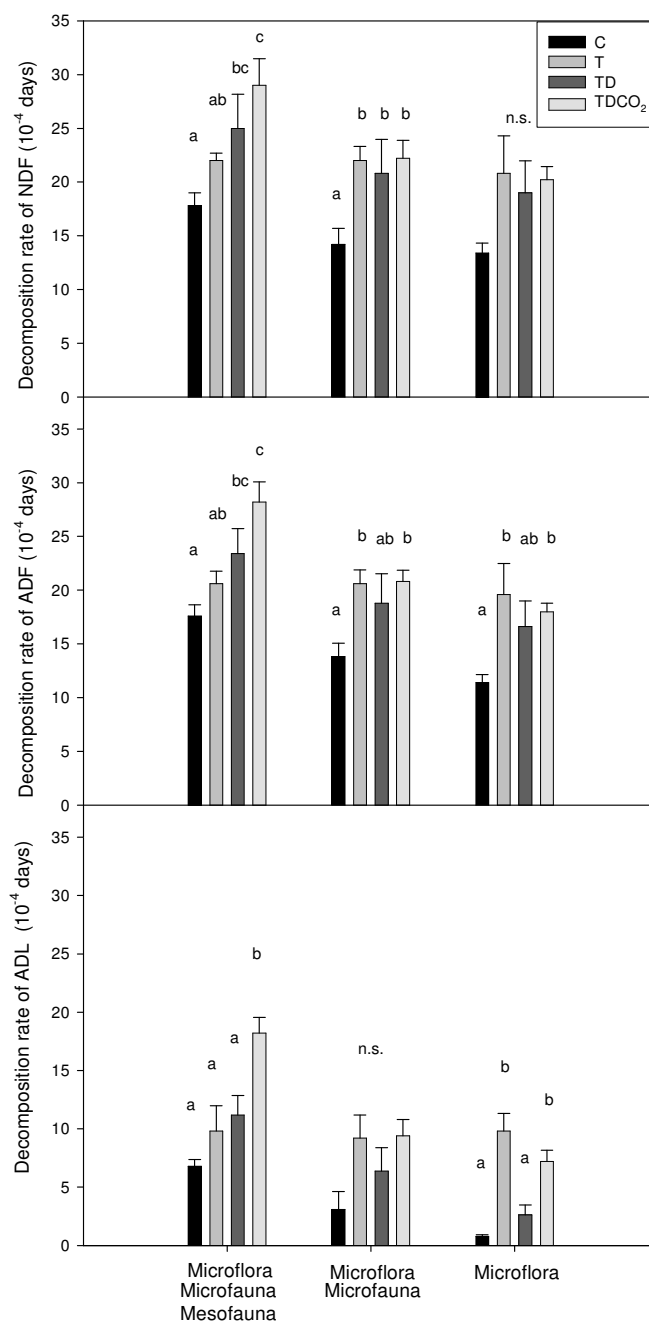


Figure 35 : Decomposition rate k (10^{-4} days) calculated using exponential decay (Olson, 1963) of proportion of NDF, ADF, ADL (Van Soest, 1963) remaining after litter bags incubations with three mesh size ($1000\mu\text{m}$: Microflora + Microfauna + Microflora, $50\mu\text{m}$: Microflora + Microfauna and $5\mu\text{m}$: Microflora) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (a,b are rank for the treatment effect $p < 0.05$; error bar: standard error; $n=5$).

Discussion

Climate change may affect ecosystem functioning through increased temperature, changes in precipitation patterns, and/or elevation of atmospheric CO₂. Those changes are likely to affect litter decomposition and litter quality, as well as decomposers community. Knowing that those processes may control and steer the ecosystems C balance, feedbacks, between carbon cycling and climate are important to improve simulations of the carbon-cycle–climate systems (e.g. Heimann & Reich, 2008 ; Chapin et al., 20009).

Here, we report the impacts of future climate scenario and decomposers communities on root litter decomposition. Under current climatic conditions (i.e. without climate change scenario), root decomposition was within the reported range showing a mass loss of 47% after 12 months (Van der Krift et al., 2002; Personneni & Loiseau, 2004 ; Allard et al., 2005), which corresponded to a decomposition rate (k) of 16×10^{-4} (Wall et al., 2008).

An increase in air temperature (C vs T) increases decomposition rate of 17, 47, 44% for coarse to finest mesh size, respectively, confirming our hypothesis that temperature will increase decomposition independent of decomposer community. Interestingly, additional reduction of precipitation to air warming (TD) had no supplementary effect on decomposition processes, while an increasing of atmospheric CO₂ concentration further accelerated decomposition rates of 23, 21 and 32% for coarse to finest mesh size, respectively (TD vs TDCO₂), presumably due to an increasing of rhizospheric activity (exudates). Indeed warming and CO₂ primarily affected primary production (Cantarel, 2011 ; Cantarel et al., 2011 submit) leading to an higher root growth rate (Pilon et al., 2011 submit) and most likely rhizodeposition. Furthermore, our results show that decomposition rates were differently affected by decomposer communities and community-climate interactions, which was never shown before. More precisely, separating microflora (<5µm) from the others actors (>50µm), revealed markedly higher decomposition rate for litter bags containing a full decomposer community (Microflora, -fauna and Mesofauna). Hence, a future climate scenarios will have less impact (≈20% less) on root litter decomposition by excluding mesofauna (i.e. microarthropods, Figure 31), which are essential to fragment, shred and digest litter (Coleman & Crossley, 1996 ; Chapin et al., 2002). Nevertheless, mesofauna is important to aliment humification processes and nutrient turn over, both having feedbacks on C storage and biomass production (Wardle et al., 2004). An absence of mesofauna, may could lead to litter accumulation and a decline in microbial activity in the long term due to lower microbial grazing (Swift et al., 1979 ; Wardle, 2002 ; Bardgett, 2005 ; Cole et al., 2006 ; Briones et al.,

2009 ; Nielsen et al., 2011). This could be confirmed here, decomposition rate declined with mesh size in the control treatment. About 75% of decomposition processes could be ascribed to microflora and -fauna, which was in good agreement with other studies using phospholipids fatty acids analysis (Swift & Anderson, 1989 ; Bardgett et al., 1996, 1999). Both, microflora and microfauna, showed an higher activity with warming and CO₂, and at least the first 30% of decomposition processes could be attributed to decomposition of soluble and easily degradable compounds by microfauna.

In the quality-climate interaction, mesofauna seems to play an important role, which not only considers fragmentation of litter but also soil aeration and litter transport (Wardle et al., 2002), all together stimulating microbial activity (Coleman & Crossley, 1996). Indeed, having a full decomposer community, decomposition of cellulose (ADF), hemi-cellulose (NDF) and lignin (ADL) was not affected by warming but accelerated by the coupled drivers warming/water stress and CO₂ (TD, TDCO₂). At the same time, by excluding mesofauna decomposition rate was increased in response to warming, which mirrors the overall litter decomposition and indicates that ADF and NDF were decomposed by microflora and microfauna. Once that more labile components are degraded, slowly decomposing lignin dominates the shape of litter decomposition curves (Minderman, 1968). Lignin decomposition was the most affected by climatic treatments, showing a different response pattern depending on the decomposer community. Notably, the interaction between climate and decomposers led to an acceleration of the lignin decomposition by microflora under warming and CO₂ (T and TDCO₂). Warming has been suggested to be responsible for shifts in microbial communities towards a dominance by fungi (Zhang et al., 2005), which would explain the higher decomposition of recalcitrant compounds such as lignin.

Under future climate scenarios, where elevated CO₂, summer precipitation reduction and warming are coupled, vegetation structure (i.e. plant functional diversity) and standing biomass will change microclimate and microbial decomposers communities (Epstein et al., 2002 ; Waldrop & Firestone, 2004a, b ; Klumpp et al., 2009), followed by changes in tissue quality and thus litter quality. In our study, we observe no changes in vegetation structure, and warming led to a long term decrease of aboveground biomass production. At the same time root growth rate was increased (Pilon et al., 2011 submit), root life span was decreased or not, and an increase in root litter decomposition was observed. Where for latter, the presence of meso- and macrofauna seems to play an important role to aliment microflora and -fauna. This was confirmed by studies showing significant effects on the soil fauna due to warmer

conditions and increased root growth, with significant decreases in mesofauna (Briones et al., 2009, 2010).

Overall, our results suggested that microflora to mesofauna were directly affected by warming, which led to an increase in their activity and subsequent accelerated decomposition. The climate change scenario (TDCO₂) had presumably an indirect effect on litter decomposition by mediating decomposer activity through an increased root rhizodeposition. Moreover, microarthropods are considered to have the greatest effect on decomposition and nutrient cycling in systems dominated by fungi (Moore, 1988 ; Wardle et al., 2004), which was presumably the case in our study (i.e. see above, higher lignin decomposition).

Our experiment did not allow to separate effects of the summer precipitation reduction and air warming. However, except for the lignin decomposition of microflora, we did not observe an effect of summer precipitation reduction combined to air warming, which may indicate that a reduction of 20% summer precipitation does not represent a strong water stress. Nevertheless, care must be taken for several points, decomposition was based on litter of a given quality, without taking into account the possible interactions between climate and vegetation which may change the C, N (*at the end of experiment after 5 years of climate change we did not observe difference in root quality*) and fibre content due to elevated CO₂ concentration and vegetation structure. Moreover, we assumed that decomposer community will not be affected by climate change but their activity. For future studies it will be necessary to consider those components. Decomposition process will be affected also by the increased number and intensity of extreme climatic events, such as heat-waves and droughts (Ciais et al., 2005; De Boeck et al., 2010), changing in land use (e.g. destruction of permanent grassland with tillage reduce species richness, Bardgett, 2005). Longer-term studies, are needed to evaluate the integrated importance of interactive climate, management, litter quality and decomposer community effects above- and belowground, which could provide additional insight in the potential for carbon sequestration in various ecosystems (De Deyn et al., 2008).

Conclusion

We conclude that the main effect on decomposition rate was due to warming. However the interaction with CO₂ and summer precipitation reduction accelerated decomposition process: i) due to a higher activity of mésofaune and microfauna and flora stimulated by rhizodeposition and ii) increased decomposition of recalcitrant compound such as lignin by all decomposers groups. These study is the first to show the interaction between main climatic drivers and community decomposers and the following of chemical during root litter decomposition.

Acknowledgements

We thank Sandrine Revaillet Saccomano for technical contributions. This study received financial support via a doctoral fellowship from the Region Auvergne and the INRA (EFPA Department) awarded to RP and the EC FP6 'NitroEurope-IP' project.

Décomposition racinaire

Résultats :	<ul style="list-style-type: none">- Accélération de la décomposition sous réchauffement et changement climatique quelle que soit la maille et la composition chimique d'une litière racinaire standard.- La microflore est responsable de 75% de la décomposition.- Accélération de la décomposition de la lignine par l'augmentation du CO₂ pour la microflore et l'ensemble du réseau trophique.- La lignine se décompose plus lentement que l'hémicellulose et la cellulose et sa décomposition par la microflore est très sensible aux variations climatiques- La présence des autres décomposeurs peut augmenter la décomposition par un effet de stimulation sur la microflore via l'augmentation de la fragmentation qui facilite l'accès à la microflore
Avantages :	<ul style="list-style-type: none">- Première fois que la décomposition racinaire est suivie en prairie sous changement climatique- Permet de « séparer » le rôle ou la contribution des principaux acteurs
Inconvénients :	<ul style="list-style-type: none">- Dispositif additif- Litière insérée localement dans un sachet, effet du micromilieu (sachet)- Litière composée de cohortes racinaires
Perspectives :	<ul style="list-style-type: none">- Analyse de la diversité et de la biomasse des organismes du sol- Utilisation de litière marquée pour observer son devenir dans le réseau trophique- Mesure exsudation

7^{ème} Chapitre : PARTIE 4

Dynamique de la respiration du sol

La respiration du sol a été suivie pendant environ deux ans sur des monolithes enherbés et en sol nu. Cette étude s'intéresse à étudier les effets du changement climatique sur la respiration du sol et de savoir dans quelles mesures les principaux déterminants (biomasse racinaire, température et humidité du sol) de la respiration du sol (auto et hétérotrophe) sont responsables des variations de la respiration du sol.

Cette partie fera l'objet d'un article encore non soumis.

Climate change effect on grassland soil respiration and the respective contribution of auto and heterotrophic respiration.

Pilon, R., Picon-Cochard*, C.

INRA, UR874, Grassland Ecosystem Research Team, 234 Avenue du Brézat, F-63100
Clermont-Ferrand

**Corresponding author* : Catherine Picon-Cochard, tel.: + 33 473 62 45 84; Fax: + 33 473 62 44 57; e-mail picon@clermont.inra.fr

Abstract

Soil CO₂ respiration appeared as the main source of C from terrestrial ecosystem such as grassland. Biotic (plant) and abiotic factors (soil temperature, soil moisture) are the main drivers of soil respiration which is composed of heterotrophic and autotrophic soil respiration (SRH and SRA). Own to Clermont Climate Change experiment initiated in 2005 on an upland grassland ecosystem exposed to combined effects of air warming (T: +3.5°C), summer precipitation reduction (D: -20%) and elevated atmospheric carbon dioxide concentration (CO₂: +200 μmol mol⁻¹) and a clipped/unclipped methods, we analysed between June 2008 and April 2010 responses to climate change of soil respiration and both components. We first observed an increasing of 29.7% of soil respiration between TDCO₂ and Control. This increasing of soil respiration was probably due to the effect of elevated CO₂ on microbial activities, because SRA and SRH predicted seemed to respond differently to climatic treatment. SRA was not affected by climatic treatment while SRH that contributed at least for 17% of soil respiration with a basal respiration of 0.57 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ was highly sensitive to air temperature and increased under air warming only in spring and summer when biotic activity increased but also increased under elevated CO₂ that maintained higher soil moisture.

Key words: Flux , CO₂, Temperature, Drought, Soil moisture

Introduction

Soil CO₂ efflux or soil respiration is considered as the largest source of CO₂ from terrestrial ecosystems with $98 \pm 12 \text{ Pg y}^{-1}$ with an annual increasing of 0.1 Pg that have been suggested to be associated to global warming (Bond-Lamberty & Thomson, 2010). It is now well established that increased atmospheric CO₂ concentration, air warming and reduced water inputs are the main drivers of climate change predicted to affect European temperate ecosystems functioning in future years (IPCC, 2007). In this context, grassland soil respiration responses to climate change are of particular importance since grassland ecosystem account to 25% of land surface in Europe (Schimel, 1995).

Soil respiration intensity generally depends on two factors, substrate availability for roots and microbes and decomposition rate of the substrates. The abiotic factors, temperature, water, O₂ availability, microbial community structure or enzyme activity, affect soil respiration indirectly, via substrate availability and/or decomposition rates (Kuzyakov & Gavrichkova, 2010). At all scales (from global to local), it is well established that soil temperature and soil moisture are the most important abiotic drivers of soil respiration and its underlying processes (Kutsch et al., 2009). Thus air warming appeared first to increase soil respiration due to an accelerating of biospheric metabolism (Jenkinson et al., 1991 ; Rustad et al., 2001 ; Frank et al., 2002 ; Wan et al., 2005). Nevertheless, Luo et al., (2001) observed a respiratory acclimatization that possibly results from changes in the composition of the microbial community (Zogg et al., 1997), reduced respiratory capacity in soil, a low soil carbon content and/ or other physiological and ecological adjustments (Atkin et al., 2000). The authors excluded the role of soil moisture because warming only reduce of 6% soil moisture in their experiment. However soil moisture could also controlled soil respiration as a limited factor both in dry and wet ecosystems. Reducing precipitation or soil water availability (Hunt et al., 2004) induced a decreasing in soil respiration in grassland ecosystems. Soil water availability appeared to have both direct and indirect effects on soil respiration through soil temperature and plant growth regulation. The elevated CO₂ atmospheric concentration also influences soil respiration directly by increasing root growth (Arnone et al., 2000 ; Milchunas et al., 2005a, b) and thus contribution of root respiration or by increasing microbial activity through the increase of rhizodeposition (Pendall et al., 2004). Indirect effects were observed with the reductions of stomatal conductance allowing an increasing or a maintain of soil moisture. Soil respiration appeared to generally increase under elevated atmospheric CO₂ concentration (Schlesinger & Andrew, 2000 ; Craine et al., 2001 ;

Søe et al., 2004 ; Parton et al., 2007) through indirect effect of root growth (Fitter et al, 1996, 1997 ; Arnone et al., 2000 ; Milchunas et al., 2005a, b), microbial activity (Pendall et al., 2004), and soil moisture increase, due to reductions of stomatal conductance (Niklaus et al., 1998; Wullschleger et al., 2002).

Moreover a better understanding of how ecosystems respond to multiple climate change drivers in interaction is needed to anticipate their future functioning under global change (global C cycling in Norby & Luo, 2004). Wan et al., (2007) show on old-field experiment (air warming, high or low water input and elevated atmospheric CO₂ concentration) that soil CO₂ respiration increased significantly when atmospheric CO₂ concentrations are elevated in combination with high soil moisture. However only few multifactor manipulative experiments have already studied soil respiration response.

Soil respiration is defined as the sum of two components, firstly autotrophic respiration (SRA) coming from plant roots and rhizosphere microbes and secondly, heterotrophic respiration (SRH) from decomposition of litter and soil organic matter (SOM, Bond-Lomberty et al., 2004 ; Ryan & Law, 2005). In the review of Bond-Lomberty et al., (2004), the authors found a global curvi-linear relationship between SRA and SRH for forest ecosystems. Furthermore, SRA or root contribution to soil respiration highly varied from 10 to 90% depending sites and methods (Hanson et al., 2000). In grassland, Dhital et al., (2010) found a root contribution from 33 to 71%. Only recent studies have focused on the different responses of both respirations. Yan et al., (2010) only focussed to the role of water and nutrient supply in steppe on the responses of SRA and SRH.

Our study focus firstly on the impacts of a future climatic scenario for temperate region (+3°C, -20% of summer rain fall, +200ppm of atmospheric CO₂) realised in the Clermont Climate Change Experiment (Bloor et al., 2010) on the dynamic of soil respiration in a permanent grassland. Based on the same conceptual model including different abiotic factors effects described by Wan et al., (2007), we hypothesised that the potential positive response of soil respiration to warming could be mitigated or suppressed by a decreasing in soil moisture. However the atmospheric elevated CO₂ could compensated the effect whether directly by stimulated allocation of carbon to root and thus stimulate SRA, or whether indirectly by CO₂-induced reductions in stomatal conductance that increase soil moisture allowing microbial activity. Thus we should observed an acclimatisation of soil respiration to climate change. Furthermore, we hypothesised that SRA and SRH responses should be different under climate change as suggest by Yan et al., (2010). SRH should increase under air warming and a reducing water input should decrease SRH. SRH should also increased

under elevated CO₂ due to higher rhizodeposition (Pendall et al., 2004). SRA should positively response to elevated CO₂ due to a potential increasing of carbon allocation to root biomass.

Materials and methods

Site description, experimental design and treatments

Experimentation was carried out in the French Massif Central (Theix, 45°43'N, 03°01'E, 850m a.s.l., site 1 and Clermont-Ferrand, 45°46'N, 03°08'E, 350m a.s.l., site 2) as part of Clermont Climate Change Experiment described in Bloor et al. (2010). Climate is semi-continental with a mean annual temperature of 8.7 and 12.4°C and a mean annual precipitation of 780 and 575 mm for site 1 and 2, respectively. Ecosystem analysed is an upland grassland dominated by grasses (*Agrostis capillaris*, *Elytrigia repens*, *Festuca arundinacea*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*), forbs (*Stellaria graminea*, *Veronica chamaedrys*) and legumes (*Vicia sativa*). It had been previously subjected to low-intensity sheep grazing for 15 years (Louault et al. 2005). The soil is a Cambisol developed on granite (58.6% sand, 19.4% silt, 20% clay, 2% organic matter, C:N = 9.8) with a pH of 6.2.

Clermont Climate Change Experiment was initiated in November 2004 with the extraction of 80 monoliths (0.5m*0.5m, 0.4m deep) from site 1 with two cuts per year (April and October). In spring 2005, 60 and 20 monoliths were transferred to Clermont-Ferrand (site 2) and kept at Theix (site 1), respectively. Monoliths were grouped and inserted in soil by four (three with vegetation and one where vegetation was totally removed called bare soil) in 20 mini-FACE systems (following Miglietta et al. 2001), separated of 4m, which are rings of 1.4m diameter allowing the injection of atmospheric ambient air. Only five rings received +200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ of atmospheric CO₂. Four treatments were applied: control (C, site 1), temperature (T, site 2), temperature and summer drought (TD, site 2), temperature and summer drought and elevated atmospheric CO₂ (TDCO₂, site 2). Thus, the experiment (see details Bloor et al. 2010) was an additional design with five replicates (ring) per treatment. Mean annual warming of 3.5°C was provided by the altitudinal gradient between sites 1 and 2 (520m); in site 2, rainfall was compensated by watering to obtain same amount of precipitation as in site 1, excepted during summer drought (June, July and August) when 20% of rainfall were intercepted with plastic roof placed at 1m above vegetation during rainfall events and elevated CO₂ (+200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) using mini-FACE system.

Climatic data (temperature, °C, rain fall, mm, global radiation, W m⁻², wind speed, m s⁻¹, atmospheric CO₂ concentration, $\mu\text{mol mol}^{-1}$) were recorded and collected using two automatic data logger located in sites 1 and 2 (Campbell Scientific, UK).

Soil respiration measurement

Soil respiration ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was measured by averaging three cycles yielded by closed system chamber technique (Li6400-09, Licor, USA) on PVC collar (8cm diameter*4cm high) inserted of 2cm in soil after clipping aerial parts of plants (Bahn et al., 2006). Two collar were installed for each experimental unit (mini-FACE), one on monolith with vegetation (SRA + SRH) and one on monolith with bare soil (SRH). Simultaneously, soil temperature was obtained with soil respiration. Soil water content was every two campaigns measured with TDR probes (MiniTrase, TDR with Soil Moisture Technology, USA) at the proximity of collar respiration. Soil volumetric water content (SVWC) was also continuously measured with vertically-inserted 20cm-long ECHO probes connected to a datalogger (Ech2O-dielectric capacitive probe, Decagon Devices, USA), with a minimum of one probe per experimental unit. Data of TDR missing were gap filled using significant linear regression between TDR and Echo (Vegetation : $\text{TDR}=0.947*\text{Echo}+5.65$; $R^2: 0.47$; P value <0.001 ; Bare soil : $\text{TDR}=0.594*\text{Echo}+14.63$; $R^2: 0.33$; P value <0.001). Measurements were realised between June 2008 until April 2010 representing 29 and 26 campaigns in monolith with vegetation and in bare soil, respectively, approximately at 12:00 hours solar to have maximal soil temperature. Belowground biomass was determined at the end of experiment in April 2010 by harvesting a 8cm diameter core until 10cm depth. Samples were rinsed and passed through a 1mm sieve in the laboratory, and the root and rhizomes fragments left in the sieve 60°C for about 48 h, and then weighed to determine their dry biomass.

Statistical analyses

Soil respiration was analysed using mixed model repeated measures analysis of variance (ANOVA), with treatment as main factor and dates as a split factor and ring was nested in treatment. Interaction between treatment and dates was included in the model. Significant ANOVAs were followed by post-hoc Tuckey's honestly significant difference (hsd) test to perform multiple comparisons of means and thus determined the effects climatic treatment. Comparison of regression line was used to determine effect of treatments on slope and intercept of linear regressions. Multiple regressions were realised with soil temperature and soil water content to explain soil respiration. Two models (linear regression with soil temperature and an exponential quadratic with soil moisture and temperature) were used to predicted SRH in monolith with vegetation. When necessary, variables were transformed by square root or Log to normalize the data prior to carrying out the ANOVA (Statgraphics Plus 4.1, Statistical Graphics Corp., Maryland, USA).

Results

Weather conditions

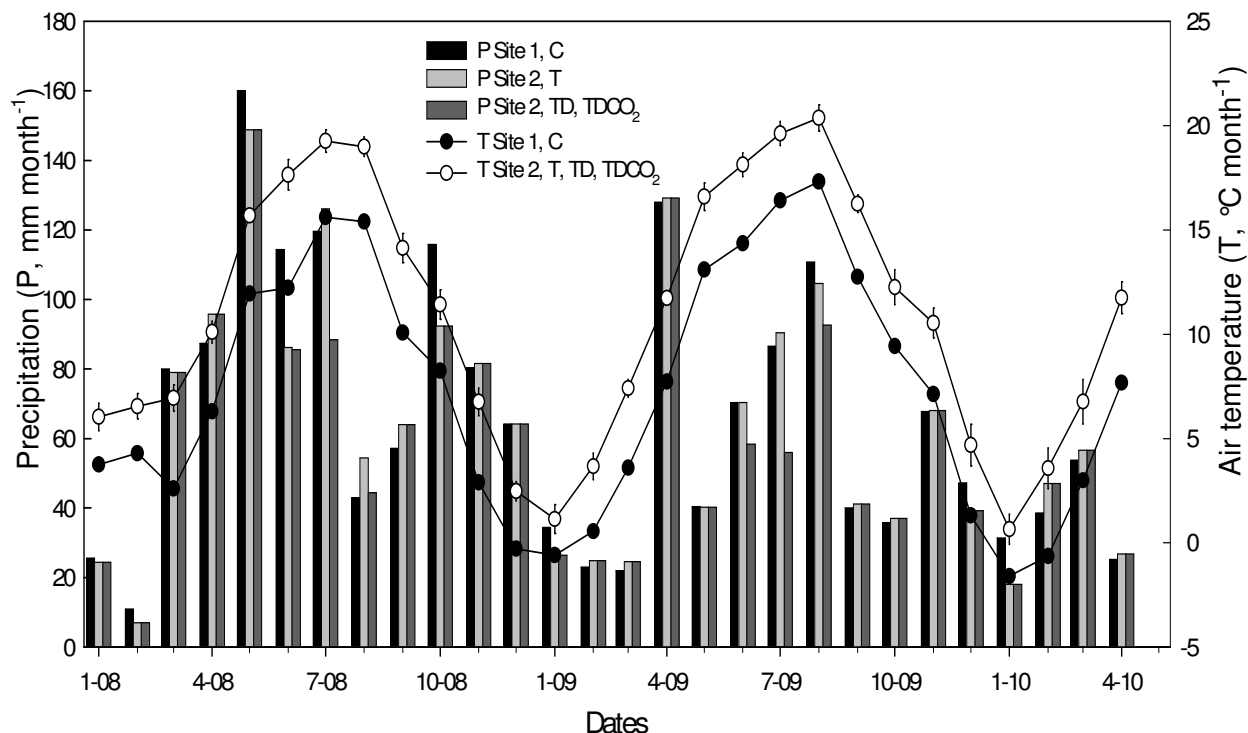


Figure 36 : Monthly precipitation (mm) and mean air temperature (°C) between January 2008 and April 2010 in site 1 (C) and site 2 (T, TD, TDCO₂). Means and standard errors are presented (air temperature only, n = 28 to 31)

Over the period of soil respiration experiment (June 2008 until April 2010) (Figure 36), daily mean air temperature of both site were colder than normal with 7.6 and 11.2°C for site 1 and 2, respectively compare to 8.7 and 12.4. Monthly difference between sites was regular with $3.5 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Air temperature was below zero mainly in winter time during 102 and 53 days in site 1 and 2, respectively. Furthermore, Their (site 1) received 980, 706 mm of precipitation in 2008 and 2009, respectively, that is higher (+200) and lower (-74) than annual normal average (780mm). During summers 2008 and 2009, drought treatment (TD & TDCO₂) receive 218 and 207mm whether 18.7 and 20% less of precipitation than C and T, 277 and 268, 267 and 265mm, respectively.

Table 17 : Effects of climate treatment (C, T, TD, TDCO₂), ring nested in treatment, dates and interaction (treatment*date) on soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), temperature ($^{\circ}\text{C}$) and soil water content (%) recorded from June 2008 to April 2010 in monoliths with bare soil and with vegetation.

Soil + Vegetation	Soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)			Soil temperature ($^{\circ}\text{C}$)			Soil water content (%)		
	d.f.	F	p	d.f.	F	p	d.f.	F	p
Treatment	3	3.7	*	3	111	***	3	37.3	***
Ring (Treatment)	16			16			16		
Dates	28	98.9	***	28	516.2	***	16	170.5	***
Treatment*Date	84	2.02	***	84	6.8	***	48	6.6	***
C	3.7	a		13.1	a		17.3	c	
T	4.1	ab		15.7	b		12.0	a	
TD	4.7	ab		16.2	b		12.3	a	
TDCO ₂	4.8	b		15.8	b		13.5	b	
Bare soil	Soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)			Soil temperature ($^{\circ}\text{C}$)			Soil water content (%)		
	d.f.	F	p	d.f.	F	p	d.f.	F	p
Treatment	3	2.9	n.s.	3	24.1	***	3	9.1	**
Ring (Treatment)	16			16			16		
Dates	25	52.5	***	25	610.1	***	15	20.9	***
Treatment*Date	75	1.4	n.s.	75	11.5	***	45	2.3	***
C	1.1	a		15.2	a		24.8	b	
T	1.2	a		16.6	b		19.9	a	
TD	1.2	a		16.5	b		19.6	a	
TDCO ₂	1.4	a		16.1	b		19.7	a	

The significance of treatment, dates and their interactions is indicated for the different variables; n.s. : $p > 0.05$; *: $p \leq 0.05$; **: $p \leq 0.01$; ***: $p \leq 0.001$. p : p-value, d.f.: degree freedom, F: F-ratio. Lower case letters correspond to comparison of treatment for the means.

Soil respiration, temperature and water content

In monolith of bare soil, significant treatment effect were observed for soil temperature with lower (15.2°C) in site 1 compare to site 2 (16.4°C) and the opposite for soil water content with higher value in site 1 (24.8%) than site 2 (19.5%). Despite, high climate, dates and interactions effect on soil temperature and soil water content in both sites, there was no effect of climatic treatment and interaction between dates, but a significant effect of dates on soil respiration (Table 17) with a mean of $1.22 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Furthermore, dates effect was a consequence of a high dynamic (Figure 37, 38) in soil respiration (bare soil) which is highly positively correlated to soil temperature ($R^2: 0.77$, Figure 39). Climate treatment did not affect regression line (intercepts and slopes were similar). On bare soil, soil water content had a tendency to be negatively correlated to respiration but not to the residuals of the temperature-respiration relationship. Soil water content was not significantly correlated to soil respiration in a multiple regression.

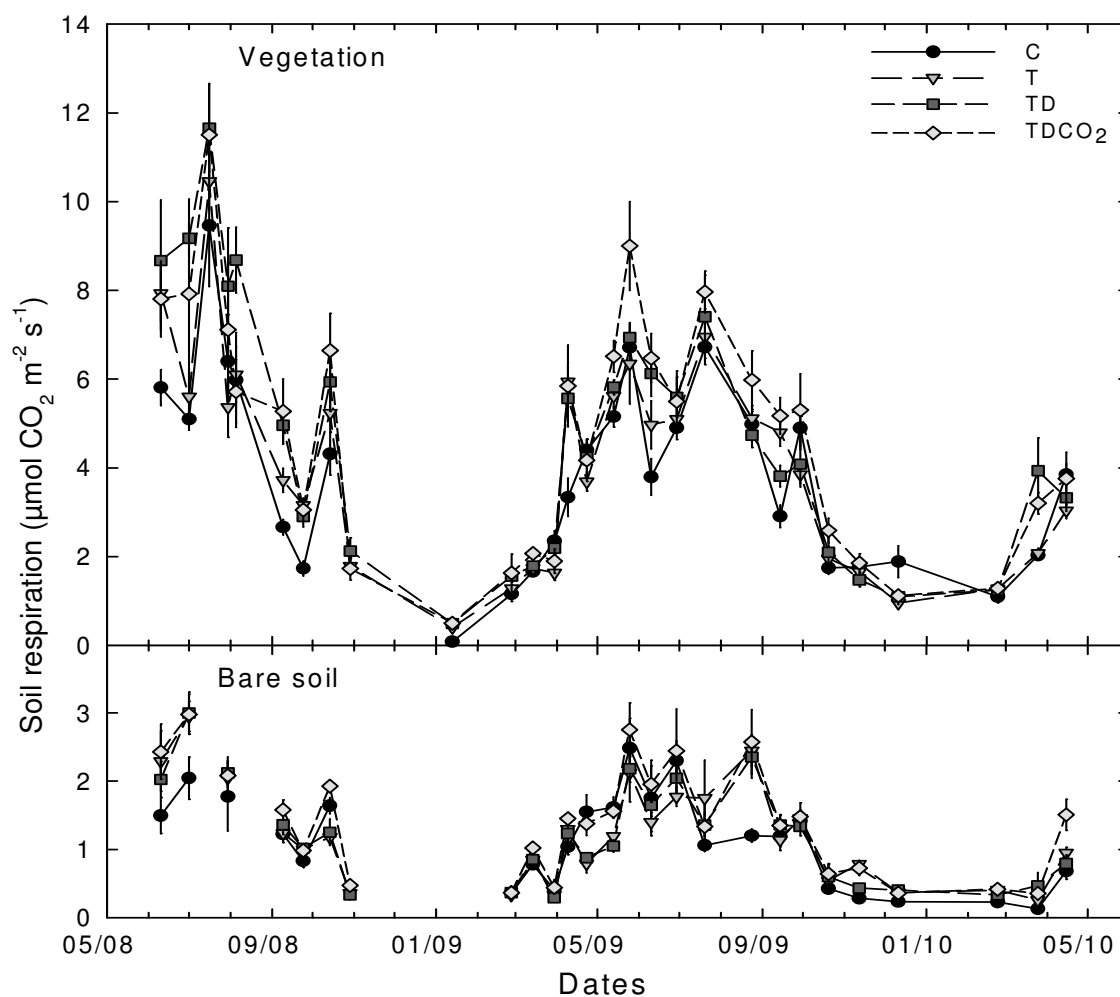


Figure 37 : Soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) measured between June 2008 and April 2010 in monolith with vegetation (A) or in monolith with bare soil (B) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (error bar: standard error; mean, n=5).

In monolith with vegetation, significant treatment effect were also observed for soil temperature with lower (13.1°C) in site 1 compare to site 2 (15.9°C) and the opposite for soil water content with a 30% lower value in site 2 for T and TD (11.7%) than in site 1 (16.5%). A significant 11% increasing was observed between TD and TDCO₂ for soil water content. Nevertheless, significantly higher soil temperature and soil water content were found in the bare soil compared in monoliths with vegetation. We observed that climatic treatment, dates and interactions affect significantly soil respiration rate (Table 17) with an increase of 29.7% between C and TDCO₂ with 3.7 and 4.8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectively. Furthermore, dates effect was also a consequence of a high dynamic (Figure 37, 38) in soil respiration (soil + vegetation) which is exponentially correlated to soil temperature ($R^2: 0.73$, Figure 39). Climate treatment did not affect intercepts and slopes of the logarithmic transformed ($\log(\text{respiration})$) regression line. On monoliths with vegetation, soil water content had also a

tendency to be negatively correlated to respiration and bring only 3% of explanation to soil respiration in a multiple regression. In considering two distinct periods over the year, one of activity (Spring and Summer) and one of slow activity (Autumn and Winter), we observed (data not shown) no effect of treatment on bare soil respiration whatever the period of activity and no effect of treatment during period of slow activity in monolith with vegetation and an increasing of soil respiration between C and TDCO₂ during period of activity.

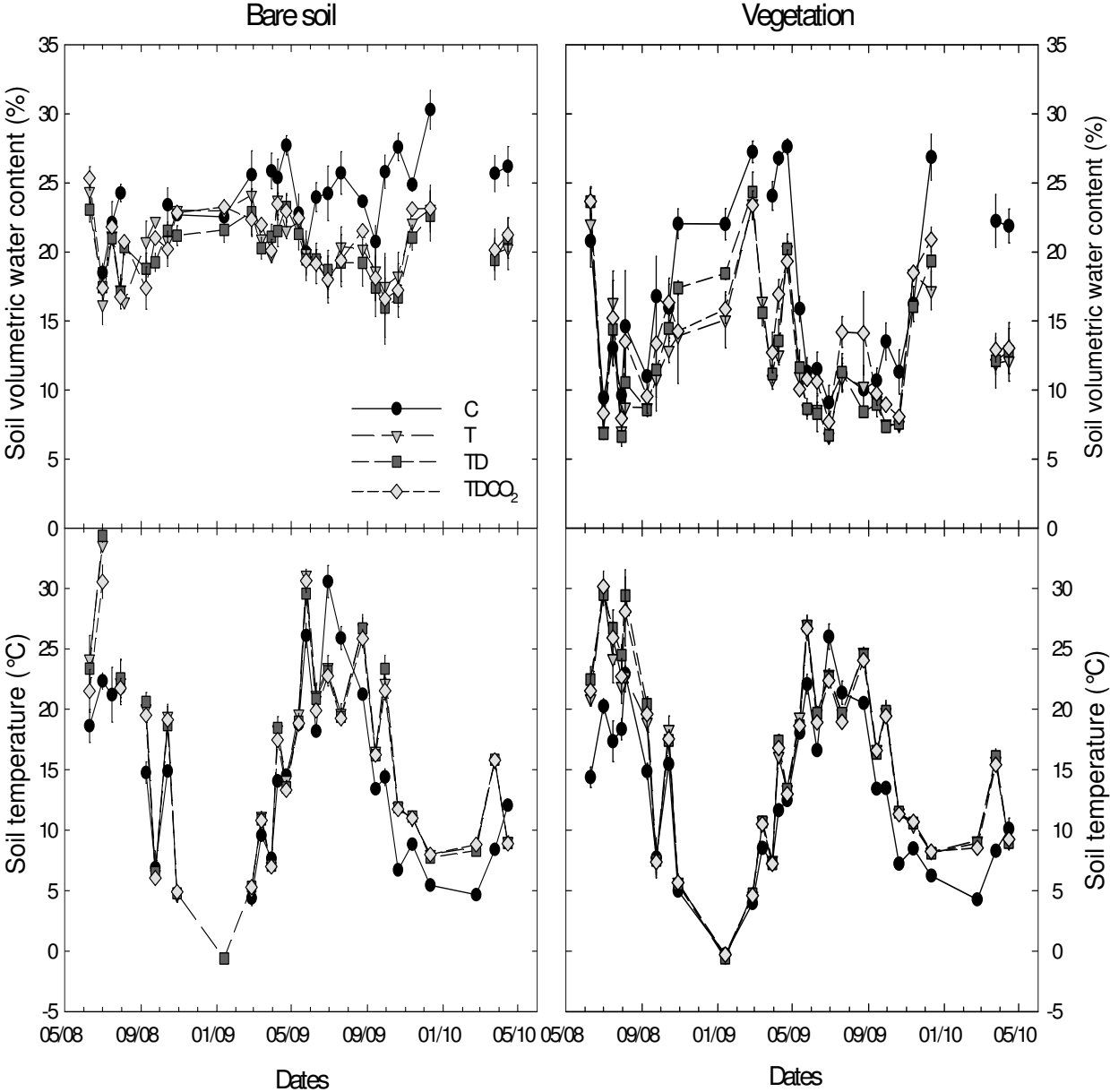


Figure 38 : Soil volumic water (%) content and soil temperature (°C) measured between June 2008 and April 2010 in monolith with vegetation (above part) or in monolith with bare soil (below part) for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (error bar: standard error; mean, n=5 for soil temperature and n=1 to 5 for soil water content due to gap filling).

Table 18 : Effects of climate treatment (C, T, TD, TDCO₂), ring nested in treatment, dates and interaction (treatment*date) on autotrophic and heterotrophic respirations ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) estimated from June 2008 to April 2010 in monoliths with vegetation developed with a linear model.

Soil + Vegetation	autotrophic ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)			heterotrophic ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		
	d.f.	F	p	d.f.	F	p
Treatment	3	2.3	n.s.	3	98	***
Ring (Treatment)	16			16		
Dates	28	63.4	***	28	451.2	***
Treatment*Date	84	1.8	***	84	6.2	***
C	2.8	a		1.0	a	
T	2.8	a		1.2	b	
TD	3.5	a		1.2	b	
TDCO ₂	3.5	a		1.3	b	

The significance of treatment, dates and their interactions is indicated for the different variables; n.s. : $p > 0.05$; *: $p \leq 0.05$; **: $p \leq 0.01$; ***: $p \leq 0.001$. p : p-value, d.f.: degree freedom, F: F-ratio. Lower case letters correspond to comparison of treatment for the means.

Tableau 19 : Effects of climate treatment (C, T, TD, TDCO₂), ring nested in treatment, dates and interaction (treatment*date) on autotrophic and heterotrophic respirations ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) estimated from June 2008 to April 2010 in monoliths with vegetation developed with a exponential quadratic model (Saiz et al., 2007).

Soil + Vegetation	autotrophic ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)			heterotrophic ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		
	d.f.	F	p	d.f.	F	p
Treatment	3	2.5	n.s.	3	10.3	**
Ring (Treatment)	16			16		
Dates	16	5.5	***	16	25.6	***
Treatment*Date	84	1.9	***	84	5.1	***
C	3.2	a		0.88	a	
T	3.4	a		1.00	b	
TD	4.1	a		1.01	b	
TDCO ₂	4.3	a		1.08	b	

The significance of treatment, dates and their interactions is indicated for the different variables; n.s. : $p > 0.05$; *: $p \leq 0.05$; **: $p \leq 0.01$; ***: $p \leq 0.001$. p : p-value, d.f.: degree freedom, F: F-ratio. Lower case letters correspond to comparison of treatment for the means.

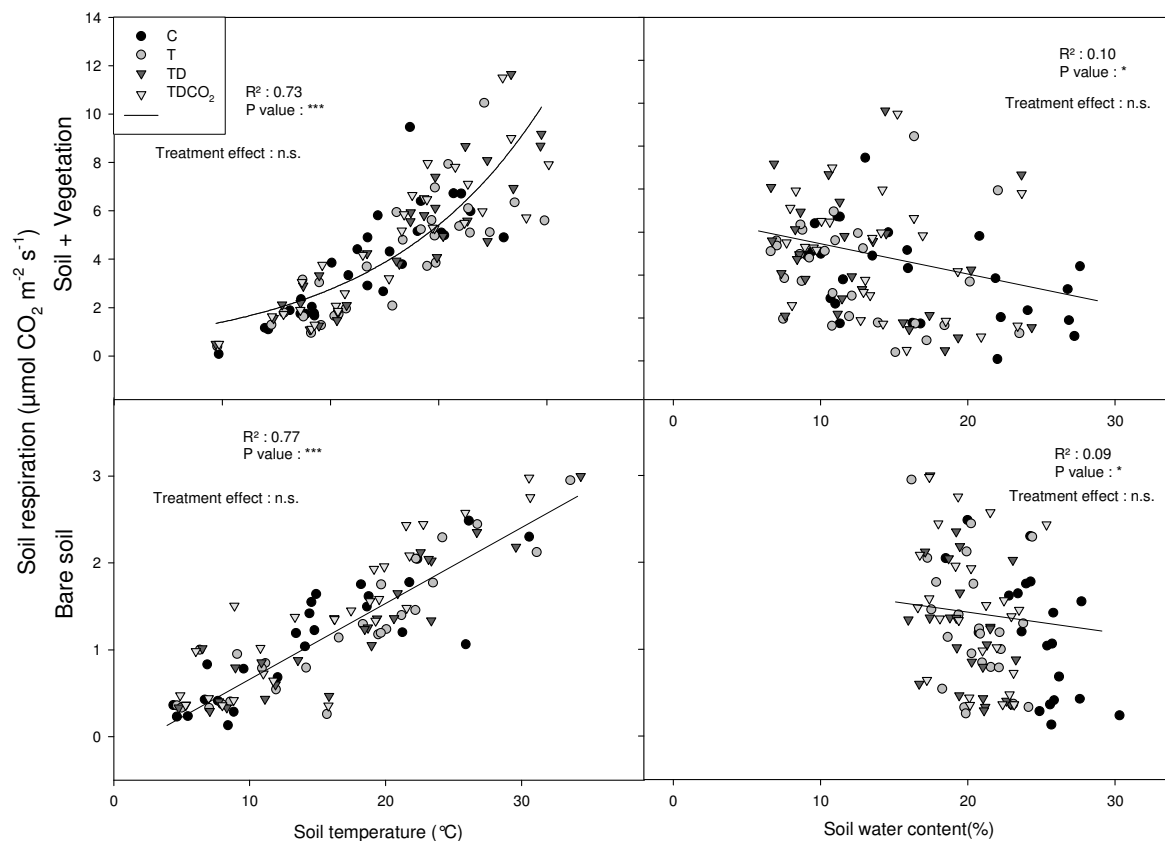


Figure 39 : Relationship between soil respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and soil temperature ($^{\circ}\text{C}$) or relative humidity (%) measured between June 2008 and April 2010 for 29 dates in monolith with vegetation or in bare soil for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (mean, n=5). R² : Coefficient of determination and p-value for each regression. The significance of treatment effect on regression line (intercept, slope) is indicated by treatment effect : n.s. : $p > 0.05$; * : $p \leq 0.05$; ** : $p \leq 0.01$; * : $p \leq 0.001$.**

To determine soil heterotrophic respiration as suggested by Saiz et al., (2007) and Yan et al., (2010), we used soil climatic data (soil temperature and/or soil moisture) of monolith with vegetation with equation fitted on bare soil. Two models were tested. First one was a linear regression between bare soil respiration and soil temperature (Table 18). The second model was an exponential quadratic (Saiz et al., 2007 in Yan et al., 2010) that linked bare soil respiration to soil moisture and temperature (Table 19). The coefficient of determination ($R^2 = 0.74$) was similar to the linear regression with soil temperature ($R^2: 0.77$, Figure 39). It was a similar result in monolith with vegetation with a coefficient of determination ($R^2: 0.72$) was similar to the simple exponential regression with soil temperature ($R^2: 0.72$, Figure 39).

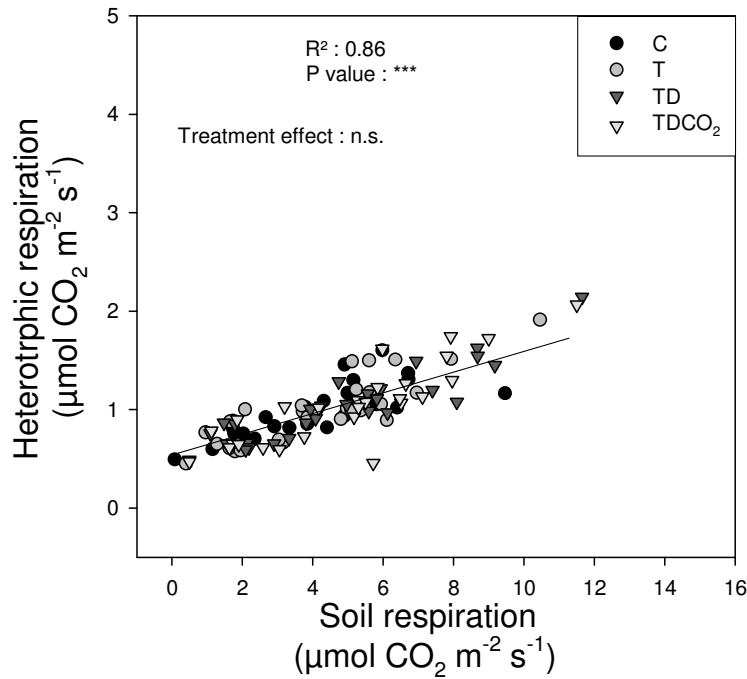


Figure 40 : Relationship between soil and heterotrophic respiration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) measured between June 2008 and April 2010 for 29 dates for the 4 climate treatments C, T, TD, TDCO₂ (mean, n=5). Coefficient of determination and p-value for each regression. The significance of treatment effect on regression line (intercept, slope) is indicated by treatment effect : n.s. : $p > 0.05$; * : $p \leq 0.05$; ** : $p \leq 0.01$; *** : $p \leq 0.001$.

Table 20 : Effects of climate treatment (C, T, TD, TDCO₂) on root, rhizome and total (root + rhizome) biomass (g m^{-2}) at the final harvest (April 2010) in monoliths with vegetation. Means and standard errors are presented (n=5)

	C	T	TD	TDCO ₂	p
Root (g m^{-2})	461 ± 107	322 ± 139	497 ± 79	607 ± 173	n.s.
Rhizome (g m^{-2})	198 ± 45	93 ± 49	178 ± 47	246 ± 69	n.s.
Total (g m^{-2})	659 ± 122	416 ± 187	675 ± 110	853 ± 149	n.s.

The significance of treatment is indicated for the different variables; n.s. : $p > 0.05$; * : $p \leq 0.05$; ** : $p \leq 0.01$; *** : $p \leq 0.001$. p : p-value.

We observed a significant positive linear relationship between heterotrophic and total soil respiration (R^2 : 0.86, Figure 40). Climate treatment did not affect regression line (intercepts and slopes were similar). We show that heterotrophic respiration could represent at least 17% of total soil respiration. When soil respiration is low, SRH represents a basal respiration of $0.57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in our permanent grassland. Furthermore, SRA was not affected by climatic treatment contrary to SRH estimated which was only increased between site 1 and 2 (Table 18). This increasing is due to the linear relationship with soil temperature. However using the second model which integer soil temperature and soil moisture (Table 19), there was no effect of climatic treatment effect on SRA with a mean respiration of $3.97 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. SRH predicted by the second model was lower than in the first model with 0.97

$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for the control. SRH was increased by 11% by air warming compare to C and a 7% increasing between TDCO₂ and TD was observed.

Table 20 presents root, rhizome and total (root + rhizome) biomass for which no difference between climatic treatment was observed at the final harvest in April 2010. However we observed a significant positive linear relationship between total biomass and total and autotrophic respiration (data not shown, R²: 0.22) with no effect of treatment on regression (intercepts and slopes were similar).

Discussion

On the same experiment Cantarel et al., (2011) observed a significant negative long term effect (3 to 5 years) of air warming on above ground productivity with a light compensation induced by climate change (TDCO₂) compare to TD and no effect on plant community. This response differed from belowground compartment (root growth and mortality) response (Pilon et al., 2011) observed using Minirhizotron technique. The authors observed no effect of treatment on root mortality rate but a positive climate change effect (TDCO₂) compare to control on root growth rate that coincided with total soil respiration response. However, in the last soil core sampling, neither root or rhizome phytomass were affected by climatic treatment. This could be due to the presence of collar respiration which tend to created more heterogeneity in root system coming to plants next to collar or to change locally root growth and mortality rate.

In our permanent grassland experiment, results suggest a significant increasing of 29.7 % of total soil respiration under climate change compare to control. We did not observed an increasing of soil respiration under air warming. This result could suggest an acclimatisation of soil respiration but a significant decrease of 30% of soil moisture was measured. Contrary to Luo et al., (2001), this suggest that the non increase of soil respiration to air warming could be due to soil moisture limitation. Tacking to account soil temperature and soil moisture in exponential quadratic model or a simple linear regression with soil temperature, we found that both model give results lower than the mean root contribution (40%) in non-forest ecosystems summarized by Hanson et al., (2000) and that in other grassland studies (Wan & Luo, 2003 ; Wang et al., 2005 ; Millard et al., 2008). In our experiment, SRH contributed at least to 17% of total soil respiration and up to about 100% with a basal respiration of $0.57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. This contribution of SRH highly varied over the seasons without effect of climatic treatments on this contribution. Others studies also found variations in root contribution from 33 to 71% of grassland soil respiration (Dhital et al., 2010). Yan et al., (2010) concluded that clipping method is feasible to separate two components (SRA and SRH) of soil respiration in grassland ecosystems without destroying the soil structure. However, soil temperature and/or moisture corrections of SRH are necessary to estimate the contribution of both components. We also found that soil respiration in bare soil or in monolith with vegetation was as well predicted using soil temperature regression as using soil temperature and moisture model. This result is not in accordance with other study (Wan et al., 2007 ; Yan et al., 2010).

However the addition of soil moisture in the regression allow us to show an effect of elevated atmospheric CO₂ on soil moisture and SRH.

Our attempt to estimate and follow SRH and SRA under climate change give us some interested and unresolved questions. As found by Yan et al., (2010), SRH was mainly driven by temperature with a positive response to air warming. However, SRH was also increasing by elevated CO₂ mainly due to the indirect effect of CO₂ on the significantly light increasing of soil moisture that allow to maintain or stimulate microbial activity. SRA and bare soil respiration was also not affected by climate treatments. Thus, the total soil respiration increasing should be due to the interaction between abiotic factors such as CO₂ and plant and rhizosphere. It is now well established that elevated CO₂ increased rhizodeposition (Niklaus et al., 2003 ; Dijkstra et al., 2004 ; Pendall et al., 2004 ; Drissner et al., 2007 ; De Graaf et al., 2009). This increasing promotes microbial activity (Schlesinger & Andrew, 2000 ; Ebersberger et al., 2003 ; Drissner et al., 2007), soil organic matter decomposition (Lin et al., 2000 ; Higgins et al., 2002 ; Allard et al., 2005 ; Pendall et al ., 2011) and soil respiration (Luo et al., 2001 ; Parton et al., 2007 ; Wan et al., 2007 ; Joos et al., 2007). No soil microbial biomass, activity or diversity were measured in our experiment. These variables could have helped us to discuss to the heterotrophic contribution in the increasing soil respiration. However, Yan et al., (2010) show no difference between clipped and unclipped soil on microbial biomass. Others experiment have shown no effect of elevated CO₂ on microbial biomass and activity (Niklaus et al., 2003 ; Ayres et al, 2008). In our experiment, we suppose that microbial biomass was not affected by climate change contrary to microbial diversity and/or activity. However it seems that interactions between plant and microbes in rhizosphere were responsible of soil respiration increasing. Thus, future study needs to focus on rhizosphere activity. The indirect effect of CO₂ on soil moisture and heterotrophic soil respiration was suspected but few documented on grassland ecosystems. It showed that most attention should be given to the impact of abiotic factors (Warming, CO₂) on rhizodeposition, rhizosphere and soil moisture to better understand soil respiration response to global change.

Conclusion

In conclusion, climate change (elevated CO₂, air warming and reduction of precipitation) stimulated total soil respiration in permanent grassland as expected. The well-known relationship between soil respiration and temperature explained seasonal variation in soil respiration. However, the effects of warming on soil respiration varied with period of activity (season) and its components (SRA and SRH). Both direct and indirect effect of abiotic factors (CO₂, warming, changing precipitation regime) and their intensity have to be better understood to anticipate future ecosystems response to global change.

Acknowledgements

We thank Sandrine Revaillot Saccomano for technical contributions. This study received financial support via a doctoral fellowship from the Region Auvergne and the INRA (EFPA Department) awarded to RP and the EC FP6 'NitroEurope-IP' project.

Dynamique de la respiration du sol

Résultats :	<ul style="list-style-type: none">- Dynamique saisonnière observée- Stimulation de la respiration par le changement climatique- Dynamique de respiration très corrélée à la dynamique de la température du sol et peu à l'humidité du sol- L'ajout de l'humidité du sol dans les modèles de prédiction de la respiration auto/hétérotrophe permet de conforter les hypothèses de l'effet indirect du CO₂ sur l'eau du sol et l'activité microbienne
Avantages :	<ul style="list-style-type: none">- Confirme les travaux de Wan et al., (2007)- Permet d'estimer les sorties en carbone de l'écosystème prairial sous changement climatique
Inconvénients :	<ul style="list-style-type: none">- Perturbation par le retrait des plantes (microclimat)- Premières mesures affectées par la décomposition des racines- Ne fonctionne pas lors des conditions trop humides
Perspectives :	<ul style="list-style-type: none">- Utilisation des données pour validation de modèle- Couplage isotopique (avec pulse labelling) pour confirmer l'origine des flux (auto/hétérotrophe) (Kuzyakov, 2006)- Respiration racinaire- Mesurer l'exsudation

8^{ème} Chapitre : PARTIE 5

Bilan de carbone dans la matière organique particulaire du sol

Enfin, dans une cinquième partie, nous avons procédé à la séparation des différents compartiments de matière organique du sol lors de la destruction des monolithes de prairie à la fin du dispositif. Ceci permettra de déterminer les effets du changement climatique sur les stocks de matière organique particulaire du sol.

Cette partie fera l'objet d'un article en anglais encore non soumis (Traduction non faite par manque de temps).

Bilan de carbone dans les matières organiques particulières du sol prairial après cinq années de changement climatique

Pilon, R., Cantarel, A.M.A., Bloor, J.M.G., Fontaine, S., Gaurut, M., Klumpp, K., Maire, V., Soussana, J-F., Picon-Cochard,* C.

INRA, UR874, Grassland Ecosystem Research Team, 234 Avenue du Brézet, F-63100 Clermont-Ferrand

*Corresponding author : Catherine Picon-Cochard, tel.: + 33 473 62 45 84; Fax: + 33 473 62 44 57; e-mail picon@clermont.inra.fr

Introduction

Théorie « Mining » (Fontaine et al., 2011)

Lorsque l'on observe les modèles biogéochimiques actuels, on peut se poser la question de la nécessité ou de la pertinence de la prise en compte de l'écologie microbienne pour la prédiction de la dynamique du carbone et des nutriments dans les écosystèmes. Actuellement, de nombreux modèles ne représentent pas la biomasse microbienne ou le contrôle qu'elle peut effectuer sur le taux de transformation et de décomposition des matières organiques du sol (Powlson et al., 1996 ; Fontaine & Barot, 2005). Ainsi, l'activité, la taille, la diversité fonctionnelle et la dynamique des populations microbiennes ne sont pas considérées comme les principaux facteurs limitant les réactions. Les modèles utilisent préférentiellement la quantité et la qualité des substrats comme paramètres de décomposition (Powlson et al., 1996). Malgré l'inexactitude dans la description du fonctionnement, les modèles actuels arrivent à fournir des simulations précises de la dynamique des matières organiques du sol (MOS) pour une large gamme d'écosystèmes. Cette capacité de prédiction avec un nombre de paramètres restreints (Powlson et al., 1996) en font leur succès.

Cependant, plusieurs phénomènes tels que la production primaire exubérante dans les forêts tropicales malgré leur faible teneur en MOS (Matière Organique du sol) demeurent inexplicables par ces modèles (Liu et al., 2005 ; Fontaine & Barot, 2005). Sous ces mêmes climats, la déforestation engendre une perte importante de carbone. Toutefois suite à la colonisation du milieu par l'écosystème prairial, les sols peuvent à nouveau stocker du carbone et contenir plus de MOS que sous l'écosystème forestier. De plus, certains scientifiques ont noté que moins de 2 à 3% des composés des MOS sont colonisés par des microbes. Ceci suggère que la décomposition pourrait être limitée par la taille et l'activité des populations microbiennes qui sont les principaux paramètres des modèles actuels (Jenkinson et al., 1976 ; Paul & Clark, 1989). De plus, des études montrent que l'ajout de carbone facilement dégradables (débris végétaux, exsudats) stimule les populations microbiennes et la décomposition des MOS (Broadbent, 1947 ; Bingeman et al., 1953 ; Wu et al., 1993 ; Liljeroth et al., 1994 ; Cheng et al., 2003 ; Fontaine et al., 2007 ; Kuzyakov et al., 2009). Ceci prouve que la décomposition des MOS pourrait, au moins en partie, être contrôlée par les populations microbiennes dont la taille et l'activité apparaissent limitées par la disponibilité de carbone « frais ».

Peu d'informations sont disponibles sur les conséquences de cette limitation microbienne par l'activité sur la dynamique du carbone et des nutriments dans les écosystèmes (Fontaine & Barot, 2005 ; Heinmann & Reichstein, 2008 ; Dijkstra et al., 2009 ; Kuzyakov, 2010). De récents travaux théoriques (Fontaine & Barot, 2005 ; Fontaine et al., 2011) ont suggéré l'existence d'un mécanisme de banque qui permettrait d'ajuster la séquestration de nutriments et de carbone dans les MOS en fonction de la disponibilité des éléments nutritifs dans la solution du sol (Figure 30).

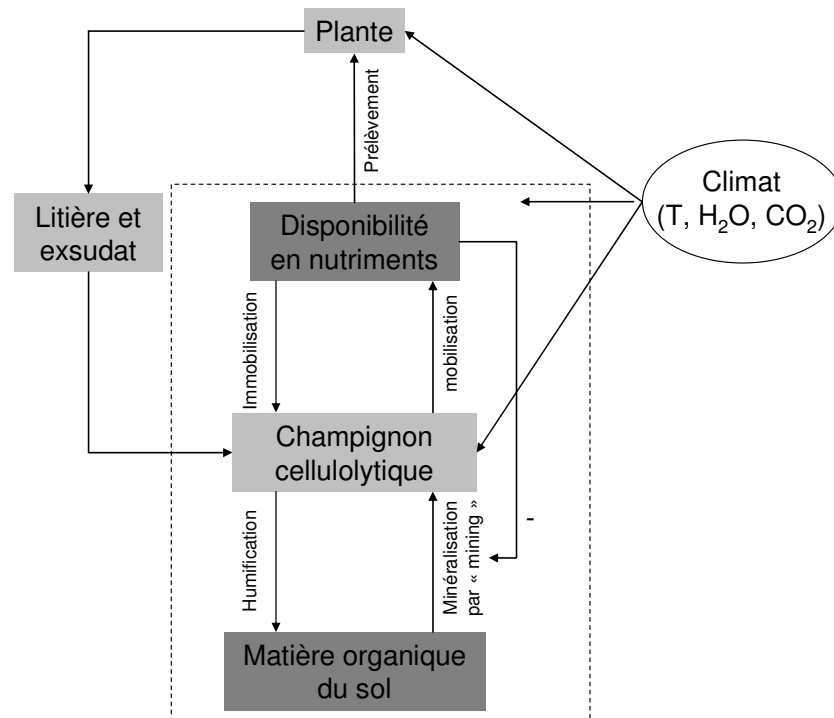


Figure 41 : Schéma simplifié de la théorie du « Mining » adapté de Fontaine et al., (2011) avec les variables climatiques (T : Température de l'air, H₂O : Précipitations, CO₂ : Concentration atmosphérique en CO₂) affectant les compartiments Plante, Eau du sol, Micro-organismes du sol (- : corrélé négativement).

Ce mécanisme repose sur l'hypothèse que la dégradation microbienne des MOS récalcitrantes (priming-effect) dépend de la concentration des éléments nutritifs dans la solution du sol (Fontaine et al., 2003, 2004a). Une pénurie de nutriments dans la solution du sol favoriserait les espèces microbiennes capables de minéraliser les SOM (microbes K-stratège) au dépend des espèces qui utilisent principalement le carbone « frais » comme source d'énergie et immobilisent les éléments nutritifs de la solution du sol (microbes r-stratège) (Fontaine et al., 2003). Par conséquent, si la disponibilité des éléments nutritifs était faible, alors la minéralisation des MOS pourrait être intense et pourrait dépasser la formation des nouvelles MOS par humification du carbone entrant. Ceci conduirait à une diminution nette des MOS et à la libération des nutriments. En revanche, si les éléments nutritifs solubles étaient abondants, alors la minéralisation des MOS diminuerait, ce qui conduirait à une plus

grande séquestration de carbone et de nutriments dans les MOS. Ces résultats théoriques (Fontaine et al., 2011) (confirmés en laboratoire) confirmeraient aussi la diminution du priming-effect lors d'une fertilisation azotée (Fontaine et al., 2007). Ce mécanisme permet d'expliquer les faibles teneurs en MOS dans les sols des forêts tropicales où la production primaire et donc la demande en nutriments sont importantes et le stockage dans les MOS dans les prairies tropicales où la demande en nutriments est beaucoup plus faible.

Comme les MOS contiennent la plupart des nutriments nécessaires pour les organismes biologiques, ce mécanisme de banque pourrait synchroniser la disponibilité des éléments nutritifs dans la solution du sol (N, P, K, S) avec la demande des plantes. Ce mécanisme ne peut fonctionner qu'en présence d'un apport de carbone « frais » déposés par la plante sous forme de litière et d'exsudats car l'énergie contenue dans les MOS n'est pas suffisante pour soutenir l'activité biologique (Fontaine et al., 2007). Ceci explique aussi pourquoi la plupart des modèles qui prennent en compte la quantité et la qualité des substrats comme paramètres arrivent à prédire assez bien l'évolution des stocks des MOS.

Effet du Changement climatique sur la qualité (morphologie et composition chimique) du système racinaire

L'étude de Silver & Miya, (2001) montre que la décomposition des racines dépend principalement de la qualité des racines et secondairement du climat où se produit la décomposition. Cette qualité est définie par les caractéristiques chimiques des tissus (carbone, azote, fibres pariétales...). Pourtant la morphologie des racines (diamètre, longueur, densité, finesse...) influence aussi la décomposition. Les travaux de Personeni & Loiseau, (2004, 2005) ont aussi montré que la qualité des litières racinaires de graminées formées affectait le renouvellement de carbone dans le sol. Des racines avec des tissus denses, une faible longueur spécifique racinaire, un diamètre et des teneurs en fibres pariétales importants sont le reflet pour la plante d'une stratégie de conservation des nutriments. Ces caractéristiques ont tendance à ralentir le renouvellement des MOS. A l'inverse des racines fines, peu denses et contenant peu de fibres reflètent une stratégie d'acquisition rapide des nutriments. Ces traits ont plutôt tendance à accélérer le renouvellement des MOS. De plus il a été montré que le climat peut affecter la qualité des litières racinaires. Ces effets peuvent affecter la qualité chimique en augmentant le C : N des racines sous CO₂ élevé (Loiseau & Soussana, 1999 ; Milchunas et al., 2005a,b) ou en diminuant la proportion de fibres pariétales ou en augmentant la proportion des sucres solubles (Milchunas et al., 2005a,b). La morphologie peut aussi être affectée. Une limitation en eau du sol engendrée par un réchauffement de l'air

et/ou par une réduction des précipitations peut induire une élongation racinaire afin d'augmenter l'acquisition en eau (Aanderud et al., 2003). Cette élongation s'accompagne souvent d'une diminution de la densité des tissus racinaires et de la durée de vie (Fitter et al., 1998, 1999).

Malgré l'importance de la qualité des litières sur l'évolution des MOS, l'effet du changement climatique sur la qualité des litières racinaires est encore discuté et l'effet de l'interaction (augmentation de la température de l'air et de la concentration atmosphérique en CO₂, diminution des précipitations) sur la qualité de la litière racinaire prairiale est inconnu. De plus, la qualité des entrées va aussi dépendre des espèces formant les litières racinaires (Wardle & Van der Putten, 2002) et de leur propre réponse au changement climatique.

Effet du Changement climatique sur la quantité des MOS

La littérature est assez abondante sur les effets séparés d'une hausse de la température de l'air et d'une diminution des précipitations sur la quantité de MOS dans le sol et sur les entrées de litières. Rustad et al., (2001) montrent qu'une augmentation de la température augmente la productivité de la plupart des écosystèmes et accélère la décomposition des MOS à même teneur en eau. En effet, une réduction des précipitations diminue la teneur en eau du sol et diminue la productivité (Chapin et al., 2002) et la décomposition des MOS (Swift et al., 1979). L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ a des effets plus contrastés. Luo et al., (2006) montrent de manière globale une augmentation de la productivité des prairies de 15%. Toutefois, la littérature montre aussi une diminution de l'effet fertilisant du CO₂ par l'hypothèse de Progressive Nitrogen Limitation (PNL, Luo, 2004) qui veut que l'effet d'augmentation de la productivité diminue voire s'estompe avec le temps. En effet, suite à une augmentation de la production sous CO₂ élevé, l'azote serait immobilisé dans la biomasse et les litières. L'azote deviendrait ensuite limitant pour la croissance de la plante. Sous CO₂ élevé, après 12 années de traitement Drake et al., (2011) montre toujours un effet CO₂ sur la productivité et montre que la PNL n'est pas présente dans son étude. Les auteurs ont montré que l'allocation de carbone au niveau aérien et souterrain a augmenté la demande en nutriment, entraînant une augmentation de la minéralisation des MOS. Cette étude est la première in situ, après la théorie du mining (Fontaine et al., 2011) à montrer que la demande en nutriment peut contrôler la minéralisation des MOS.

Sur prairie permanente, les entrées de litières se font principalement par le système racinaire. Les effets du changement climatique en interaction (augmentation de la température de l'air, diminution des précipitations, augmentation de la concentration atmosphérique en

CO₂) sur le système souterrain sont encore en débat. Wan et al., (2007) observent que la respiration du sol est stimulée par la température et le CO₂ mais que l'eau du sol en tant que variable et facteur climatique (réduction ou ajout de précipitations) apparaît comme un déterminant majeur de la respiration du sol. L'augmentation de la teneur en eau du sol accroît la respiration du sol. Garten et al., (2009) montrent aussi cet effet limitant de la teneur en eau du sol sur la respiration du sol et la décomposition des MOS. Sur les MOS, Pendall et al., (2011) montrent aussi que la décomposition est accélérée par l'ajout de CO₂ et que le stock de carbone diminue sous CO₂ élevé. Sous réchauffement de l'air, le stock de MOS augmente car le taux de décomposition diminue dû à une diminution de la teneur en eau du sol.

Notre étude est la première à faire le lien entre la quantité de MOS et la demande en nutriment dans une prairie permanente soumise au changement climatique. Basé sur la productivité aérienne de cette prairie soumise au changement climatique (Cantarel et al., 2011, soumis) qui montre un effet négatif sur le long terme du réchauffement de l'air et un léger effet positif de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂, nous faisons l'hypothèse que la quantité de racine sera aussi négativement affectée par le réchauffement et que le CO₂ devrait ré-augmenter la production racinaire. Suite à cette hypothèse et en suivant la théorie du « mining » (Fontaine et al., 2011), comme la production devrait diminuer sous réchauffement alors la demande en azote devrait aussi diminuer et la quantité de MOS devrait ainsi augmenter. A l'inverse, comme l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ aurait pour effet de stimuler la production racinaire alors la demande en azote et le déstockage des MOS devraient augmenter, diminuant la quantité des MOS. Toutefois, la disponibilité en nutriment et donc le processus de mining dépendront aussi de la réponse au changement climatique des racines en termes de qualité et de morphologie. En effet si le réchauffement induit une augmentation de la finesse racinaire pour maintenir ou augmenter l'acquisition des nutriments, alors, malgré la diminution de biomasse racinaire et donc de besoin en nutriments, la disponibilité en nutriments pourrait diminuer et entraîner une minéralisation des MOS.

Matériels et méthodes

Dispositif

Le site d'étude et le dispositif expérimental sont décrits dans Bloor et al., (2010). Brièvement, le système d'étude est une prairie permanente dans le Massif Central en France (site 1, Theix, France, 45°43'N, 03°01'E, 850m a.s.l.) dominée par des graminées telles que *Agrostis capillaris*, *Elytrigia repens* et *Festuca arundinacea* et le climat est semi-continentale (température moyenne annuelle = 8.7°C, précipitation = 780mm).

En Novembre 2004, 80 monolithes (0.5m*0.5m, 0.4m de profondeur) ont été prélevés sur le site 1 et installés dans des boîtes en acier avec le fond perforé pour le drainage. Après une acclimatation de 6 mois, les monolithes ont été à nouveau enterrés. 20 monolithes sont restés au site 1 (Contrôle, C) et les autres ont été transférés et enterrés en plaine (site 2, Clermont-Ferrand, France, 45°46'N, 03°08'E, 350m a.s.l., température moyenne annuelle = 12.1°C). Les monolithes sont regroupés par 4 et forme une unité expérimentale ou anneau. Cette expérimentation dispose ainsi de 5 anneaux contrôles au site 1 et 15 anneaux au site 2. 4 traitements climatiques sont ainsi obtenus: C (Contrôle sur le site 1), T (augmentation de la température de $\approx 3.5^\circ\text{C}$ par gradient altitudinal au site 2 avec le même apport d'eau que C par arrosage régulier), TD ($+3.5^\circ\text{C}$ avec une réduction de 20% des précipitations estivales grâce à des écrans de pluie), TDCO₂ ($+3.5^\circ\text{C}$, -20% d'eau et +200ppm de CO₂ atmosphérique). Toutes les unités expérimentales sont entourées d'anneau par lesquels de l'air non enrichi ou enrichi en CO₂ est insufflé grâce au système Mini-Face (Miglietta et al., 2001). Les traitements climatiques ont débuté en Avril 2005 et se sont finis en Avril 2010. La partie aérienne des monolithes a été fauchée 2 fois par an à 5cm du sol au printemps et à l'automne.

Prélèvement et analyse chimique.

Sur deux monolithes par anneau (n=20*2), après avoir supprimé la partie aérienne et les collets, deux carottages de 8cm de diamètre sur toute la profondeur ont été réalisés. Les deux carottes ont été séparées en 3 strates (0-10cm, 10-20cm et 20-40cm). Puis les deux carottes prélevées sont séparées dans l'analyse.

Les strates de la première carotte (« Quantité ») ont ensuite été lavées sur des tamis de 1mm, 200 μm et 50 μm et par principe de densimétrie (Loiseau & Soussana, 1999) différents compartiments sont séparés: les racines, les rhizomes, la matière organique grossière (POMc>1mm), la matière organique fine (POMf>200 μm), les matières organiques agrégées (AOM>50 μm), les sables grossiers (>1mm) et fins (>200 μm). Les compartiments sont ensuite

séchés à l'étuve à 60°C pendant 48h puis pesés. Enfin les échantillons sont broyés à l'aide d'un broyeur à bille et la teneur en carbone et azote est obtenue par une analyse élémentaire (CarloErba, Milan, It). La masse et la teneur en carbone et azote ont aussi été réalisés (Bloor et al., 2010 ; Cantarel et al., 2011, soumis).

La deuxième carotte (« Qualité ») est aussi lavée mais uniquement sur un tamis de 1mm afin de ne conserver que les racines. Deux sous-échantillons ont ensuite réalisés. Le premier est conservé au frais afin de réaliser des analyses morphologiques et le deuxième est séché à l'étuve à 60°C pendant 48h puis pesé et broyé au Cyclotec (Foss) afin de réaliser les analyses des parois.

Les analyses morphologiques

Un échantillon de racines fraîches est coloré une nuit dans du bleu de méthylène. Puis l'échantillon est délicatement étalé sur une toile à bluter puis sur un transparent. Ce transparent est numérisé. Puis l'image est analysée par le logiciel WinRhizo 2002c Pro (Régent Instrument INC., Ca) (Revaillet & Picon-Cochard, 2005). Cette analyse numérique permet d'obtenir la longueur, le diamètre, la répartition dans les classes de diamètres. Enfin l'échantillon est séché à l'étuve à 60°C pendant 48h puis pesé. Ceci permet ensuite de déterminer par calcul la SRL (longueur spécifique racinaire, $m\ g^{-1}$), le volume (cm^3), la densité des tissus ($g\ cm^{-3}$) et la finesse des racines ($m\ cm^{-3}$).

Les composés pariétaux

La méthode utilisée Fibersac (Ankom) est basée sur la technique de Van Soest, (1963) qui consiste en une succession d'étapes de digestions par des attaques acides (neutres à très concentré), de filtrations, de séchages et de pesées. Elle permet de calculer les teneurs en pourcentage de matière sèche de NDF (neutral detergent fiber), ADF (acid detergent fiber), ADL (acid detergent lignin)=lignine, cellulose=ADF-ADL, hémicellulose=NDF-ADF. Ces calculs sont ensuite corrigés par la teneur en cendres obtenus après 12heures à 550°C.

Analyses statistiques

La masse, la teneur en carbone et en azote et les caractéristiques de morphologie racinaires pour les compartiments racines, rhizomes, POMc, POMf et AOM ont été analyse grâce à un GLM avec pour effet principal le traitement. La strate a été incluse dans la répétition (unité: anneau). De plus les trois strates sont différentes en taille. Pour l'effet strate, comme la strate 20-40cm est deux fois plus grosse que les deux autres, les masses dans les différents compartiments ont été divisées par deux pour ramener à même volume afin de réaliser la comparaison statistique (les valeurs dans les graphiques sont les valeurs non transformées).

L'interaction traitement*strate n'a pas pu être testée car il aurait fallu au moins un autre carottage par anneau avec les mêmes mesures. Seule la masse racinaire a été mesurée sur les deux carottes. Pour cette variable, aucune différence significative n'a été mesurée entre les deux carottes et la masse racinaire présentée est la moyenne des deux pseudo-répliques. L'effet des traitements climatiques a ensuite été testé par strate. La comparaison entre traitement (Post hoc) a été effectuée à l'aide d'un test de rang (Tukey HSD). L'effet des déterminants climatiques sont analysés de la façon suivante: Réchauffement : C vs T, Réduction des précipitations estivales : T vs TD, l'effet de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ : TD vs TDCO₂ et le changement climatique global : C vs TDCO₂. Des tests de régressions ont été effectués ainsi que des comparaisons de lignes de régression. Lorsque cela s'avérait nécessaire, les données ont été transformées par la racine carrée, logarithme ou arcsinus pour les pourcentages pour les normaliser avant d'effectuer les tests statistiques (Statgraphics Plus 4.1, Statistical Graphics Corp., Maryland, USA).

Résultats

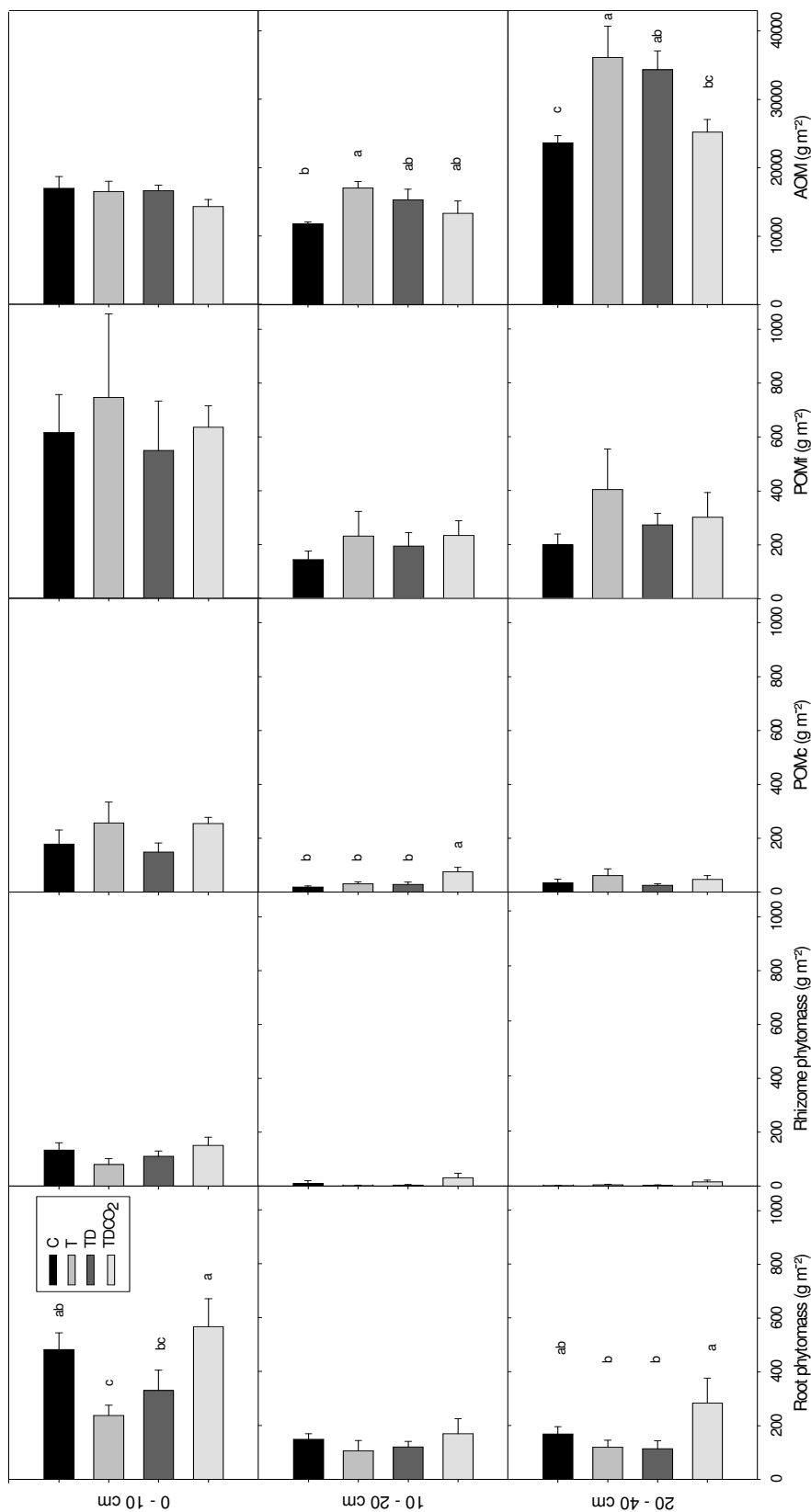


Figure 42 : Masse (g m⁻²) des différents compartiments (Racine, Rhizome, POMc, POMf, AOM) pour les trois strates (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les traitements climatiques (C, T, TD et TDCO₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif.

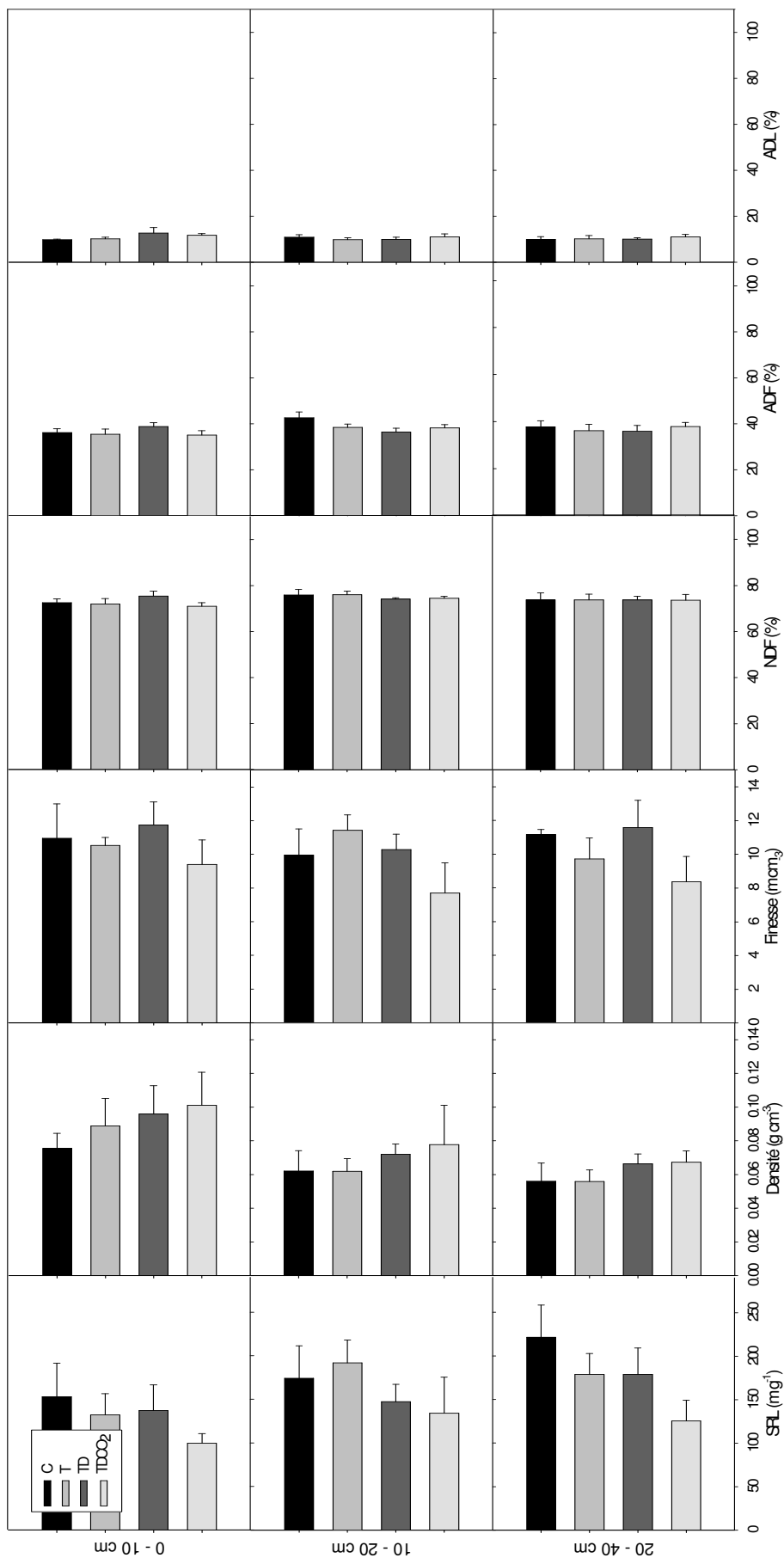


Figure 43 : SRL (longueur spécifique racinaire, m g⁻¹), densité des fissus racinaires (g cm⁻³), finesse (m cm⁻³), teneur en NDF, ADF et ADL sans les cendres des racines dans les trois strates (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les traitements climatiques (C, T, TD et TDCO₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif.

Tableau 21 : Résultats statistiques (ddl : degré de liberté ; F : valeur de Fisher ; p : p-value avec n.s. non significatif ; *p<0.05 ; **p<0.01 ; *p<0.001, n=5) des effets des traitements climatiques et des strates pour l'ensemble de la carotte de sol (« Quantité ») et l'effet des traitements par strate (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les variables de teneur en carbone (%C), en azote (%N), le ratio C/N, la masse (g m⁻²) et la quantité de C ou de N (g m⁻²) pour les compartiments racine, POMc, POMf et AOM (Aucune analyse chimique n'est faite sur les rhizomes)**

Variable	Compartiment	Traitement		Strate		Strate					
		ddl:3		ddl:40		0-10		10-20		20-40	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Masse	Rhizome	2.8	n.s.	-	-	-	-	-	-	-	-
%C	Racine	1.1	n.s.	1	n.s.	2	n.s.	2.1	n.s.	0.5	n.s.
	POMc	3.8	*	3.4	**	1.7	n.s.	0.8	n.s.	3.6	*
	POMf	0.2	n.s.	0.8	n.s.	0.3	n.s.	0.4	n.s.	0.3	n.s.
	AOM	2	n.s.	1.9	n.s.	1.2	n.s.	0.1	n.s.	2	n.s.
%N	Racine	0.8	n.s.	1.7	n.s.	1	n.s.	1.1	n.s.	0.3	n.s.
	POMc	0.6	n.s.	1.4	n.s.	0.7	n.s.	0.4	n.s.	2.7	n.s.
	POMf	4.2	*	1.2	n.s.	13.1	***	0.7	n.s.	0.6	n.s.
	AOM	2	n.s.	1.8	n.s.	1.3	n.s.	0.1	n.s.	2.2	n.s.
C/N	Racine	0.9	n.s.	0.1	n.s.	0.8	n.s.	1	n.s.	0.7	n.s.
	POMc	0.8	n.s.	0.7	n.s.	1.4	n.s.	0.4	n.s.	0.5	n.s.
	POMf	1.8	n.s.	0.4	n.s.	2.9	n.s.	1.8	n.s.	0.4	n.s.
	AOM	2.1	n.s.	2	n.s.	1.9	n.s.	1.4	n.s.	0.5	n.s.
Masse (g m ⁻²)	Racine	4.4	*	2.2	*	4.9	*	0.9	n.s.	3	n.s.
	POMc	2.6	n.s.	3.9	**	1.9	n.s.	2.1	**	2.1	n.s.
	POMf	0.3	n.s.	0.9	n.s.	0.4	n.s.	0.6	n.s.	0.7	n.s.
	AOM	13.9	***	2.4	*	0.3	n.s.	0.5	n.s.	5.6	**
C (g m ⁻²)	Racine	4.3	*	2.1	n.s.	4.9	*	0.8	n.s.	3	n.s.
	POMc	3	n.s.	4.4	**	1.8	n.s.	3.2	*	2	n.s.
	POMf	0.4	n.s.	1.5	n.s.	0.3	n.s.	0.6	n.s.	0.8	n.s.
	AOM	2.5	n.s.	2.7	*	0.1	n.s.	0.4	n.s.	5.4	**
N (g m ⁻²)	Racine	3.4	*	1.6	n.s.	3.5	*	0.5	n.s.	1.9	n.s.
	POMc	2.8	n.s.	4.4	**	1.6	n.s.	3	n.s.	1.9	n.s.
	POMf	0.7	n.s.	1.1	n.s.	0.5	n.s.	0.7	n.s.	1.2	n.s.
	AOM	3.2	*	2	n.s.	0.4	n.s.	0.5	n.s.	5.25	*

Tableau 22 : Résultats statistiques (ddl : degré de liberté ; F : valeur de Fisher ; p : p-value avec n.s. non significatif ; *p<0.05 ; **p<0.01 ; *p<0.001, n=5) des effets des traitements climatiques et des strates pour l'ensemble de la carotte de sol (« Qualité ») et l'effet des traitements par strate (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les variables : SRL (longueur spécifique racinaire, m g⁻¹), densité des tissus racinaires (g cm⁻³), finesse (m cm⁻³), teneur en NDF, ADF, ADL sans les cendres (%).**

Compartiment	Traitement		Strate		Strate					
	ddl:3		ddl:40		0-10		10-20		20-40	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
SRL (m g ⁻¹)	1.6	n.s.	0.4	n.s.	0.8	n.s.	0.8	n.s.	2.2	n.s.
Densité (g cm ⁻³)	1.5	n.s.	1.2	n.s.	0.6	n.s.	0.4	n.s.	0.8	n.s.
Finesse (m cm ⁻³)	1.6	n.s.	0.3	n.s.	0.6	n.s.	1.6	n.s.	1.6	n.s.
NDF	0.2	n.s.	0.5	n.s.	1.1	n.s.	0.5	n.s.	0.1	n.s.
ADF	0.7	n.s.	0.8	n.s.	1.0	n.s.	2.8	n.s.	0.9	n.s.
ADL	0.6	n.s.	0.5	n.s.	1.4	n.s.	0.4	n.s.	0.2	n.s.

Dans les carottes prélevées, la quantité de sable supérieur à 1mm et à 200µm n'est pas différente entre traitement. Les sables de 200µm représentent par strate 20.9kg m⁻². Les sables supérieurs à 1mm représentent 17.1kg m⁻² dans la première strate et 54.1kg m⁻² dans les deux suivantes. (Pour les deux types de sables, la strate 20-40cm est divisée en deux pour ramener à même volume). La figure 42 montre la répartition des autres compartiments dans les trois strates et pour les quatre traitements climatiques. Dans l'ensemble, la masse des différents compartiments diminue avec la strate. Pour les racines et les POMc (Figure 42 et Tableau 21), la masse de ces compartiments est plus importante dans la strate 0-10cm que les deux autres. Pour les AOM, en ramenant la masse à même volume observé (en divisant par deux la strate 20-40cm), la quantité diminue légèrement avec la profondeur et représente 15.1kg m⁻².

Pour les racines (Figure 42), elles représentent 482 g m⁻² pour le contrôle au site 1 dans la strate 0-10cm de surface. Le réchauffement diminue significativement de 52% cette quantité. La réduction des précipitations n'a pas d'effet, en revanche l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ ré-augmente la quantité de racine pour revenir au même niveau que le contrôle à 566 g m⁻². Dans la strate 10-20cm, il n'y a pas de différence entre traitement avec en moyenne 136 g m⁻². Pour la strate 20-40cm, la quantité de racine est de en moyenne 134g.m⁻² avec une augmentation significative jusqu'à 284g m⁻² pour le traitement TDCO₂. Les rhizomes sont surtout en surface (0-10cm) avec 119g m⁻².

Les POMc (Figure 42) qui représentent la matière organique >1mm en cours de dégradation sont surtout situées en surface avec 209g m⁻² car elles proviennent des racines et de fragments des parties aériennes. Dans la strate 10-20, la quantité de POMc (75 g m⁻²) en

TDCO₂ est supérieure de 300% à la quantité dans les trois autres traitements. Pour les POMf, la quantité semble décroître avec la profondeur mais la différence n'est pas significative avec 636, 200 et 295g m⁻² pour les trois strates 0-10, 10-20 et 20-40cm. La quantité d'AOM augmente sensiblement avec le réchauffement dans la strate 10-20 de 11.8 à 17kg m⁻². Dans la strate 20-40, le réchauffement induit aussi une augmentation significative passant de 23.6kg.m⁻² pour C à 36.1kg m⁻² pour T et 34.3kg m⁻² pour TD. L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ tend à diminuer cette quantité à 25.2kg m⁻².

Le tableau 22 ne montre aucun effet des traitements et des strates sur les analyses chimiques et morphologiques des racines. La figure 43 montre que la composition pariétale est très peu variable contrairement à la morphologie qui est plus variable en fonction des traitements et des strates. C'est pourquoi on note une légère tendance (p<0.10) d'une diminution de la SRL et de la finesse racinaire sous TDCO₂ et d'un maintien voire d'une augmentation de la SRL avec la profondeur. De plus, la proportion de « grosse » (résultat non présenté : tri réalisé manuellement, racine n'étant pas reliée à une racine plus grosse en comparaison aux racines plus « fines » ou ramifiées) racine augmente légèrement (p=0.06) sous TDCO₂ dans la strate 0-10cm comparé au contrôle passant de 23 à 47%.

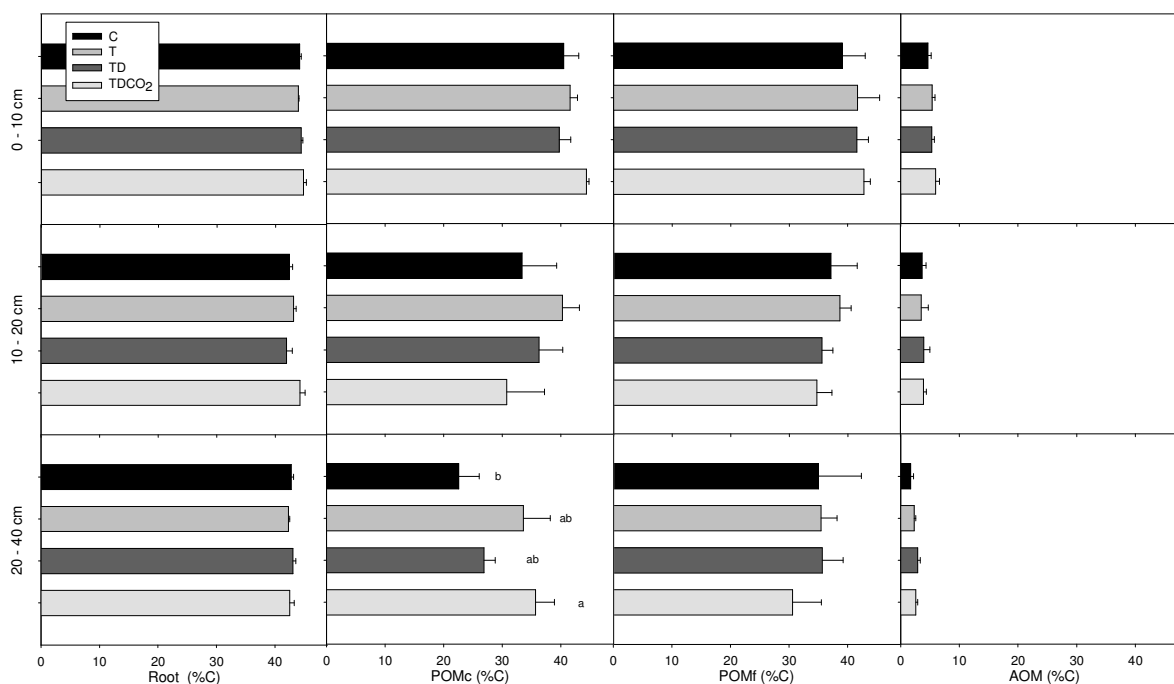


Figure 44 : Teneur en carbone (%C) des différents compartiments (Racine, POMc, POMf, AOM) pour les trois strates (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les traitements climatiques (C, T, TD et TDCO₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif.

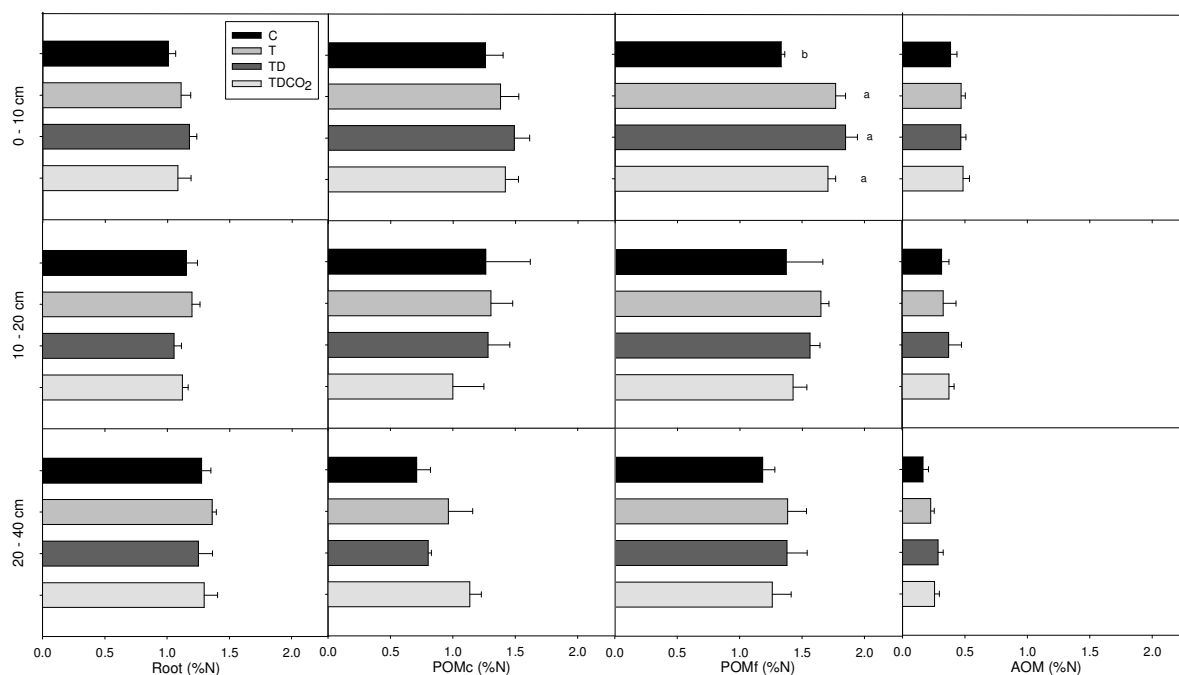


Figure 45 : Teneur en azote (%N) des différents compartiments (Racine, POMc, POMf, AOM) pour les trois strates (0-10 ; 10-20 ; 20-40cm) pour les traitements climatiques (C, T, TD et TDCO₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif.

Les figures 44 et 45 montrent les teneurs en carbone et azote dans les différents compartiments. De manière générale, on observe peu d'effet (Tableau 21) des strates et des traitements sur ces compartiments. Le ratio C : N n'est pas présenté car aucun effet n'est constaté. Les racines ont une teneur en azote de 1.18% (C/N=37.3) quelque soit le traitement et la strate observés. Pour les POMc, dans les deux premières strates, la teneur en carbone 38.5% et azote 1.30% ne varient pas. La teneur en carbone diminue significativement dans la strate du fond à 28.3% et légèrement pour l'azote 0.9. Les teneurs en carbone sont plus faibles en C et TD (32.1 et 34.7%) que pour TDCO₂ et T (36.9 et 38.5%). Pour les POMf, on observe aucune différence avec 37.5% de carbone et un C/N de 25.5 quelque soit la strate et le traitement. Toutefois, le réchauffement induit dans la strate 0-10 une augmentation de la teneur en azote passant de 1.33% pour C et 1.77% en moyenne pour le site 2. La teneur en azote et en carbone sont respectivement de 0.34% et 3.82% dans les AOM quels que soient la strate et le traitement.

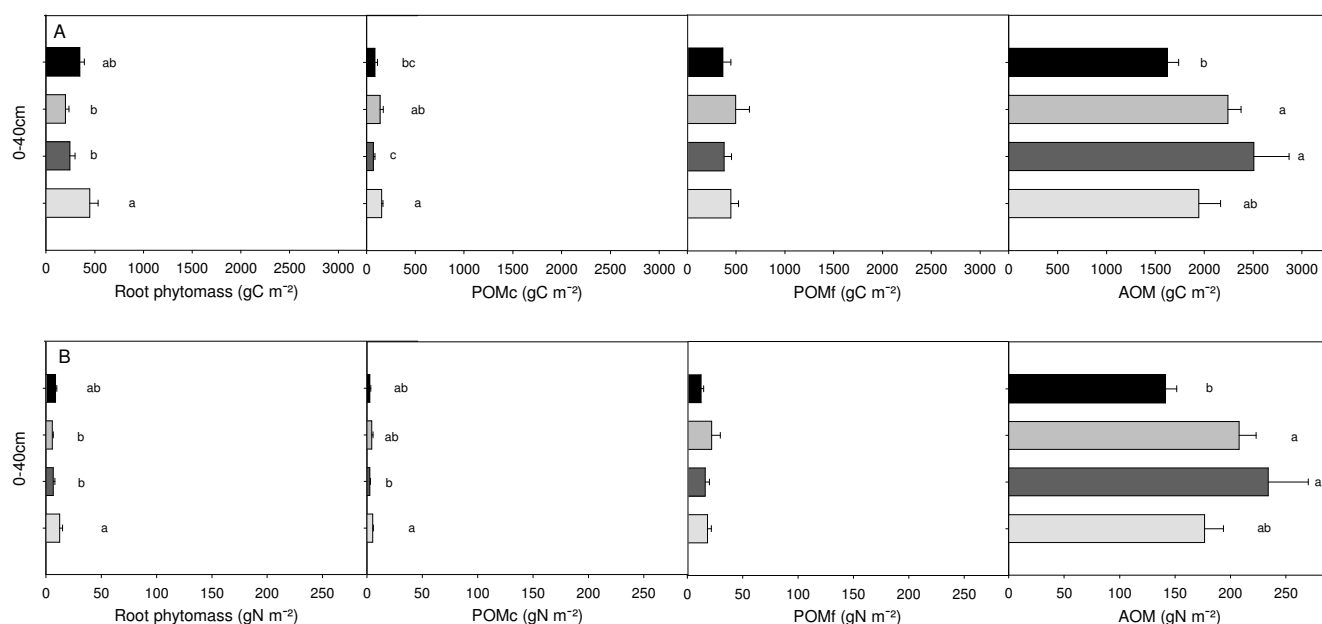


Figure 46 : Quantité (g m⁻²) de carbone (C) (A) et d'azote (N) (B) dans les différents compartiments (Racine, POMc, POMf, AOM) pour l'ensemble du profil pour les traitements climatiques (C, T, TD et TDCO₂) (moyenne + erreur standard, n=5). Les lettres en minuscules représentent le résultat des tests de rang lorsque l'effet traitement est significatif.

Comme les teneurs en azote et en carbone sont dans l'ensemble peu affectées par les strates et les traitements, il est normal que les quantités de carbone et d'azote aient des schémas de réponse similaire à la masse de chaque compartiment. C'est pourquoi la figure 46 représente la quantité d'azote et de carbone par compartiments et cumulée sur l'ensemble des strates. Tout d'abord, la figure 46 montre que la quantité d'azote et de carbone dans la matière organique agrégée (AOM) est très importante et est bien supérieur aux trois autres compartiments. L'azote et le carbone dans AOM représentent respectivement en moyenne 190g m⁻² et 2079g m⁻² comparé au maximum de 22g m⁻² observé dans POMf sous le traitement T pour l'azote et de 450g m⁻² de carbone pour les racines sous TDCO₂. Aucun effet n'est observé pour les POMf avec 422g m⁻² de carbone et 17.2g m⁻² d'azote. Pour les autres compartiments, le carbone et l'azote répondent de la même manière aux traitements climatiques. Le réchauffement induit une diminution de la masse de carbone et d'azote pour les racines passant de 348g m⁻² à 220g m⁻² pour le carbone et de 8.7g m⁻² à 5.6g m⁻² pour l'azote. La réduction des précipitations n'induit aucun effet. L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ augmente les quantités de carbone à 450g m⁻² et à 12.2g m⁻² pour l'azote. Pour les POMc, le réchauffement de l'air augmente significativement la quantité de carbone de 88g m⁻² à 140g m⁻² et une tendance similaire est observée pour l'azote passant de 2.6g m⁻² à 4.4g m⁻². La sécheresse tend à diminuer à nouveau pour ramener à une

quantité équivalente au contrôle. L'ajout du CO₂ augmente de nouveau pour être similaire au traitement réchauffé.

Dans le compartiment AOM (Figure 46), le réchauffement augmente la quantité d'azote et de carbone passant respectivement de 141g m⁻² à 208g m⁻² et de 1624g m⁻² à 2241g m⁻². La quantité d'azote et de carbone dans l'AOM répondent de manière inverse à celle des racines. La réduction des précipitations n'a pas d'effet et le CO₂ tend à diminuer ces quantités au niveau du contrôle avec 177g m⁻² pour l'azote et 1944g m⁻² pour le carbone.

La figure 47 montre une relation significativement négative entre la quantité d'azote présente dans les exportations lors des fauches réalisées entre 2005 et 2009, dans la biomasse aérienne, les collets et les racines à la destruction en avril 2010 et la quantité d'azote présente dans la matière organique agrégée (AOM). Les traitements n'ont pas d'effet sur la pente ou sur l'intercepte de la régression.

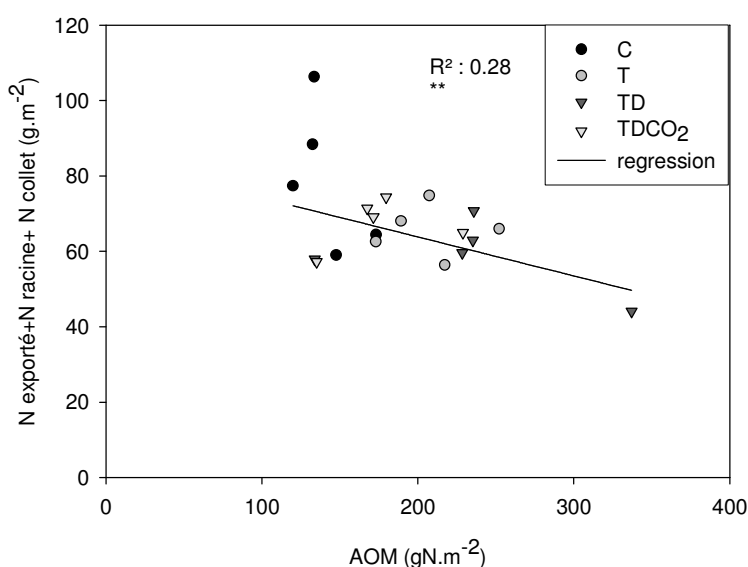


Figure 47 : Relation entre la quantité (g m⁻²) d'azote dans les exportations des fauches entre 2005 et 2009, dans la biomasse aérienne, les collets et les racines à la destruction en avril 2010 et la quantité (g m⁻²) d'azote présente dans la matière organique agrégée (AOM) pour les quatre traitements climatique C, T, TD et TDCO₂ (Coefficient de détermination R² et p-value (n.s. non significatif ; *p<0.05 ; **p<0.01 ; ***p<0.001, n=5)

Discussion

Dans cette étude, nous avons trouvé, après 5 ans de changement climatique, une relation négative significative (Figure 47) entre l'azote ou le carbone contenu dans la fraction AOM du sol et la somme d'azote ou de carbone contenue dans les exportations lors des fauches réalisées durant les 5 années et la biomasse végétale sur pied lors de la destruction en avril 2010. Après l'étude sur forêt de Drake et al., (2011) soumise à une simple fumigation en CO₂ depuis 12 ans, ces résultats sont les premiers in situ à confirmer l'hypothèse de « mining » (Fontaine et al., 2011). Ces résultats montrent que la demande en nutriments par la plante (exportations + biomasse sur pied) est un déterminant principal dans le processus de minéralisation des MOS. Sur notre dispositif, Cantarel et al., (2011, soumis) ont montré une augmentation de la production aérienne les deux premières années pour les trois traitements T, TD et TDCO₂ comparé à C. On peut supposer que la demande en nutriments était importante et a favorisé une minéralisation des MOS. Puis l'effet du réchauffement s'est inversé diminuant la production aérienne. On peut supposer que, la demande en nutriments diminuant, le stockage dans les MOS a augmenté. Cet effet a été annulé par l'augmentation de la production aérienne et souterraine sous TDCO₂ qui a augmenté la production aérienne et la biomasse souterraine et par la même la demande en nutriment. Un autre effet a pu s'ajouter. La rhizodéposition a pu augmenter sous CO₂ élevé (Pendall et al., 2004, 2008) et stimuler les micro-organismes responsables du priming-effect (Fontaine et al., 2007).

Notre étude montre aussi que le réchauffement (T vs C) de l'air induit pour une prairie permanente un stockage de carbone et d'azote de respectivement 617 et 67g m⁻², soit 1.2tC ha⁻¹ an⁻¹ et 134kgN ha⁻¹ an⁻¹. L'effet de la réduction des précipitations n'a eu aucun effet. L'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique a provoqué un déstockage de 564gC m⁻² et 58 gN m⁻² comparé à (TDCO₂ vs TD) soit 1.1tC ha⁻¹ an⁻¹ et 116kgN ha⁻¹ an⁻¹. Les deux processus semblent se compenser totalement d'un point de vue quantitatif. Toutefois, concernant le carbone, le dé/stockage est important comparé à la synthèse de Schultze et al., (2009), où les auteurs montrent qu'en prairie avec des mesures de flux, le stockage ou déstockage est de l'ordre de la centaine de kgC ha⁻¹ an⁻¹. Toutefois, les ordres de grandeur de stockage en prairie peuvent atteindre 0.8 tC ha⁻¹ an⁻¹ et le déstockage en passant des prairies ou cultures peut atteindre plus de 1.3 tC ha⁻¹ an⁻¹ (INRA, 2002). Ces résultats montrent que le réchauffement de l'air pourrait favoriser le stockage de carbone ou d'azote dans les MOS, contrairement à l'hypothèse qui veut que l'augmentation de la température à même teneur en eau accélère la décomposition des MOS et que l'augmentation de la concentration

en CO₂ atmosphérique par l'effet fertilisant sur la productivité favorise le stockage dans les MOS. Notre expérience souligne le besoin de considérer les changements dans le système atmosphère-sol-rhizosphère-plante de l'écosystème prairial qui incluent les effets en interaction des facteurs environnementaux (température, précipitations, eau du sol, CO₂) et de la gestion sur la réponse individuel des espèces, de la communauté végétale et microbienne et sur l'évolutions des MOS qui gouvernement sur le long terme les changements des fonctions de l'écosystème.

De plus, avec un C :N de 11, le compartiment AOM est bien accessible pour les microorganismes. Il faut noter qu'une partie du carbone et de l'azote a pu être respirée ou immobilisée par la biomasse microbienne, fixée par des légumineuses ou émise sous forme de N₂O ou NO_x. Ces différents flux (gain ou perte de matière) n'ont pas été mesurés lors de cette étude. Toutefois les pertes sous forme gazeuse ne représentent qu'une part infime des flux d'azote (quelques kg ha⁻¹ an⁻¹). En effet, d'après l'étude de Cantarel et al., (2011b) où les auteurs ont mesuré ponctuellement les flux de N₂O et NO_x durant deux années, les résultats suggèrent que la sortie d'azote représente moins de 1kgN ha⁻¹ an⁻¹. La variation de ces flux ne peut pas expliquer les quantités stockées ou déstockées. Les légumineuses peuvent avoir apporté une part importante de l'azote suivant les différents traitements climatiques. En effet, sur le long terme, la diversité spécifique n'a pas été affectée mais la contribution des légumineuses est passée de 2-3% à 10% dans les traitements (T, TD, TDCO₂) au dépend des graminées très dominantes (passant de 90 à 80%) (Cantarel et al., 2011, soumis). Une part non négligeable car elle pourrait représentée 700kgC ha⁻¹ (Fontaine et al., 2011), est la biomasse microbienne. Cette composante n'a pas été mesurée mais sous une steppe avec un traitement d'irrigation et de fertilisation, Yan et al., (2010) n'observe pas de différence sur la biomasse microbienne tout comme Niklaus et al., (2003) sous CO₂ dans une prairie. Toutefois, la diversité fonctionnelle microbienne a pu être affectée et la respiration aussi.

Remarque : la fraction du sol <50µm n'a pas été analysée. Cette fraction comporte le carbone sous forme organo-minérale qui est le plus stable dans le sol (Balesdent, 1996). Elle peut représenter jusqu'à 80% du carbone du sol. Balesdent & Nys, (1996) montrent que les prairies peuvent stocker 67.5tC ha⁻¹ sur 0-30cm. Des analyses de sol provenant du même site montrent que le sol de notre prairie contient 119tC ha⁻¹ avec 40gC kg⁻¹ de sol (0-20cm) et 15gC kg⁻¹ (20-40cm). Les matières organiques particulaires (>50µm) comprennent 20% du C et la fraction <50µm en contient 80% (Communication personnelle de Frédérique Louault sur le site ORE de Theix). L'absence de la fraction <50µm pourrait expliquer pourquoi notre dispositif ne contient qu'entre 20 et 30tC ha⁻¹ dans les matières organiques particulaires.

D'un point de vue qualitatif, le compartiment racinaire n'a pas été affecté par les traitements climatiques. La qualité chimique avec les teneurs en azote et en carbone et les fibres pariétales n'ont pas varié quelque soit le traitement et la strate. De plus, la variabilité de

leur composition chimique est faible contrairement à celle des traits morphologiques. Une plus grande variabilité est observée sur les traits morphologiques entre traitements et strate reflétant une plus grande plasticité intra et/ou inter spécifique de ces caractéristiques. Toutefois, une légère tendance significative a été observée pour le traitement TDCO₂. Les racines sous TDCO₂ semblent être moins fines et avoir une plus petite SRL que les racines du contrôle (C) surtout en profondeur. De plus, la proportion de racines « grosses » est aussi légèrement plus importante en surface sous TDCO₂ que dans C. Cet effet pourrait provenir d'une émission plus importante de racines « grosses » ou primaire qui serait le reflet d'une dynamique de tallage plus importante (Communication personnelle de Lafarge M.). Cette augmentation de la dynamique de tallage pourrait être expliquée par l'augmentation de la productivité aérienne en 2009 (Cantarel et al., 2011, soumis). Comme la biomasse racinaire est aussi légèrement plus importante en profondeur sous TDCO₂ par rapport aux autres traitements ($p=0,059$), alors ces racines moins fines pourrait être le reflet d'une stratégie d'acquisition de l'eau en profondeur (« Foraging strategy ») (Fitter, 1987 ; Fitter et al., 1991 ; Aanderud et al., 2003). Ces résultats sont en accord avec l'augmentation de diamètre moyen observé sur des racines vivantes par le Minirhizotron pendant les trois premières années (Pilon et al., 2011 soumis, Partie 1).

Pour conclure, après cinq années de changement climatique, les caractéristiques morpho-chimiques des racines ont été peu affectées par les différents facteurs abiotiques. Toutefois, le fonctionnement de l'écosystème semble avoir été très perturbé. La production aérienne (Cantarel, 2011) et souterraine (Pilon et al., 2011, soumis) ont été affectées. Ces variations d'augmentation ou de diminution ont affecté les demandes en nutriments (azote) et ont favorisé respectivement la minéralisation ou l'immobilisation des MOS par les communautés microbiennes.

Remarque : L'utilisation dans l'unité de deux modèles stimulant le fonctionnement prairial ou l'évolution du carbone dans les sols montrent pour l'instant des résultats contradictoires avec une minéralisation accentuée par l'augmentation de la température et un stockage plus important sous TDCO₂ qui suit l'hypothèse de l'augmentation de la production et de la litière. Ces incohérences dans les résultats de ces modèles, montrent encore l'importance de la prise en compte des activités microbiennes dans les modèles biogéochimiques.

Les études qui portent sur des manipulations des facteurs climatiques en interaction (Wan et al., 2007 ; Garten et al., 2009 ; Andresen et al., 2009, 2010 ; Pendall et al., 2011) sur le long terme et leurs effets sur les écosystèmes terrestres et leur fonctionnement, commencent à donner les premiers résultats sur les mécanismes et les effets retours sur le changement climatique (Heimann & Reichstein, 2008). Il est certain que l'incorporation de ces résultats dans les modèles de prédiction augmentera leur précision (Bardgett et al., 2008).

Bilan de carbone dans la matière organique particulaire du sol

Résultats :	<ul style="list-style-type: none">- Composition chimique des racines inchangée, morphologie peu affectée- Diminution après 5 ans du compartiment racinaire sous réchauffement et augmentation sous l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂- Plus de racines grosses en surface et en profondeur sous TDCO₂ (Lien avec plus de tallage ou avec stratégie acquisition de l'eau)- Lien avec l'hypothèse de Fontaine et al., (2011) : la disponibilité en nutriment (azote) contrôle le (dé)stockage dans les MOS. Quantités exportées et présentes dans les AOM sont négativement corrélées- Stockage sous réchauffement et déstockage sous l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂, pas de différence avec le contrôle
Avantages :	<ul style="list-style-type: none">- Première fois que le bilan des matières organiques particulaires du sol est observé en prairie sous changement climatique après 5 ans- Intégration de la profondeur
Inconvénients :	<ul style="list-style-type: none">- Dispositif additif- Pas de mesures sur le compartiment <50µm qui est le plus stable et le plus important en quantité
Perspectives :	<ul style="list-style-type: none">- Quid du bilan de gaz à effet de serre- Utilisation des données pour validation de modèle

9^{ème} Chapitre :

Discussion

Cette thèse avait pour objectif de déterminer quels seront les impacts du changement climatique (augmentation de la température moyenne annuelle de l'air, diminution des précipitations estivales et augmentation de la concentration atmosphérique du CO₂) sur les différents processus souterrains d'une prairie permanente tels que la croissance, la mortalité et la décomposition racinaire ainsi que la respiration du sol. Ces processus sont les déterminants clés permettant le stockage du carbone dans le sol à court et moyen terme.

Nous nous sommes posés trois questions principales :

Quels sont les effets du changement climatique i) sur le renouvellement (dynamique, démographie) des racines dans l'écosystème prairial en analysant leur croissance, leur mortalité, leur durée de vie et le risque de mortalité associé ; ii) sur les traits racinaires morphologiques (diamètre, finesse, densité, SRL) ou sur la composition chimique (teneur en carbone, azote, fibres pariétales) ; iii) et enfin sur le bilan de carbone du sol en analysant les entrées provenant de la mortalité racinaire, les sorties résultant de la décomposition des litières racinaires et le stock par le fractionnement des matières organiques particulières ?

Notre expérimentation s'est basée sur le Clermont Climate Change Experiment qui permet d'étudier l'effet seul d'un réchauffement de l'air de 3.5°C (T), de l'effet combiné du réchauffement avec une réduction de 20% des précipitations estivales (TD) et de l'effet du changement climatique intégrant le réchauffement, la réduction des précipitations et une augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ (TDCO₂) sur des monolithes de prairie permanente. Ce dispositif a été mis en place au printemps 2005 et s'est terminé en 2010.

Cette expérimentation est l'une des premières permettant de comprendre le fonctionnement souterrain d'une prairie permanente soumise au changement climatique futur qui est l'interaction des trois facteurs (TDCO₂). Dans les études de Wan et al., (2007) et Garten et al., (2009), les auteurs se sont uniquement intéressés à la respiration du sol et à ses déterminants abiotiques comme la température et l'humidité du sol et au stock de carbone dans le sol. A l'heure actuelle, aucun résultat n'a été publié concernant l'étude du système racinaire et plus particulièrement sur l'évolution à court et moyen terme de la dynamique racinaire sous changement climatique, ainsi que des principaux déterminants du stockage de carbone dans le sol.

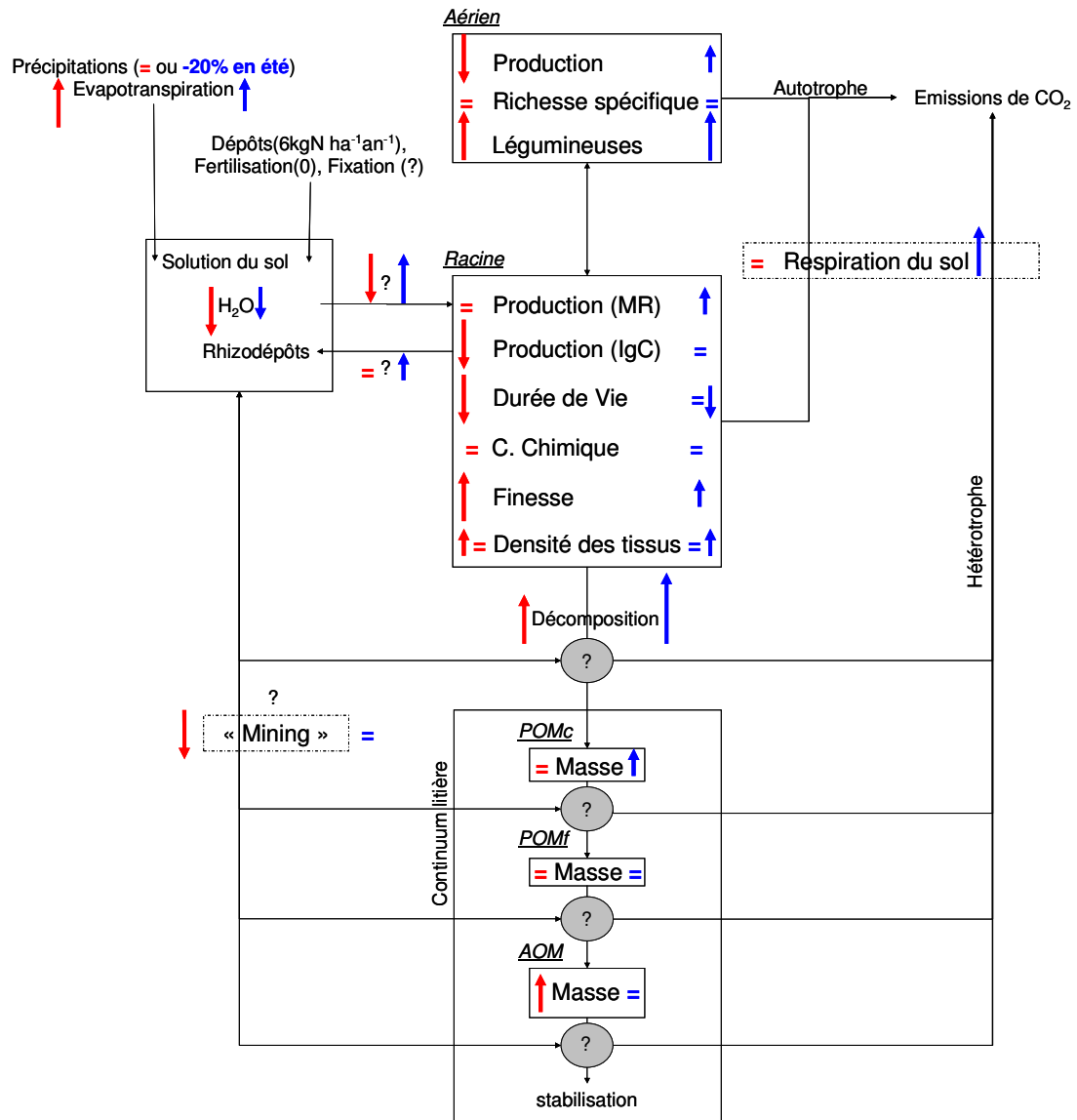


Figure 48: Schéma récapitulatif des principales tendances observées lors de cette thèse après 5 années de changement climatique sur la partie aérienne, racinaire et le continuum des litières (En rouge, effet du réchauffement C vs T, et en bleu, effet du changement climatique C vs TDCO₂) (Flèche : sens vers le haut effet positif, vers le bas effet négatif, la longueur représente l'intensité, MR : Minirhizotron, IgC : Ingrowth Core, ? : Hypothèse ou variable non mesurée, POM : Particule Organic Matter, c, coarse ou f, fine, AOM : Agregated Organic Matter, Disque grisé Communautés de décomposeurs, C. composition chimique %carbone, azote, fibres pariétales)

Les effets du changement climatique sur la dynamique racinaire

Variabilité intra-annuelle et interannuelle de la dynamique racinaire

L'étude de la dynamique racinaire a permis d'en évaluer les composantes : taux de croissance, de mortalité et durée de vie. La première de ces composantes (la croissance racinaire) affecte le renouvellement et la production racinaire. Le suivi de la croissance racinaire a été effectué grâce au Minirhizotron (MR) et à la méthode ingrowth core (IgC) durant 4 années pour le MR et un an pour l'IgC. Ce suivi montre que, sous climat tempéré, la dynamique des racines d'une prairie permanente est fortement saisonnière, ce qui a déjà été montré par de nombreuses études (e.g. Stuckey, 1941 ; Matthew et al., 1991 ; Fitter et al., 1996). Après la période hivernale pendant laquelle l'activité racinaire est quasi nulle, la croissance racinaire augmente au printemps et se stabilise en été. Le taux de croissance estivale est inférieur à celui du printemps. Puis, il diminue fortement en automne. Ce résultat confirme les travaux de Stuckey, (1941) et Mathew et al., (1991). Les travaux de Partel & Wilson, (2002), de Steinaker & Wilson, (2008) et de Steinaker et al., (2010) ont montré en plus que cette saisonnalité avait un optimum de croissance (Juillet) et que cet optimum de production racinaire est postérieur de un mois à celui de la partie aérienne dans le cas des prairies. Leurs travaux ont surtout montré que la croissance racinaire est peu (négativement) ou pas corrélée à l'humidité du sol mais qu'elle est principalement corrélée positivement à la température du sol. La saisonnalité de la croissance racinaire en prairie serait expliquée par la saisonnalité de la température du sol et du rayonnement (Edwards et al., 2004). L'effet de l'activité photosynthétique sur la croissance racinaire a aussi été démontré (Kuzyakov, 2006 ; Hogberg & Read, 2006). Les auteurs montrent que la photosynthèse est le principal déterminant de la croissance des racines. La croissance racinaire n'est possible que si du carbone arrive aux racines. Ce carbone provient essentiellement des produits de la photosynthèse, éventuellement d'une remobilisation des réserves carbonées, surtout au printemps, d'où le lien important avec la température et surtout le rayonnement. Les précipitations et l'humidité du sol expliquent peu la croissance racinaire (Steinaker & Wilson, 2008 ; Steinaker et al., 2010). Les auteurs supposent que cela provient du fait que pendant la phase de croissance l'eau n'est pas limitée. Toutefois, les relations entre la croissance et la température et l'humidité du sol sont différentes entre les espèces (Steinaker et al., 2010).

De plus, notre étude a montré une forte variabilité interannuelle de la dynamique racinaire. Cette variabilité est en lien avec les conditions climatiques observées et leur variabilité. La courbe de croissance racinaire semble dans notre étude liée à l'évolution de la

température de l'air mais ces deux dynamiques ne concordent pas entièrement. Le problème pourrait venir du fait que la température du sol n'a pas été mesurée dans tous les traitements et que l'on suppose que la température de l'air et la température dans la strate superficielle du sol sont assez proches. La température de l'air peut soit affecter la partie aérienne puis les racines par des changements d'allocation de carbone (Farrar & Williams, 1991 ; Wan et al., 2005), soit affecter la température du sol puis le fonctionnement racinaire (Fitter et al., 1998). Les optimums de croissance racinaire apparaissent dans notre étude à la fin du printemps et en automne (entre 15 et 20°C).

La variabilité interannuelle semble se stabiliser ou diminuer à moyen terme car après 4 et 5 ans d'expérimentation, aucune différence de masse racinaire n'est observée entre les deux prélèvements réalisés en mars 2009 et en avril 2010. Les mêmes effets des traitements sont observés entre ces deux dates avec une réduction induite par le réchauffement (-58%), aucun effet de la réduction des précipitations, un effet de +62% de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ et donc aucun effet du changement climatique (C vs TDCO₂).

Effets du réchauffement sur la dynamique racinaire

Le réchauffement a stimulé la production aérienne et donc les exportations de nutriments (azote) en 2006 (Cantarel et al., 2011, soumis). Cette augmentation a dû avoir pour conséquence un appauvrissement du sol car aucune fertilisation n'a été apportée. Cet appauvrissement pourrait être à l'origine de la diminution de la production aérienne observée les années suivantes, cad 2008 et 2009 (Figure 48). La stimulation de la production souterraine a été maintenue plus longtemps jusqu'en 2008. Ce maintien de la production racinaire pourrait s'expliquer par un changement d'allocation du carbone vers les racines (Farrar & Williams, 1991 ; Wan et al., 2005) pour permettre un maintien ou une augmentation de la capacité d'exploration et d'acquisition des nutriments, devenus limitants pour la plante. Ceci n'est qu'une hypothèse car l'allocation qui peut être estimée par du marquage isotopique ou par le ratio masse aérienne / masse souterraine n'a pas été mesurée. L'allocation au niveau souterrain a pu aussi être stimulée sous les traitements réchauffés par la diminution de la teneur en eau du sol (augmentation de l'évapotranspiration) qui a augmenté les besoins en eau et en nutriments et donc la croissance racinaire. Ce n'est qu'à partir de l'année 2009 que la production racinaire n'est plus stimulée (mesurée avec le minirhizotron) voire diminuée (ingrowth core) (Figure 48) sous un réchauffement de l'air. Cette différence peut s'expliquer par des différences de méthodes (Milchunas, 2009) que nous analyserons ultérieurement (cf.

Critiques et Perspectives). Cette diminution de la production racinaire est cohérente avec celle de la partie aérienne, toutefois la réponse de la partie souterraine est décalée de plusieurs mois. Une autre suggestion pouvant expliquer le maintien de la croissance souterraine sous les traitements réchauffés serait que la légère augmentation de la proportion des légumineuses (observée après 2 ans) dans le site réchauffé aurait fourni de l'azote au sol. Toutefois cette hypothèse ne permet pas d'expliquer pourquoi la production aérienne a diminué et non la production souterraine et cette hypothèse apparaît contradictoire avec l'appauvrissement du milieu.

Effets sur la dynamique racinaire de la réduction des précipitations estivales combinée à un réchauffement

Concernant la réduction des précipitations estivales, elle a eu très peu d'effet sur l'ensemble des analyses effectuées sur le dispositif. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que la réduction des précipitations n'était que de 20% durant l'été. Les études qui montrent un effet, sur la respiration du sol ou sur la matière organique du sol, de la diminution des précipitations réduisent de 50% les précipitations annuelles (Wan et al., 2007 ; Garten et al., 2009) ou suppriment les précipitations durant tout l'été (Mikkelsen et al., 2008 ; Andresen et al., 2009, 2010). De plus, à l'exception de l'année 2006, les précipitations ont été supérieures ou égales pour 2009 aux normales annuelles. Ce qui signifie que la réduction estivale n'a pas été suffisante du moins pour 2007 et 2008 pour être en dessous des normales annuelles. D'autres explications méthodologiques pourraient expliquer le manque d'effet (cf. Critiques et Perspectives).

Effets du CO₂ et du changement climatique sur la dynamique racinaire

Nous avons observé un effet nul ou positif de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ sur la production racinaire. Cette tendance était similaire pour la partie aérienne pour laquelle aucun effet a été observé sauf en 2009 avec une légère augmentation de la production aérienne comparé à TD (Cantarel, 2011) (Figure 48). La production aérienne en TDCO₂ est malgré tout inférieure à celle du contrôle, contrairement la production racinaire qui est égale ou supérieure à celle du contrôle. Ce résultat est contraire à l'hypothèse de « Progressive Nitrogen Limitation » (Luo, 2004) qui veut que l'azote devienne progressivement limitant. Cette limitation diminue l'effet « fertilisant » du CO₂ sur la

production. En effet, l'effet « fertilisant » du CO₂ sur la production est apparu après 4 années de changement climatique dans notre dispositif.

La production racinaire intègre la production des racines fines et grosses. La littérature montre des rôles différents entre ces types racinaires (Fitter, 1985). Dans notre étude, les racines ont été séparées en trois classes de diamètre ($C1 < 0.1\text{mm}$, $0.1\text{mm} < C2 < 0.2\text{mm}$, $0.3\text{mm} < C3$). Ces classes représentent environ 25, 50, 25% du nombre et de la longueur racinaire pour les classes C1, C2, C3, respectivement. Ainsi, lorsque la production racinaire est analysée par classe de diamètre, on observe un effet de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ sur la production des plus grosses racines quelle que soit l'année). Ainsi, en comparant C vs TDCO₂ (changement climatique), l'effet du CO₂ peut s'ajouter lorsque le réchauffement a stimulé la croissance racinaire les premières années ou l'effet du changement climatique peut être nul comme en 2009 lorsque le réchauffement a induit une baisse de la production. Ceci met en évidence les effets antagonistes souvent observés entre le réchauffement et le CO₂ (Kandeler et al., 1998 ; Loiseau & Soussana, 1999a, b ; Pendall et al., 2011). L'effet du CO₂ est aussi négatif pour la production des racines les plus fines, induisant un effet nul du changement climatique.

L'autre déterminant du renouvellement racinaire est la mortalité. Grâce au suivi des racines par le minirhizotron, nous avons observé un taux de mortalité (basé sur la disparition) très variable entre traitements et entre années. Comme pour la croissance, la variabilité interannuelle est importante. De plus, la puissance statistique du dispositif peut être discutée (cf. Critiques et Perspectives). L'hétérogénéité importante pourrait masquer en partie les effets des traitements. Dans notre étude, le minirhizotron mesure le temps de disparition des racines. Ce temps est supérieur à la durée de vie réelle car il inclut une partie de la décomposition. Avec une durée de vie estimée plus longue, la technique Minirhizotron surestime le temps de renouvellement des racines comparée à l'isotopie (Strand et al., 2008) qui le sous-estime. Ces différences viennent du fait que le tube minirhizotron a tendance à accroître la croissance et la mortalité et donc le renouvellement (Johnson et al., 2001) alors que le signal isotopique est influencé par l'utilisation des nouveaux éléments (sucres ou nutriments marqués) mais aussi par la réallocation des éléments déjà présents dans la plante (Strand et al., 2008). Les variabilités inter et intra expérimentations varient selon les méthodes et les utilisateurs (Milchunas, 2009). Contrairement à la croissance, la mortalité ne suit pas de dynamique claire même si nous avons pu observer un pattern saisonnier avec une légère augmentation de la mortalité au printemps et en été, simultanément avec l'augmentation de la croissance. De plus, comme le taux de croissance a été stimulé par le réchauffement et

quelquefois par le changement climatique et que le taux de mortalité n'a pas été affecté, alors il est normal d'observer une augmentation de la longueur totale des racines sous ces traitements.

Grâce à l'analyse de Kaplan-Meier effectuée sur les données obtenues avec le minirhizotron, l'analyse d'un grand nombre de racines (>10000) a permis de déterminer la durée de vie racinaire. Les données de l'ingrowth-core ont permis de calculer le temps de résidence moyen qui peut aussi être calculé comme la production racinaire nette sur une période divisée par la biomasse racinaire à l'état initial (minimum, moyenne, ou maximum, Smit et al., 2000). Cette analyse confirme que le réchauffement accélère le renouvellement des racines (Fitter et al., 1998, 1999) car la durée de vie moyenne est significativement réduite de 30 jours sur une durée moyenne de 400 jours. La durée de vie est augmentée par l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ ce qui permet au changement climatique de ne pas avoir affecté cette durée (TDCO₂ vs C) (Figure 48). Comme la croissance a été stimulée par le changement climatique et que la durée de vie moyenne n'est pas différente de notre contrôle, tout comme le taux de mortalité qui n'est pas différent entre traitement, nous aurions dû observer une surproduction de racine. Les différences entre les observations et les prévisions pourraient s'expliquer par des raisons méthodologiques (cf. Critiques et Perspectives) ou par des raisons de fonctionnement. Des effets des traitements ont été détectés sur la durée de vie, en séparant les racines par classe de diamètre (C1<0.1mm, 0.1mm<C2<0.2mm, 0.3mm<C3). Il faut rappeler que cette analyse confirme que la durée de vie augmente avec la classe de diamètre (Eissenstat & Yanai, 1997). L'effet des traitements observé de manière globale était le même pour les plus fines racines (C1). Aucune différence n'a été observée sur les C2 et une diminution des plus grosses (C3) est mesurée sous réchauffement et le CO₂ diminue aussi la durée de vie.

Pour la première fois, sur prairie permanente soumise au changement climatique, les principaux déterminants associés au risque de mortalité des racines ont été analysés. Cette analyse confirme que le diamètre est l'un de ces déterminants majeurs (Eissenstat & Yanai, 1997 ; Wahl & Ryser, 2000). Des racines à faible diamètre ont un risque plus important de mourir que des racines à fort diamètre. Ce résultat est aussi confirmé par la durée de vie qui augmente globalement entre les classes C1, C2 et C3.

Concernant les autres déterminants majeurs du risque de mortalité, nous avons montré que l'effet de la teneur en eau du sol sur le risque de mortalité variait en fonction des années et des saisons. En 2006, année la moins arrosée en terme de précipitations, une augmentation de la teneur en eau du sol a diminué le risque de mortalité des racines. Il en est de même

chaque année, en période de croissance (printemps et été). Durant cette période, les teneurs en eau du sol sont les plus faibles et une augmentation de cette teneur diminue le risque de mortalité. Cependant un effet négatif de l'augmentation de la teneur en eau du sol sur le risque de mortalité est observé durant la période de dormance (automne et hiver) et les années 2007 et 2008. Ces périodes correspondent au teneur en eau du sol les plus élevées (>9%). Les précipitations en 2007 et 2008 ayant été nettement supérieures à la moyenne annuelle, il est normal que la teneur en eau du sol soit élevée. Une augmentation du risque de mortalité avec l'augmentation de la teneur en eau du sol pourrait être la conséquence d'une « asphyxie racinaire » lorsque le sol est saturé en eau. La teneur en eau du sol dans le contrôle est très souvent au dessus de la capacité au champ (potentiel hydrique du sol > 0.03 MPa), en particulier en 2007 et 2008. La teneur en eau du sol pourrait aussi expliquer pourquoi le risque de mortalité augmente avec les années d'apparition des racines (2006, 2007, 2008). Les racines apparues en 2007 et en 2008 auraient un risque plus élevé de mourir que celles nées en 2006, année pendant laquelle la teneur en eau du sol était toujours inférieure à la capacité au champ.

Les effets du changement climatique sur les caractéristiques racinaires (morphologie, composition chimique)

Les graminées possèdent un système racinaire avec une architecture qui varie selon les espèces et les conditions pédo-climatiques. Les racines primaires émises à la base des talles supportent le système racinaire, ont un rôle d'ancrage et de recherche de l'eau en profondeur. Les racines fines servent à l'acquisition des nutriments et de l'eau (Fitter, 1985, 1987). Lors de l'étude de la dynamique racinaire, nous avons aussi observé que la croissance racinaire des différentes classes de diamètre était différente. Nous avons séparé les racines en trois classes de diamètre (C1, C2, C3) et avons calculé un taux de croissance non pas journalier (nombre de jours sur une période) mais en degré jour (somme des températures positives sur une période). Ce changement permet de ramener tous les traitements à même température et de n'observer que des différences de fonctionnement physiologique. Ainsi, nous avons observé que les racines fines (C1) poussent continuellement tout au long de l'année et ceci quel que soit le traitement climatique et que les plus grosses (C3) croissent ponctuellement (Données non présentées). L'apparition des C3 se déroule avant les pics de croissance aérienne du printemps et d'automne, au mois de mars et septembre. Ceci pourrait correspondre à l'émission des racines primaires par les talles aériennes. Ce phénomène semble lié à l'ontogénèse. Les racines de la classe C2 sont composées de fines racines primaires et de grosses racines fines et sont disposées entre les primaires et les fines. Il est normal que la dynamique et la réponse aux traitements soient à l'intermédiaire des classes C1 et C3. De plus, le taux de croissance moyen, et celui des C3 en particulier, a été stimulé par le changement climatique. L'hypothèse que nous suggérons est que le CO₂ a augmenté la production aérienne sur le long terme (en 2009) et potentiellement a aussi augmenté le nombre de talles. Comme émission des talles et émission des racines primaires (les plus grosses pour les graminées) sont synchrones, il est normal de mesurer plus de racines de la classe C3 sous TDCO₂. Toutefois la production aérienne n'a pas été stimulée toutes les années par le CO₂. D'autres explications pourraient venir des variations du phyllochrone (Communication personnelle de Lafarge M).

Remarque : Le phyllochrone est le temps entre l'émission de deux limbes. A chaque phyllochrone, des racines primaires sont émises. Le climat pourrait affecter le phyllochrone et donc l'émission de nouvelles racines.

Parallèlement le réchauffement, indépendamment de l'apport d'eau, diminue la teneur en eau du sol. Ainsi l'émission des racines primaires (C3) stimulée par le CO₂ pourrait

expliquer pourquoi plus de racines sont observées en profondeur. Ce sont les racines primaires qui poussent le plus en profondeur pour aller chercher de l'eau, lorsque la surface se désèche. En effet, il y a souvent plus d'eau disponible en profondeur. La « foraging strategy » permet d'augmenter la capacité d'acquisition de l'eau (Fitter, 1987 ; Fitter et al., 1991 ; Aanderud et al., 2003).

Les traitements climatiques ont ainsi pu modifier le fonctionnement du système racinaire via des modifications morphologiques et non de composition chimiques. En effet, aucune modification de composition chimique (%N, %C, C :N ; fibres pariétales, Figure 48) en réponse aux traitements climatiques n'a été observée sur les racines à l'exception d'une baisse significative de la teneur en carbone entre les années 2009 (45.8%) et 2010 (44.3%) quel que soit le traitement. Toutefois aucune interaction avec l'année n'a été observée.

Les variations des caractéristiques morphologiques sont beaucoup plus variables que les caractéristiques chimiques. En mars 2009, nous avons observé une augmentation de la finesse (m cm^{-3}), sans effet sur la SRL (g m^{-1}), accompagnée d'une augmentation de la densité des tissus racinaires sous réchauffement. Cela signifie que les racines formées sous réchauffement ont gardé la même longueur et la même masse. Le diamètre moyen a dû diminuer (+ de racines fines car il n'y a pas de variation possible de diamètre chez les graminées) entraînant une diminution du volume et donc une augmentation de la densité et de la finesse. L'augmentation de la finesse est une réponse des plantes à la diminution de la teneur en eau du sol et de la disponibilité en nutriments (Fitter, 1985 ; Ryser & Eek, 2000 ; Aanderud et al., 2003). L'augmentation de la finesse avec une augmentation légère de la densité permet d'augmenter la capacité d'exploration et d'acquisition de l'eau et des nutriments. Cet effet est maintenu pour les nouvelles racines (<2mois) formées dans l'ingrowth core. Mais pour cette méthode les racines récoltées sont plus fines et moins denses que celles prélevées dans une carotte de sol qui sont composées de plusieurs cohortes (racines de tous âges).

Il faut rappeler que le diamètre et la densité des tissus racinaires sont en général corrélés positivement avec la durée de vie et négativement avec le taux de croissance (Eissenstat & Yanai, 1997 ; Wahl & Ryser, 2000 ; Hummel et al., 2007). De plus les racines nouvellement formées sous réchauffement sont légèrement plus denses que les racines formées dans le contrôle. Ce résultat serait contradictoire avec la durée de vie plus courte observée par le minirhizotron sous climat réchauffé mais les racines d'ingrowth core sont jeunes (<2mois) et ont une densité plus faible que les racines présentes dans les prélèvements de 2009 et 2010 (communautés de racines). Toutefois, il faut rappeler que les ingrowth core

permettent une étude des réponses à court terme des racines et que les liens fonctionnels entre des traits racinaires comme la densité et la durée de vie se font sur le plus long terme.

Grace à la méthode IGC, nous avons confirmé que la variation des traits est saisonnière (Picon-Cochard et al., 2011, soumis). En effet, l'augmentation de la température de l'air entraîne une augmentation de l'évapotranspiration et ainsi une diminution de la teneur en eau du sol et par conséquent une baisse de la disponibilité en nutriments est possible dans ces conditions. Cette augmentation de la finesse racinaire favoriserait le maintien d'une capacité d'acquisition de l'eau et des nutriments suffisante pour la plante en saison d'activité (printemps, été), malgré la baisse de la disponibilité en eau. Le maintien de la capacité d'acquisition permettrait en partie de maintenir aussi le taux de croissance et le C :N racinaire. Toutefois, à même C :N racinaire, l'effet du réchauffement diminue la croissance. Il faut rappeler que le réchauffement a diminué la production aérienne et souterraine et donc la quantité d'azote exportée du sol vers la plante et les traitements climatiques n'ont eu aucun effet sur la composition chimique aérienne et souterraine. Ainsi, cette baisse de la croissance racinaire à même C :N montre une diminution de la quantité d'azote absorbée et donc de l'accessibilité en azote dans le sol (diminution forte de la teneur en eau du sol entre site 1 et 2). La teneur en eau du sol peut être augmentée par l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ qui induit une fermeture des stomates qui permet une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau (Casella et al., 1996). Ainsi, le sol peut rester plus humide que sous les autres traitements réchauffés (T & TD). Ceci favoriserait l'acquisition des nutriments et stimulerait la croissance racinaire et aérienne.

Nous montrons ainsi que le réchauffement induit un changement de stratégie des plantes. La diminution de la teneur en eau du sol et de la disponibilité en nutriments oblige les espèces à augmenter leur possibilité d'exploration de l'espace souterrain (« foraging strategy ») via une augmentation de la finesse du système racinaire ou de l'augmentation du nombre de racines primaires et en profondeur sous l'augmentation de CO₂. Toutefois, ce changement se fait au détriment de la durée de vie racinaire. Les variations de la durée de vie et donc du temps de résidence pourrait ainsi influencer les compartiments de matière organique du sol.

Les effets du changement climatique sur le bilan de carbone du sol de l'écosystème prairial

Tout d'abord, il faut préciser que ce bilan de carbone est encore incomplet car il manque les flux entrants principalement par rhizodéposition et faiblement par la litière aérienne et la fraction de matière organique inférieure à 50 μ m.

De manière générale, les entrées de carbone qui se font par la mortalité ne semblent pas être affectées par les traitements climatiques car le taux de mortalité n'est pas différent entre traitements. La durée de vie a diminué sous réchauffement et ré-augmente ou diminue pour respectivement les fines et les grosses racines sous CO₂ élevé (Figure 48). Le temps de renouvellement du compartiment racinaire est l'inverse de la durée de vie. Le compartiment POMc (Matière Organique particulaire grosse, Particule Organic Matter coarse) qui correspond aux débris supérieurs à 1 mm (gaine de rhizome, racines mortes...) tend à augmenter sous réchauffement et sous CO₂ élevé. Les mêmes effets sont observés sur le compartiment POMf (Matière Organique particulaire fine) qui contient majoritairement les débris fins des racines mortes (Figure 48). Ceci impliquerait que la mortalité racinaire a augmenté sous réchauffement et sous CO₂ élevé. Comme ce n'est pas le cas soit nous avons eu un problème d'estimation du taux de mortalité et de la quantité de racines mortes (cf. Critiques et Perspectives), ou soit le passage d'un compartiment à un autre, au sein du continuum d'évolution des litières, a été affecté différemment par les traitements climatiques. L'évolution du continuum des litières dépend des acteurs de la décomposition et du réseau trophique du sol. Nous avons montré que la décomposition de la litière racinaire est différemment affectée par les traitements climatiques, il peut en être de même pour les autres compartiments. Comme la qualité chimique des racines n'est pas affectée par les traitements climatiques, il est cohérent de ne pas trouver de différence de qualité sur les différents compartiments de matière organique particulaire. Toutefois entre les compartiments des racines à l'AOM (Matière Organique Agrégée, Agregated Organic Matter), le ratio C : N diminue.

L'absence de différence de qualité chimique des racines entre traitements après 5 ans conforte le fait de l'utilisation d'une litière racinaire de même qualité (origine proche (site, espèces), cohorte de racines de différents âges) dans notre expérience de décomposition in situ en litter bag. Lors de cette expérience de décomposition, nous avons mis en évidence une accélération de la décomposition due au réchauffement. Nous avons confirmé le rôle principal de la microflore dans la décomposition (80%) (Swift & Anderson, 1989 ; Bardgett et al.,

1996, 1999). La cellulose et l'hémicellulose se dégradent à la même vitesse, tandis que les « lignines » se décomposent plus lentement (Meentemeyer, 1978). Cette décomposition nécessite aussi la présence de l'ensemble du réseau trophique. La microflore (bactéries et champignons) est capable de dégrader la lignine. Mais pour la première fois nous avons montré que les acteurs de la décomposition de la lignine sont sensibles au traitement climatique (stimulation sous réchauffement, ralentissement sous réduction des précipitations et stimulation sous CO₂ élevé). La présence du réseau trophique dans sa *quasi* totalité permet de stimuler la microflore par la prédation (Wardle & Van der Putten, 2002 ; Bardgett, 2005) mais surtout de fragmenter la litière et de rendre les lignines plus décomposables (Chapin et al., 2002). Nous avons pu déterminer les effets du changement climatique sur la décomposition d'une litière racinaire prairiale. Le réchauffement a accéléré cette décomposition et le CO₂ l'a aussi accéléré (Figure 48). Ce second effet pourrait être la conséquence de l'augmentation de la rhizodéposition sous l'augmentation du CO₂ (Pendall et al., 2004) mais non mesurée dans notre étude. Ces rhizodépôts auraient stimulé l'activité microbienne et donc la décomposition. Cet effet pourrait aussi se combiner avec l'effet indirect du CO₂ sur l'humidité du sol. Le maintien d'une humidité du sol aurait aussi favorisé la décomposition.

La respiration hétérotrophe et la respiration racinaire sont les deux composantes principales de la respiration du sol. Nous avons montré que la respiration du sol a été stimulée significativement par le changement climatique (C vs TDCO₂). Cette augmentation est en accord avec l'augmentation de la décomposition racinaire et de la croissance racinaire. Mais dans l'état actuel, nous ne pouvons que formuler des hypothèses. Cette augmentation de la respiration du sol sous TDCO₂ pourrait être due à :

- une stimulation de la respiration hétérotrophe par l'apport supplémentaire de carbone par les racines en croissance et donc la décomposition.
- la croissance racinaire a été stimulée par le CO₂ et à même activité racinaire, comme il y a plus de biomasse, la respiration racinaire s'accroît.
- sur le moyen terme, la biomasse racinaire entre C et TDCO₂ n'est pas différente, pourtant la respiration du sol a été augmentée. Ceci pourrait être le reflet d'un changement d'activité racinaire (coût de construction, maintenance plus élevée). Les racines produites sous réchauffement sont plus fines (sur la finesse, pas sur le diamètre moyen), elles seraient plus actives, respirent plus par unité de masse et vivent moins longtemps que dans le contrôle (chapitre 1 ; Bahn et al., 2006).

Après 5 années de changement climatique, nous avons montré avec l'étude des matières organiques particulières, que les stocks de carbone et d'azote ont été affectés. Le réchauffement a induit une augmentation de la quantité des POMf et surtout des matières organiques agrégées (AOM). La quantité d'azote dans les AOM est corrélée négativement à la somme d'azote exporté par les fauches et présent dans la biomasse végétale. Ceci confirmerait l'hypothèse de « mining » (Figure 41, 48, Fontaine et al., 2011) qui indique que la demande en azote de la plante contrôle la disponibilité en azote du sol et ainsi le processus de minéralisation de la matière organique du sol. L'accumulation au niveau des AOM pourrait venir aussi de la diminution de la durée de vie des racines et de l'accélération de leur décomposition. Ceci augmenterait la part que les microorganismes humifient. Le stock d'AOM en TDCO₂ est le même que dans le sol du contrôle. La diminution du stock par rapport aux deux traitements réchauffés (T & TD) est probablement due à l'augmentation de la production aérienne et souterraine essentiellement observée en 2009 et 2010. Cette augmentation de la production accroît les besoins en nutriments, diminue la disponibilité en nutriments et en eau dans le sol. Ceci favorise la minéralisation des AOM (Figure 41, 48). Toutefois, la production aérienne sous TDCO₂ est toujours inférieure au contrôle. La théorie du « mining » ne peut pas tout expliquer. L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ a permis d'augmenter l'humidité du sol par rapport à T et TD, au moins pour la dernière année. L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ a probablement augmenté l'exsudation (Pendall et al., 2004). Ces deux effets ont pu aussi favoriser indirectement la minéralisation des AOM par le maintien ou l'augmentation des activités microbiennes.

Pour résumer, le changement climatique (C vs TDCO₂) a dans l'ensemble accéléré les processus souterrains. La perte de production racinaire causée par le réchauffement observée après quatre ans est au moins compensée par le CO₂ si ce n'est augmentée. Les racines produites sous réchauffement sont plus fines (sur la finesse, pas sur le diamètre moyen) malgré la baisse de la SRL sous TDCO₂ (p<0.1). Nous avons vu que cette baisse de SRL pouvait être due à une augmentation du nombre de racines primaires. Les racines fines vivent aussi longtemps et les grosses moins longtemps sous changement climatique que sous le contrôle. Puis, les racines mortes se décomposent plus vite grâce à l'activité microbienne qui est plus importante. Cette activité a pu être stimulée par l'exsudation ou par le maintien d'une humidité du sol suffisante. Les sorties de carbone du sol sont augmentées et le stock de matière organique particulière n'a pas changé sur le moyen terme, malgré l'augmentation de

la production. Ceci montre un renouvellement des stocks plus rapide sous changement climatique futur.

Critiques générales et Perspectives

Deux critiques peuvent être faites sur ce dispositif. La première est sur le design additif des facteurs qui ne permet pas d'analyser toutes les interactions entre facteurs. Toutefois, il est clair que l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ va de pair avec la hausse des températures (GIEC, 2007). Nous aurons pu analyser l'effet de tous les facteurs seuls et de l'interaction TDCO₂. Trois des quatre traitements ont été réalisés sous contraintes thermiques (T, TD, TDCO₂). Nous aurions pu réaliser le dispositif sous contraintes hydriques (D, DT, DTCO₂) ou bien encore sous contraintes en CO₂ (CO₂, DCO₂, TDCO₂). Le choix s'est porté sous la contrainte thermique car le GIEC a observé le réchauffement du climat et a prouvé l'existence d'un lien entre réchauffement et augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂. Ce sont les émissions anthropiques qui ont provoqué une part du réchauffement. Le réchauffement continu et les concentrations en CO₂ dépendent du climat et des activités humaines. De plus, toutes les interactions n'ont pas été réalisées car cela posait un problème financier. En effet, la fumigation coûte excessivement chère et dès le début, le nombre de répétitions importantes (n=5) a été préféré aux interactions qui de plus ne sont pas toutes réalistes (CO₂ seul irréaliste).

Toutefois, au cours de cette expérimentation, une grande hétérogénéité au niveau abiotique et biotique a été détectée (couvert non homogène avec présence de sol nu, production végétale et humidité du sol très variables...). Initialement, d'un point de vue de la puissance statistique, 5 répétitions auraient suffi pour détecter d'éventuels effets climatiques. Cette analyse se basait sur la composition botanique initiale. Pourtant, l'hétérogénéité a augmenté dans le temps et les effets du climat sont inférieurs à la variabilité entre répétitions. C'est pour cela qu'il aurait mieux valu augmenter le nombre de répétitions ou la taille des monolithes. Un grand monolithe de 1m² au lieu de quatre de 0.25m² aurait limité le nombre de bords et donc d'effet bordure sur le système. Mais ces monolithes sont plus difficiles à extraire et les contraintes de mise en œuvre sont importantes.

D'autres composantes de l'augmentation de la température sont l'intensité et la durée de cette augmentation. Une augmentation progressive ou brusque aura des effets contrastés sur la réponse du compartiment souterrain (Katz & Brown, 1992). En effet, l'adaptation génétique des plantes et des organismes du sol n'est pas souvent prise en compte pour expliquer les réponses sur le long terme. Un changement brutal dans le climat est peu réaliste contrairement à une hausse progressive de la température et de la concentration en CO₂ atmosphérique. Toutefois, les scientifiques prévoient une augmentation de la fréquence

d'apparition des évènements extrêmes (IPCC, 2007). D'autres études ne contrôlent pas les facteurs climatiques. Elles s'intéressent aux effets du climat par les simples variations interannuelles (année sèche ou humide) sur les processus écosystémiques. Cette variation climatique sur le long terme permet à l'écosystème de s'adapter progressivement.

Ainsi, l'étude de l'effet de la variabilité et de l'évolution naturelle du climat semble plus vraisemblable que l'effet d'un changement de climat moyen sur le fonctionnement de l'écosystème (Katz & Brown, 1992 ; Medvigy et al., 2010). C'est pourquoi les scénarios de prévision des effets du changement climatique sur les écosystèmes essaient d'intégrer les effets d'un réchauffement progressif ainsi que les effets des évènements extrêmes (Katz & Brown, 1992 ; Ciais et al., 2005 ; Arnone et al., 2008 ; Knapp et al., 2008) de type canicule (ex : 2003). Concernant toujours la variable thermique, cette étude a porté sur l'effet de l'augmentation de la température de l'air sur le fonctionnement. Mais, le réchauffement de l'air n'implique pas immédiatement un réchauffement du sol. Le sol possède sa propre inertie thermique. Un réchauffement réel de 3.5 °C de la température du sol aurait pu avoir des effets plus néfastes sur l'écosystème. Dans notre cas, le réchauffement a été réalisé par gradient altitudinal avec pour contraintes majeures un lieu donc un microclimat légèrement différent. D'autres méthodes existent. Elles utilisent le rayonnement passif par des écrans plastiques transparent imitant l'effet de serre ou par un chauffage du sol à l'aide de câble ou de l'air par des radiateurs Système FATI (Nijs, Antwerp) : radiateur IR, utilisé aussi au CEFE et par les chinois (Bai et al., 2010). Mais leur coût de fonctionnement est très important.

Concernant la contrainte hydrique, nous n'avons pas observé d'effet de la réduction des précipitations. Cette réduction va dans un premier temps dépendre des conditions climatiques de chaque année. En effet, une réduction en année sèche sera plus stressante qu'une réduction en année humide. La réduction des précipitations pourrait même avoir un effet positif lorsque le sol est saturé en eau et que les racines sont asphyxiées comme durant la période hivernale. Nous ne pouvons pas remettre en question la compensation en eau entre T et C ou la réduction entre TD, TDCO₂ et T car les précipitations ont été suivies quotidiennement. Toutefois, la méthode utilisée pour apporter l'eau (arrosoir) est différente des précipitations. Cette méthode pourrait modifier plus brutalement la teneur en eau du sol ou limiter l'évaporation. En effet, les précipitations sont étalées dans le temps et arrivent sous forme de goutte d'eau. La petite taille des gouttes d'eau augmente la surface d'échange avec l'air et donc accroît l'évaporation en comparaison avec un flux d'eau important réalisé avec un arrosoir. La dernière raison qui pourrait expliquer l'absence d'effet de la réduction des précipitations sur la teneur en eau du sol viendrait de la fiabilité des sondes de mesures.

En perspectives, nos résultats montrent à la fois la nécessité d'analyses supplémentaires (biomasse, diversité et activités microbiennes et des analyses isotopiques) afin de confirmer nos hypothèses mais aussi l'importance de la complémentarité des méthodes.

Il est important de rappeler que la méthode du Minirhizotron utilisée lors de cette thèse possède aussi ses limites. Malgré le grand nombre de racines observées, la surface du tube analysée par le minirhizotron est restreinte ($\approx 9\text{cm}^2$). Il aurait été intéressant d'augmenter la fréquence des analyses (Stewart & Frank, 2008) pour avoir une meilleure estimation du taux de renouvellement des racines très fines, ou de coupler cette méthode avec des analyses isotopiques (Strand et al., 2008). Le couplage de plusieurs méthodes comme nous l'avons réalisé entre le minirhizotron et l'ingrowth core apparaît primordial lorsque l'objet d'étude tel que le système racinaire est difficilement mesurable ou variable dans le temps et l'espace (Milchunas, 2009). En effet, l'in-growth core est plus intégratif d'un point de vue quantitatif que le minirhizotron. Toutefois, le minirhizotron permet des études qualitatives au niveau racinaire et le long du profil mais le temps d'exploitation des données est très important. C'est pourquoi, des chercheurs comme Stan Birchfield s'intéresse à optimiser les analyses racinaires en automatisant la détection des racines (Logiciel libre : RootFly). Les problèmes rencontrés dans l'automatisation viennent essentiellement de la séparation des pixels du fond de l'image qui est hétérogène (sol), des racines de couleurs variables. L'utilisation des UV permet en partie de séparer les racines du sol (Wang et al., 1995). De plus, la définition de la mortalité au minirhizotron correspond à la disparition des racines. La coloration des tissus sur des coupes transversales permet de visualiser les cellules actives des autres mais cette étude est longue. Dans notre article (Picon-Cochard et al., 2009) nous avons utilisé le NIRS pour discriminer les racines vivantes et mortes. D'autres études visent à introduire dans le génome des plantes, un gène de fluorescence couplé aux activités principales (absorption de l'eau, fabrication de protéines, Faget et al., 2010). Il ne faut ensuite que mesurer la fluorescence in situ pour mesurer la quantité de racines actives. Ces dernières méthodes rentrent dans le débat de l'utilisation des Organismes Génétiquement Modifiés dans la recherche en écologie (in situ).

Toutefois, le minirhizotron reste une méthode intéressante malgré les inconvénients (taille d'observation, définition de la mortalité, effet tube et utilisateur, temps d'analyse) car le système racinaire reste de toute façon difficile d'accès. Cette thèse ouvre la porte à d'autres questions : la croissance racinaire est-elle la même le long du profil d'enracinement et est-elle

affectée par le changement climatique ? Les risques de mortalité sont-ils différents suivant la localisation de la racine ? En surface, la racine pourrait être plus soumise aux contraintes thermiques et d'assèchement du sol, tandis qu'en profondeur, une teneur plus importante en eau pourrait favoriser la croissance (Aanderud et al., 2003) ou augmenter le risque de mortalité (Pilon et al., 2011, soumis).

Des mesures de biomasse microbienne, de diversité microbienne et faunistique ainsi que des mesures sur la rhizodéposition complèteraient l'analyse du fonctionnement du processus de décomposition. Ces analyses valideraient ou non la théorie du « Mining » (Fontaine et al., 2011, Figure 41) en montrant ou non des communautés ou des activités microbiennes ayant des minéralisations différentes. Notre étude sur la décomposition montre que la perturbation du réseau trophique via la suppression de la macro et de la méso-faune augmente la sensibilité du processus de décomposition au changement climatique. La réponse de la microfaune est sensible aux variations du climat. Dans un contexte plus global de changement climatique et d'utilisation des terres et de pratiques agricoles (destruction des habitats, pesticides...), quelle sera la réponse des communautés de décomposeurs et de l'ensemble du réseau trophique du sol ?

Par la suite, un couplage des réponses des compartiments aériens et souterrains sera réalisé avec une étude comparative sur les effets du changement climatique sur la divergence des traits fonctionnels aériens et souterrains. Cette analyse devrait répondre à :

- La gamme de variabilité des traits aériens et souterrains est-elle la même ?
- Cette variabilité est-elle affectée par le changement climatique ?

La température a augmenté la LDMC (Leaf Dry Matter Content, Cantarel, 2011) et la finesse des racines. Cette variabilité est le reflet de la richesse spécifique et de la plasticité intra et inter spécifique des traits. Cette plasticité montre l'existence, au sein d'une communauté, de compromis (stratégie écologique) dans l'acquisition des ressources (Maire et al., 2009). Le changement climatique peut-il affecter ces compromis aussi bien au niveau aérien que souterrain ?

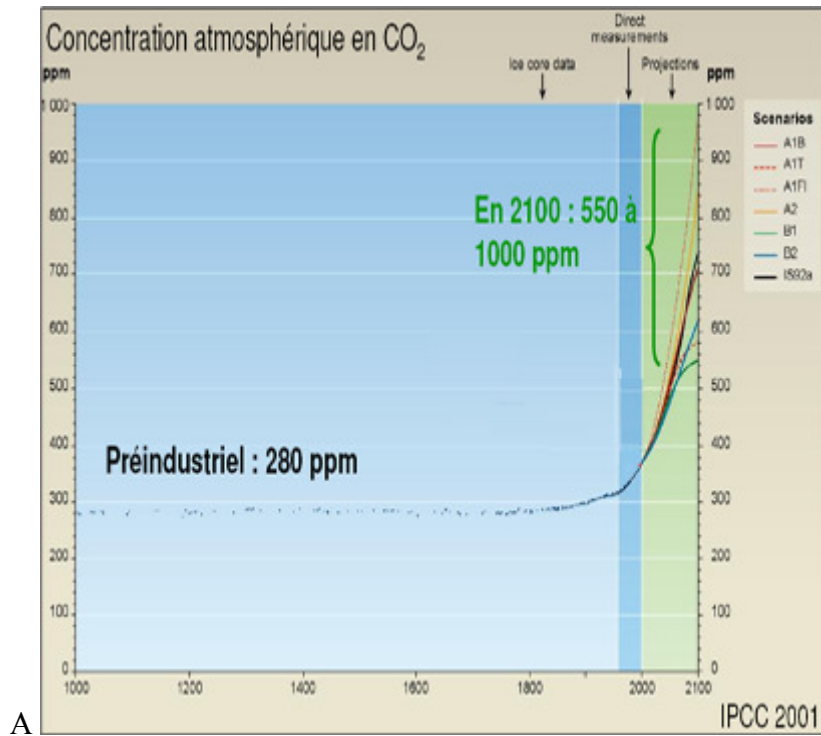
Puis, il sera intéressant d'effectuer le bilan des gaz à effet de serre. En effet, sous réchauffement, Cantarel et al., (2010) montrent des émissions de N₂O plus importantes. Sous TDCO₂, malgré la hausse de la production végétale, ces émissions de N₂O pourraient provoquer un bilan négatif de gaz à effet de serre. On peut ensuite se demander quel sera l'évolution de l'écosystème prairial et de ses services éco-systémiques (bilan de gaz à effet de serre, conservation de la richesse spécifique...) sur le long terme. Pour cela, l'utilisation de

modèles est nécessaire mais nécessite toujours des analyses fondamentales surtout au niveau racinaire et souterrain. Ceci nous amène à de nouvelles questions développées dans l'ANR-VALIDATE. Dans un futur proche (< 100ans), sous un climat plus chaud, plus sec et avec ou sans enrichissement en CO₂, les prairies permanentes seront-elles plus vulnérables aux évènements extrêmes ? Les principaux services agro-écologiques tels que le stockage de carbone, le maintien de la richesse spécifique, la productivité en termes de quantité et qualité, seront-ils maintenus dans ce contexte climatique futur plus variable ? Enfin, la gestion de la prairie par le pâturage, les fauches, le semis supplémentaire et/ou la fertilisation, pourrait-elle permettre d'augmenter la résistance des prairies aux évènements extrêmes et ainsi de maintenir les services éco-systémiques (MEA, 2005) ?

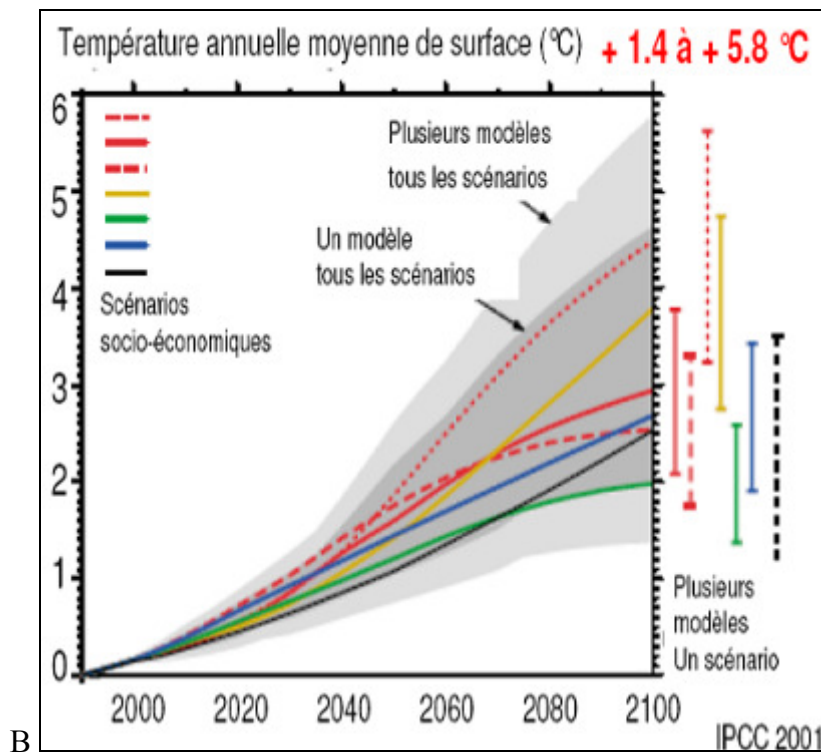
Conclusion

En conclusion, le réchauffement climatique devrait avoir des effets négatifs par le réchauffement sur la production aérienne et souterraine. L'augmentation du CO₂, avec un effet inverse, devrait permettre de maintenir la production fourragère mais avec un bilan de gaz à effet de serre négatif. On peut se demander si la qualité du fourrage, sa disponibilité (décalage phénologique) n'auront pas des conséquences sur les filières agricoles. Cette étude a été réalisée dans un contexte de déprise agricole et de l'abandon de prairies permanentes. La prise de conscience par les citoyens des enjeux environnementaux et une remise en question même partielle du système de production pourraient permettre de diminuer les émissions de gaz à effet de serre. Une augmentation de la mise à l'herbe des ruminants permettrait de diminuer les demandes en compléments alimentaires (soja produit aux Etats-Unis et Brésil) et ainsi les émissions de gaz à effet de serre simplement liées au transport des marchandises. La production de maïs fourrager pourrait aussi diminuer au profit de production destinée à l'alimentation humaine dont la population devrait croître. Le passage d'une agriculture intensive à une agriculture raisonnée permettrait de maintenir des niveaux de production agricoles avec des conséquences sur les écosystèmes moindres et d'augmenter la qualité des services éco-systémiques.

ANNEXE 1



A



B

Evolution et prévisions du GIEC de la concentration en CO₂ de l'atmosphère (A) et de la température (B) (IPCC, 2001).

ANNEXE 2

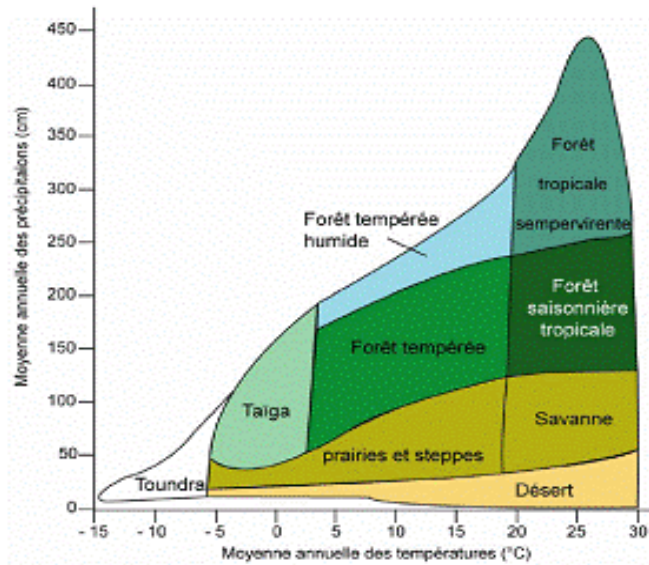


Diagramme de Whittaker (1970) répartissant les 9 principaux écosystèmes terrestres en fonction de la moyenne annuelle des précipitations (cm) et de la moyenne annuelle des températures (°C).

ANNEXE 3

Plant Soil (2009) 317:309–320
DOI 10.1007/s11104-008-9810-2

ORIGINAL ARTICLE

Use of near-infrared reflectance spectroscopy to predict the percentage of dead versus living grass roots

Catherine Picon-Cochard · Rémi Pilon ·
Sandrine Revaillet · Michel Jestin · Lorna Dawson

Received: 10 July 2008 / Accepted: 14 October 2008 / Published online: 28 October 2008
© Springer Science + Business Media B.V. 2008

Abstract We tested the potential of near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS) to predict the percentage of dead versus living roots of five grass species grown in monocultures under field conditions. Root death was induced after total severance of aboveground vegetation. Root samples were collected immediately after this treatment to obtain predominantly live roots (*L*), and then one (D1) and two months (D2) to obtain dead roots. NIRS spectra of *L* samples were different from D1 and D2 samples for four of the five species. The percentage of live and dead roots and root *C* and *N* were significantly predicted by NIRS. Validation of live and dead root percentage calibration was achieved with an error of prediction of 15%. These results show the potential of

NIRS to predict the percentage of dead and live roots under field conditions and open up new opportunities in estimating more accurately below-ground net primary production of grasslands.

Keywords *C* · Grassland · *N* · NIRS · Roots · Species

Introduction

In grassland ecosystems, plant biomass is mostly located below-ground, in contrast to other terrestrial ecosystems (Jackson and Caldwell 1996, IPCC 2001) and more than 80% of this biomass is located in the top soil horizon (Dahlman and Kucera 1965, Garwood 1967). As production of root litter occurs simultaneously with growth of new roots (Matthew et al. 1991), live and dead roots are naturally mixed together in soil core samples. Fine roots play an important role in the carbon and nutrient cycling of terrestrial ecosystems through their turnover and decomposition (Eissenstat and Yanai 1997). Root turnover can be defined by the ratio of belowground net primary production (BNPP) to the mean standing stock of roots (Lauenroth and Gill 2003). Most authors agree that calculations based upon biomass data underestimate net root production because maxima and minima in root biomass are missed, and because of unaccounted for losses due to root exudation, root tissues mortality (sloughing of root hairs, root

Responsible Editor: Peter J. Gregory.

C. Picon-Cochard (✉) · R. Pilon · S. Revaillet
Grassland Ecosystem Research Team, INRA, UR874,
234 Avenue du Brézat,
F-63100 Clermont-Ferrand, France
e-mail: picon@clermont.inra.fr

M. Jestin
Unité de Recherche sur les Herbivores, INRA, UR1213,
F-63122 St Genès-Champanelle, France

L. Dawson
Macaulay Institute,
Craigiebuckler, Aberdeen AB15 8QH, UK

 Springer

Determination of Aboveground Net Primary Productivity and Plant Traits in Grasslands with Near-Infrared Reflectance Spectroscopy

Rémi Pilon, Katja Klumpp,* Pascal Carrère, and Catherine Picon-Cochard

INRA, UR874, Grassland Ecosystem Research, Grassland Ecosystem Research, 234 Avenue du Brézé, 63100 Clermont-Ferrand, France

ABSTRACT

Proposed links between biodiversity and ecosystem processes have generated intense interest in the linkage between aboveground net primary productivity (ANPP) and soil C storage. Quantity and quality of ANPP largely depend on plant functional groups and management practices. In a context of environmental change (that is, land-use and climate) long-term studies of ANPP and functional groups are gaining interest. However, rapid determination of ANPP and functional groups are often limited in time and money, resulting in less than ideal sampling schemes and replications. Near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS) can relieve constraints of labor intensive hand-sorting by providing quick, non-destructive, and quantitative analyses of a range of organic constituents (for example, plant tissues). Here, we investigated the potential of a NIRS method to rapidly predict

harvested green aboveground biomass, the proportion of dead material, and simple functional plant traits, necessary to determine ANPP and related ecosystem properties. The issue was investigated for two independent grassland experiments of contrasted long-term field management (high vs. low grazing and N fertilization). Our results show that NIRS analyses are well suited to determine ANPP (12 and 19% error of prediction) and simple plant traits (error 9%) of contrasted treatment of two independent multi-species grasslands. Moreover, we show that calibration may be simplified when compared to commonly used protocols, which offers ecologists enormous analytical power.

Key words: forbs; Grasses; leaf area ratio; legumes; proportion of dead material.

Received 25 November 2009; accepted 23 June 2010;
published online 16 July 2010

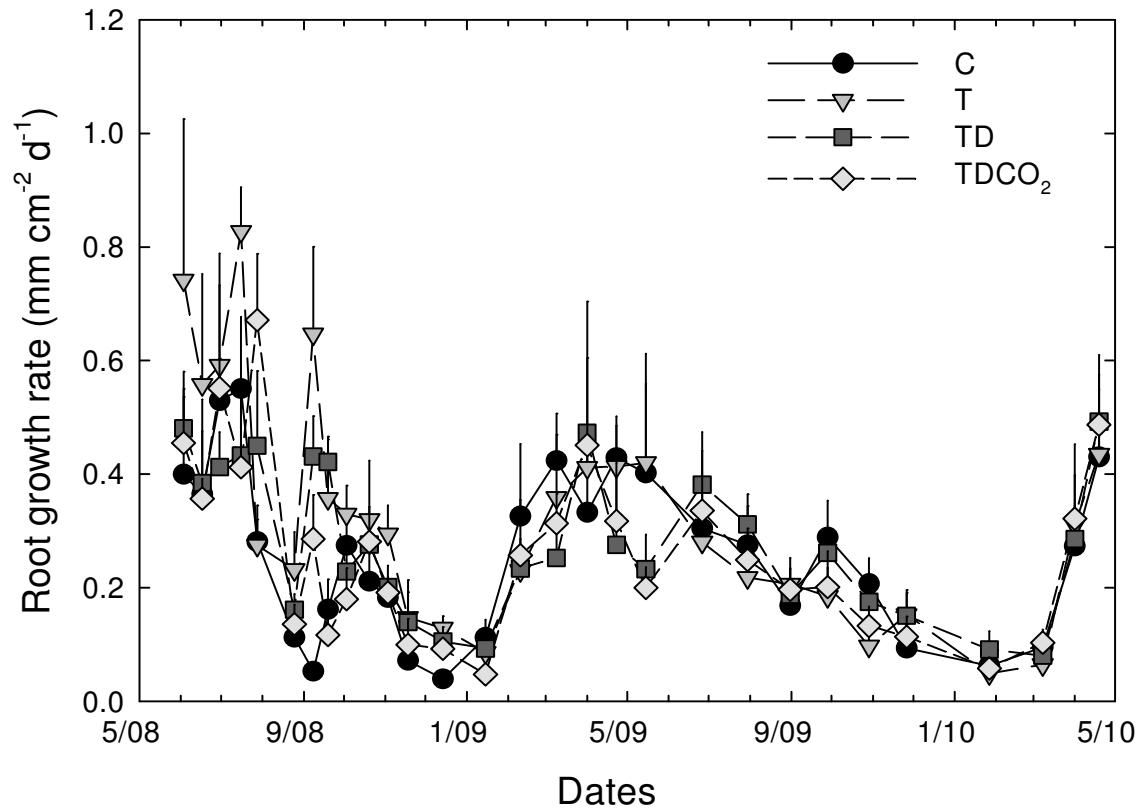
Author contributions: RP, KK conceived of or designed study, performed research, analyzed data, and wrote a article. PC performed research, C P-C conceived of or designed study and wrote article.

*Corresponding author; e-mail: katja.klumpp@clermont.inra.fr

INTRODUCTION

In grasslands, vegetation changes reflect ecosystem responses to environmental changes (that is, extreme events, climate, and management) (Suding and others 2008; Gross and others 2008). Thus, measuring ecosystem responses to environmental changes has become a major topic, particularly as

ANNEXE 5



Données de croissance racinaire suivi jusqu'en avril 2010 par un stagiaire (non integer dans la thèse) pour les 4 traitements C, T (+3.5°C), TD (+3.5°C et -20% de précipitations estivales), TDCO₂ (+3.5°C et -20% de précipitations estivales et +200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂), n=5.

REFERENCES

- Aanderud, Z.T., Bledsoe, C.S. & Richards, J.H. (2003) Contribution of relative growth rate to root foraging by annual and perennial grasses from California oak woodlands. *Oecologia* **136**, 424-430.
- Aber, J.D., Melillo, J.M. & McClaugherty, C.A. (1990) Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany* **68**, 2201-2208.
- Aber, J.D. & Melillo, J.M. (1991) Terrestrial ecosystems. Saunders College Publishing, Philadelphia, PA.
- Aerts, R. (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**, 439-449.
- Aerts, R. (2006) The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology* **94**, 713-724.
- Allard, V. (2003) *Effets de l'augmentation de la concentration en CO₂ traits des graminées au fonctionnement de l'écosystème prairial : Une approche atmosphérique sur les flux de carbone et d'azote en prairie pâturée*. Docteur d'Université - Spécialité : Sciences Agronomiques, Massey University et Institut National Polytechnique de Lorraine, Nouvelle Zélande et France.
- Allard, V., Newton, P.C.D., Lieffering, M., Soussana, J.-F., Carran, R.A. & Matthew, C. (2005) Increased quantity and quality of coarse soil organic matter fraction at elevated CO₂ in a grazed grassland are a consequence of enhanced root growth rate and turnover. *Plant and Soil* **276**, 49-60.
- Allison, P.D. (1995) Survival analysis using SAS. A practical guide (eds SAS), 292pp.
- Amelung, W., Flach, K.W. & Zech, W. (1999) Lignin in particle-size fractions of native grassland soils as influenced by climate. *Soil Science Society of America Journal* **63**, 1222-1228.
- Amthor, J.S. (1984) The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant Cell Environment* **7**, 561-569.
- Amthor, J.S. (2000) The McCree-de Wit-Penning de Vries- Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of botany* **86**, 1-20.
- Anderson, J.M., Ineson, P. & Huish, S.A. (1983) Nitrogen and cation mobilization by soil fauna feeding on leaf litter and soil organic-matter from deciduous woodlands. *Soil Biology and Biochemistry* **15**, 463-467.
- Anderson, J.M. (1991) The Effects of Climate Change on Decomposition Processes in *Grassland and Coniferous Forests*. *Ecological Applications* **1**, 326-347.
- Anderson, L.J., Maherali, H., Johnson, H.B., Wayne, H. & Jackson, R.B. (2001) Gas exchange and photosynthetic acclimation over subambient to elevated CO₂ in a C3-C4 grassland. *Global Change Biology* **7**, 693-707.
- Anderson, L.J., Comas, L.H., Lakso, A.N. & Eissenstat, D.M. (2003) Multiple risk factors in root survivorship: A 4-year study in concord grape. *New Phytologist*, **158**, 489-501.
- Anderson, L.J., Derner, J.D., Polley, H.W., Gordon, W.S., Eissenstat, D.M. & Jackson, R.B. (2010) Root responses along a subambient to elevated CO₂ gradient in a C-3-C-4 grassland. *Global Change Biology* **16**, 454-468
- Andrén, O., Steen, E. & Rajkai, K. (1992) Modeling the effects of moisture on barley straw and root decomposition in the field. *Soil Biology and Biochemistry* **24**, 727-736.
- Andresen, L.C., Michelsen, A., Jonasson, S., Beier, C. & Ambus, P. (2009) Glycine uptake in heath plants and soil microbes responds to elevated temperature, CO₂ and drought. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **35**, 786-796.

- Andresen, L.C. (2010) Plant nutrient mobilization in temperate heathland responds to elevated CO₂, temperature and drought. *Plant and Soil* **328**, 381-396.
- Andresen, L.C., Michelsen, A., Ambus, P. & Beier, C. (2010) Belowground heathland responses after 2 years of combined warming, elevated CO₂ and summer drought. *Biogeochemistry* **101**, 27-42.
- Andrzejewska, L. (1991) Root production of some grass communities on peat soil in river valleys of Biebrza and Narew. *Polish Ecological Studies* **17**, 63-72.
- Arnone, J.A., Zaller, J.G., Spehn, E.M., Niklaus, P.A., Wells, C.E. & Korner, C. (2000) Dynamics of root systems in native grasslands: effects of elevated atmospheric CO₂. *New Phytologist* **147**, 73-86.
- Arnone, J.A., Verburg, P.S.J., Johnson, D.W., Larsen, J.D., Jasoni, R.L., Lucchesi, A.J., Batts, C.M., Von Nagy, C., Coulombe, W.G., Schorran, D.E., Buck, P.E., Braswell, B.H., Coleman, J.S., Sherry, R.A., Wallace, L.L., Luo, Y.Q. & Schimel, D.S. (2008) Prolonged suppression of ecosystem carbon dioxide uptake after an anomalously warm year. *Nature* **455**, 383-386.
- Atkin, O.K., Edwards, E.J. & Loveys, B.R. (2000) Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist* **147**, 141-154.
- Atkinson, D. & Watson, C.A. (2000) The beneficial rhizosphere: a dynamic entity. *Applied Soil Ecology* **15**, 99-104.
- Atkinson, D., Black, K.E., Forbes, P.J., Hooker, J.E., Baddeley, J.A. & Watson, C.A. (2003) The influence of arbuscular mycorrhizal colonization and environment on root development in soil. *European Journal of Soil Science* **54**, 751-757.
- Austin, A.T., Araujo, P.I. & Leva, P.E. (2009) Interaction of position, litter type, and water pulses on decomposition of grasses from the semiarid Patagonian steppe. *Ecology* **90**, 2642-2647.
- Ayres, E., Wall, D.H., Simmons, B.L., Field, C.B., Milchunas, D.G., Morgan, J.A. & Roy, J. (2008) Belowground nematode herbivores are resistant to elevated atmospheric CO₂ concentrations in grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* **40**, 978-985.
- Bachman, S., Heisler-White, J.L., Pendall, E., Williams, D.G., Morgan, J.A. & Newcomb, J. (2010) Elevated carbon dioxide alters impacts of precipitation pulses on ecosystem photosynthesis and respiration in a semi-arid grassland. *Oecologia* **162**, 791-802.
- Bahn, M., Knapp, M., Garajova, Z., Pfahringer, N. & Cernusca, A. (2006) Root respiration in temperate mountain grasslands differing in land use. *Global Change Biology* **12**, 995-1006.
- Bahn, M., Rodeghiero, M., Anderson-Dunn, M., Dore, S., Gimeno, C., Drosler, M., Williams, M., Ammann, C., Berninger, F., Flechard, C., Jones, S., Balzarolo, M., Kumar, S., Newesely, C., Priwitzer, T., Raschi, A., Siegwolf, R., Susiluoto, S., Tenhunen, J., Wohlfahrt, G. & Cernusca, A. (2008) Soil Respiration in European Grasslands in Relation to Climate and Assimilate Supply. *Ecosystems* **11**, 1352-1367.
- Bai, W.M., Wan, S.Q., Niu, S.L., Liu, W.X., Chen, Q.S., Wang, Q.B., Zhang, W.H., Han, X.G. & Li, L.H. (2010) Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: implications for ecosystem C cycling. *Global Change Biology* **16**, 1306-1316.
- Bakker, M.R., Augusto, L. & Achat, D.L. (2006) Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant and Soil* **286**, 37-51.
- Balesdent, J. (1996) The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. *European Journal of Soil Science* **47**(4): 485-493.
- Balesdent, J. & Balabane, M. (1996) Major contribution of roots to soil carbon storage inferred from maize cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry* **28**, 1261-1263.

- Balesdent, J. & Nys, C. (1996) Potentiel de stockage de carbone dans les sols de France., Ministère de l'Environnement, DGAD/SRAE: 57 pp.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. & Schmid, B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* **9**, 1146-1156.
- Bardgett, R.D., Whittaker, J.B. & Frankland, J.C. (1993). The effect of collembolan grazing on fungal activity in differently managed upland pastures – a microcosm study. *Biology and Fertility of Soils* **16**, 255–262.
- Bardgett, R.D., Hobbs, P.J. & Frostegard, A. (1996) Changes in soil fungal:bacterial biomass ratios following reductions in the intensity of management of an upland grassland. *Biology and Fertility of Soils* **22**, 261-264.
- Bardgett, R.D., Kandeler, E., Tscherko, D., Hobbs, P.J., Bezemer, T.M., Jones, T.H. & Thompson, L.J. (1999) Below-ground microbial community development in a high temperature world. *Oikos* **85**, 193-203.
- Bardgett, R.D. & Wardle, D.A. (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* **84**, 2258-2268.
- Bardgett, R.D., Bowman, W.D., Kaufmann, R. & Schmidt, S.K. (2005) A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends In Ecology & Evolution* **20**, 634-641.
- Bardgett, R.D. (2005) *The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach*. Oxford University Press.
- Bardgett, R.D., Freeman, C. & Ostle, N.J. (2008) Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *Isme Journal* **2**, 805-814.
- Barnard, R., Barthes, L., Le Roux, X., Harmens, H., Raschi, A., Soussana, J.-F., Winkler, B. & Leadley, P.W. (2004) Atmospheric CO₂ elevation has little effect on nitrifying and denitrifying enzyme activity in four European grasslands. *Global Change Biology* **10**, 488-497.
- Bartelt-Ryser, J., Joshi, J., Schmid, B., Brandl, H. & Balser, T. (2005) Soil feedbacks of plant diversity on soil microbial communities and subsequent plant growth. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **7**, 27–49.
- Baronti, S., Tognetti, R., Lanini, G.M., Tonon, G. & Raschi, A. (2008) Soil respiration and microbial activity in a Mediterranean grassland exposed to Free Air CO₂ Enrichment (FACE). *Community Ecology* **9**, 65-73.
- Basilevich, N.I. & Rodin, L.E. (1971) Productivity and turnover of elements in natural and artificial phytocenosen (on example of USSR). [Russian]. In: Biological productivity and turnover of chemical elements in different vegetation communities. Nauka, Leningrad, pp. 5-32.
- Batjes, N.H. (1996) Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science* **47**, 151-163.
- Bazot, S., Blum, H. & Robin, C. (2008) Nitrogen rhizodeposition assessed by a (NH₃)-N-15 shoot pulse-labelling of *Lolium perenne* L. grown on soil exposed to 9 years of CO₂ enrichment. *Environmental and Experimental Botany* **63**, 410-415.
- Beare, M.H., Parmelee, R.W., Hendrix, P.F., Cheng, W., Coleman, D.C. & Crossley, D.A.Jr. (1992) Microbial and faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems. *Ecological Monographs* **62**, 569-591.
- Begon, M., Townsend, S.R. & Harper, J.L. (2005). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Wiley Blackwell Publishers, Oxford UK. 752pp
- Berendse, F. & Elberse, W.T. (1989) Competition and nutrient losses from the plant. *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. (ed H.E.A. Lambers), pp. 269-284. SPB Academic Publishing bv, The Hague, Netherlands.

- Bingeman, C.W., Varner, J.E. & Martin, W.P. (1953) The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. *Soil Science Society of America Proceedings* **29**, 692-696.
- Björk, R.G., Madji, H., Klemdtsson, L., Lewis-Jonsson, L. & Molau, U. (2007) Long-term warming effects on root morphology, root mass distribution, and microbial activity in two dry tundra plant communities in northern Sweden. *New Phytologist* **176**, 862-873.
- Bloomfield, J., Vogt, K. & Wargo, P.M. (1996) Tree root turnover and senescence. Waisel, Y., Eshel, A. & Kafkafi, U. (eds), *Plant roots : The hidden half*. 2nd edition. Pp. 363-381. Marcel Dekker, New York.
- Bloor, J.M.G., Pichon, P., Falcimagne, R., Leadley, P. & Soussana, J.-F. (2010) Effects of Warming, Summer Drought, and CO₂ Enrichment on Aboveground Biomass Production, Flowering Phenology, and Community Structure in an Upland Grassland Ecosystem. *Ecosystems* **13**, 888-900.
- Bocock, K.L. & Gilbert, O.J.W. (1957) The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil* **9**, 179-185.
- Bond-Lamberty, B., Wang, C.K. & Gower, S.T. (2004) A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology* **10**, 1756-1766.
- Bond-Lamberty, B. & Thomson, A. (2010a) A global database of soil respiration data. *Biogeosciences* **7**, 1915-1926.
- Bond-Lamberty, B. & Thomson, A. (2010b) Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature* **464**, 579-U132.
- Bonkowski, M. & Brandt, F. (2002) Do soil protozoa enhance plant growth by hormonal effects? *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 1709-1715.
- Bonneau, M. & Souchier, B. (1979) *Pédologie 2 : Constituant et propriétés du sol*, Edition Masson, Paris, 460 pp.
- Bontti, E.E., Decant, J.P., Munson, S.M., Gathany, M.A., Przeszlowska, A., Haddix, M.L., Owens, S., Burke, I.C., Parton, W.J. & Harmon, M.E. (2009) Litter decomposition in grasslands of Central North America (US Great Plains). *Global Change Biology* **15**, 1356-1363.
- Boone, R.D., Nadelhoffer, K.J., Canary, J.D. & Kaye, J.P. (1998) Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature* **396**, 570-572.
- Boot, R.G.A. (1989) The significance of size and morphology of root systems for nutrient acquisition and competition. In: Lambers, H., Cambridge, M.L., Konings, H. & Pons, T.L. (eds), *Causes and consequence of variation in growth rate and productivity of higher plants*. pp. 299-311. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Boot, R.G.A. & Den Dubbelden, K.C. (1990) Effects of nitrogen supply on growth, allocation and gas exchange characteristics of two perennial grasses from inland dunes. *Oecologia* **85**, 115-121.
- Boot, R.G.A. & Mensink, M. (1990) Size and Morphology of Root Systems of Perennial Grasses from Contrasting Habitats As Affected by Nitrogen Supply. *Plant and Soil* **129**, 291-299.
- Bouma, T.J., Broekhuysen, A.G.M. & Veen, B.W. (1996) Analysis of root respiration of *Solanum tuberosum* as related to growth, ion uptake and maintenance of biomass. *Plant Physiology and Biochemistry* **34**, 795-806.
- Bradford, M.A., Tordoff, G.M., Eggers, T., Jones, T.H. & Newington, J.E. (2002) Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos* **99**, 317-323.
- Briones, M.J.I., Ostle, N.J., Mcnamara, N.R. & Poskitt, J. (2009) Functional shifts of grassland soil communities in response to soil warming. *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 315-322.

- Briones, M.J.I., Garnett, M.H. & Ineson, P. (2010) Soil biology and warming play a key role in the release of 'old C' from organic soils. *Soil Biology and Biochemistry* **42**, 960-967.
- Broadbent, F.E. (1947) Nitrogen release and carbon loss from soil organic matter during decomposition of added plant residues. *Soil Science Society of America Proceedings* **12**, 246-249.
- Bruckert, S. (1994) Analyse des complexes organo-minéraux des sols. Ch. 9. In : Bonneau, M. & Souchier, B. : *Pédologie 2. Constituants et propriétés du sol*. Masson, Paris, 275-295.
- Brundrett, M. (1991) Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* **21**, 171-313.
- Bryant, D.M., Holland, E.A., Seastedt, T.R. & Walker, M.D. (1998) Analysis of litter decomposition in an alpine tundra. *Canadian Journal of Botany* **76**, 1295-1304.
- Burton, D. L. & Beauchamp, E.G. (1994) Profile N₂O and CO₂ concentrations in a soil subject to freezing, *Soil Science Society of American Journal*, **58** 115-122.
- Butenschoen, O., Marhan, S. & Scheu, S. (2008) Response of soil microorganisms and endogeic earthworms to cutting of grassland plants in a laboratory experiment. *Applied Soil Ecology* **38**, 152-160.
- Cadish, G. & Giller, K.E. (1997) *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. Wallingford: CAB Int. 432 pp.
- Canadell, J., Jackson, R.B., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E. & Schulze, E.D. (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* **108**, 583-595.
- Canadell, J.G., Le Quere, C., Raupach, M.R., Field, C.B., Buitenhuis, E.T., Ciais, P., Conway, T.J., Gillett, N.P., Houghton, R.A. & Marland, G. (2007) Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**, 18866-18870.
- Cantarel, A.M.A. (2011) *Impacts du changement climatique sur le fonctionnement et la structure d'une prairie permanente de moyenne montagne en lien avec la diversité permanente*. Docteur d'Université - Spécialité : Ecologie, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France.
- Cantarel, A.M.A., Soussana, J.-F. & Bloor, J.M.G. (submit) Progressive responses of grassland production, diversity and functional traits to five years of elevated temperature, CO₂ and summer drought. *Global Change Biology*.
- Cardon, Z.G. (1996) Influence of rhizodeposition under elevated CO₂ on plant nutrition and soil organic matter. *Plant and Soil* **187**, 277-288.
- Cardon, Z.G., Hungate, B.A., Cambardella, C.A., Chapin, F.S., Field, C.B., Holland, E.A. & Mooney, H.A. (2001) Contrasting effects of elevated CO₂ on old and new soil carbon pools. *Soil Biology and Biochemistry* **33**, 365-373.
- Carlyle, N.C. Fraser, L.H. & Turkington, R. (2011) Tracking soil temperature and moisture in a multi-factor climate experiment in temperate grassland : Do climate manipulation methods produce their intended effects ? *Ecosystems* **14**, 489-502.
- Carrère, P., Dumont, B., Cordonnier, S., Orth, D., Teyssonneyre, F. & Petit, M. (2002) L'exploitation des prairies de montagne peut-elle concilier biodiversité et production fourragère ? *Agrilculture et produits alimentaires de montagne*. (ed G.P.M. Giraud), pp. 41-46. Edition ENITA Clermont-Ferrand.
- Casella, E., Soussana, J.-F. & Loiseau, P. (1996) Long-term effects of CO₂ enrichment and temperature increase on a temperate grass sward .1. Productivity and water use. *Plant and Soil* **182**, 83-99.

- Casper, B.B. & Jackson, R.B. (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**, 545-570.
- Castro, H.F., Classen, A.T., Austin, E.E., Norby, R.J. & Schadt, C.W. (2010) Soil Microbial Community Responses to Multiple Experimental Climate Change Drivers. *Applied and Environmental Microbiology* **76**, 999-1007.
- Chapin, F.S., Shaver, G.R., Giblin, A.E., Nadelhoffer, K.J. & Laundre, J.A. (1995) Responses of Arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, **76**, 694-711.
- Chapin, F.S., III, Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. & Diaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234-242.
- Chapin, F.S., III, Matson, P.A. & Mooney, H.A. (2002). Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer-Verlag, New York. pp436.
- Chapin, F.S., III, Mcfarland, J., Mcguire, A.D., Euskirchen, E.S., Ruess, R.W. & Kielland, K. (2009) The changing global carbon cycle: linking plant-soil carbon dynamics to global consequences. *Journal of Ecology* **97**, 840-850.
- Cheng, W., Johnson, D.W. & Fu, S. (2003) Rhizosphere effects on decomposition : controls of plant species, phenology, and fertilisation. *Soil Science Society of America Journal* **67**, 1418-427.
- Chenu, C. (2001) Le complexe argilo-humique des sols : états des connaissances actuelles. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture Française* **87**, 3-12.
- Chung, H., Zak, D.R., Reich, P.B. & Ellsworth, D.S. (2007) Plant species richness, elevated CO₂, and atmospheric nitrogen deposition alter soil microbial community composition and function. *Global Change Biology* **13**, 980-989.
- Christie, E.K. & Moorby, J. (1975) Physiological responses of arid grasses: 1. The influence of phosphorus supply on growth and phosphorus absorption. *Australian Journal of Agricultural Research* **26**, 423-436.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.-F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T. & Valentini, R. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* **437**, 529-533.
- Ciamporova, M. Dekankova, K & Ovecka, M. (1998) Intra- and interspecific variation in root length, root turnover and the underlying parameters. In: Lambers, H., Poorter, H. & Van Vuuren, M.M.I. (eds) Variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences. Backhuys Publishers, Leiden, pp 57–69.
- Cleland, E.E., Chiariello, N.R., Loarie, S.R., Mooney, H.A. & Field, C.B. (2006) Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**, 13740-13744.
- Cole, L., Bardgett, R.D. & Ineson, P. 2000. Enchytraeid worms (Oligochaeta) enhance mineralization of carbon in organic upland soils. *European Journal of Soil Science* **51**, 185–192.
- Cole, L., Bradford, M.A., Shaw, P.J.A. & Bardgett, R.D. (2006) The abundance, richness and functional role of soil meso- and macrofauna in temperate grassland – a case study. *Applied Soil Ecology* **33**, 186–198.
- Coleman, D.C. (1976) A review of root production processes and their influence on soil biota in terrestrial ecosystems. In: *The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes* (eds Anderson JM, Macfadyen A), pp 417-434. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Coleman, D.C. & Sasson, A. (1978) Decomposers subsystem. Pages 609-655 in Breymeyer, A.J. & Van Dyne, G.M. (eds). Grasslands, systems analysis and man. International biological programme 19. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Coleman, D.C. (1994) The microbial loop concept as used in terrestrial soil ecology studies. *Microbial Ecology* **28**, 245-250.
- Coleman, D.C. & Crossley, D.A. (1996) Fundamentals of soil ecology. New York, Academic Press.
- Comas, L.H., Eissenstat, D.M. & Lakso, A.N. (2000) Assessing root death and root system dynamics in a study of grape canopy pruning. *New Phytologist* **147**, 171-178.
- Cotrufo, M.F., Ineson, P. & Rowland, A.P. (1994) Decomposition of tree leaf litters grown under elevated CO₂: effect of litter quality. *Plant and Soil* **163**, 121-30.
- Cotrufo, M.F. & Gorissen, A. (1997) Elevated CO₂ enhances below-ground C allocation in three perennial grass species at different levels of N availability. *New Phytologist* **137**, 421-431.
- Coupe, M.D., Stacey, J.N. & Cahill, J.F. (2009) Limited effects of above- and belowground insects on community structure and function in a species-rich grassland. *Journal of Vegetation Science* **20**, 121-129.
- Coûteaux, M-M., Mousseau, M., Célérier, M-L. & Bottner, P. (1991) Increased atmospheric CO₂ and litter quality : decomposition of sweet chestnut leaf litter with animal food webs of different complexities. *Oikos* **61**, 54-64.
- Cox, D. (1972) Regression models and life tables. *Journal of the Royal Statistical Society*, **34**, 187-220.
- Craine, J.M., Wedin, D.A. & Reich, P.B. (2001) The response of soil CO₂ flux to changes in atmospheric CO₂, nitrogen supply and plant diversity. *Global Change Biology* **7**, 947-953.
- Craine, J.M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M. & Knops, J. (2002) Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* **16**, 563-574.
- Cruz, P., Sire, P., Al Haj Khaled, R., Theau, J.P., Therond, O. & Duru, M. (2002) Plant functional traits related to growth strategies and habitat preference of native grass populations. *Grassland Science in Europe* **7**, 776-777.
- Davidson, E.A., Trumbore, S.E. & Amundso, R. (2000) Soil warming and organic carbon content. *Nature* **408**, 789-790.
- De Boeck, H.J., Lemmens, C.M.H.M., Vicca, S., Van Den Berge, J., Van Dongen, S., Janssens, I.A., Ceulemans, R. & Nijs, I. (2007) How do climate warming and species richness affect CO₂ fluxes in experimental grasslands? *New Phytologist* **175**, 512-522.
- De Boeck, H.J., Lemmens, C., Zavalloni, C., Gielen, B., Malchair, S., Carnol, M., Merckx, R., Van Den Berge, J., Ceulemans, R. & Nijs, I. (2008) Biomass production in experimental grasslands of different species richness during three years of climate warming. *Biogeosciences* **5**, 585-594.
- De Boeck, H.J., Dreesen, F.E., Janssens, I.A. & Nijs, I. (2010) Climatic characteristics of heat waves and their simulation in plant experiments. *Global Change Biology* **16**, 1992-2000.
- De Deyn G.B., Cornelissen, J.H.C. & Bardgett, R.D. (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* **11**, 516-531.
- De Graaff, M.A., Van Kessel, C. & Six, J. (2009) Rhizodeposition-induced decomposition increases N availability to wild and cultivated wheat genotypes under elevated CO₂. *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 1094-1103.
- De Kroon, H. & Visser, E.J.W. (2003) Root Ecology, Ecological Studies 168. Eds. Springer, Berlin.

- Denef, K., Roobroeck, D., Manimel Wadu, M.C., Lootens, P. & Boeckx, P. (2009) Microbial community composition and rhizodeposit-carbon assimilation in differently managed temperate grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 144-153.
- Denton, C.S., Bardgett, R.D., Cook, R. & Hobbs, P.J. (1999) Low amounts of root herbivory positively influences the rhizosphere microbial community of a temperate grassland soil. *Soil Biology and Biochemistry* **31**, 155-165.
- De Ropp, R.S. (1945) Studies in the physiology of leaf growth. I. The effect of various accessory growth factors on the growth of the first leaf of isolated stem tips of rye. *Annals of Botany* **9**, 370-381.
- Dhital, D., Yashiro, Y., Ohtsuka, T., Noda, H., Shizu, Y. & Koizumi, H. (2010) Carbon dynamics and budget in a *Zoysia japonica* grassland, central Japan. *Journal of Plant Research* **123**, 519-530.
- Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Marti, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Diez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Perez-Harguindeguy, N., Perez-Rontome, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., De Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martinez, M., Romo-Diez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. & Zak, M.R. (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**, 295-304.
- Dijkstra, F.A., Hobbie, S.E., Knops, J.M.H. & Reich, P.B. (2004) Nitrogen deposition and plant species interact to influence soil carbon stabilization. *Ecology Letters* **7**, 1192-1198.
- Dijkstra, F.A., Hobbie, S.E. & Reich, P.B. (2006) Soil processes affected by sixteen grassland species grown under different environmental conditions. *Soil Science Society of America Journal* **70**, 770-777.
- Dijkstra, F.A., Bader, N.E., Johnson, D.W. & Cheng, W. (2009). Does accelerated soil organic matter decomposition in the presence of plants increase plant N availability? *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 1080-1087.
- Dittmer, H.J. (1937) A quantitative study of the roots and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*). *American Journal of Botany* **24**, 417-420.
- Dormaar, J.F. & Sauerbeck, D. (1983) Seasonal effects on photoassimilated carbon-14 in the root system of blue grama and associated soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* **15**, 475-479.
- Dornbush, M.E., Isenhardt, T.M. & Raich, J.W. (2002) Quantifying fine-root decomposition: An alternative to buried litterbags. *Ecology* **83**, 2985-2990.
- Drake, B.G., Leadley, P.W., Arp, W.J., Nassiry, D. & Curtis, P.S. (1989) An open top chamber for field studies of elevated atmospheric CO₂ concentration on saltmarsh vegetation. *Functional Ecology* **3**, 363-371.
- Drake, B.G., Gonzalez-Meler, M.A. & Long, S.P. (1997) More efficient plants : A consequence of rising atmospheric CO₂ ? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **48**, 607-637.
- Drake, J.E, Gallet-Budynek, A., Hofmockel, K.S., Bernhardt, E.S, Billings, S.A., Jackson, R.B., Johnsen, K.S., Lichter, J., McCarthy, H.R., LukeMcCormack, M., Moore, D.J.P., Oren, R., Palmroth, S., Philipps, R.P., Pippen, J.S., Pritchard, S.G, Treseder, K.K., Schlesinger, W.H., DeLucia, E.H. & Finzi, A.C. (2011) Increases in the flux of carbon belowground stimulate nitrogen uptake and sustain the long-term enhancement of forest productivity under elevated CO₂. *Ecology Letters* **14**, 349-357.

- Drissner, D., Blum, H., Tschirko, D. & Kandeler, E. (2007) Nine years of enriched CO₂ changes the function and structural diversity of soil microorganisms in a grassland. *European Journal of Soil Science* **58**, 260-269.
- Duchaufour, P. (1991) *Pédologie, sol végétation Environnement*, (ABRÉGÉS) 3ième édition Masson, Co.
- Dugas, W.A., Heuer, M.L. & Mayeux, H.S. (1999) Carbon dioxide fluxes over bermudagrass, native prairie, and sorghum. *Agricultural and Forest Meteorology* **93**, 121-139.
- Dukes, J.S. & Field, C.B. (2000) Diverse mechanisms for CO₂ effects on grassland litter decomposition. *Global Change Biology* **6**, 145-154.
- Dukes, J.S., Chiariello, N.R., Cleland, E.E., Moore, L.A., Shaw, M.R., Thayer, S., Tobeck, T., Mooney, H.A. & Field, C.B. (2005) Responses of grassland production to single and multiple global environmental changes. *Plos Biology* **3**, 1829-1837.
- Easson, D.L., Pickles, S.J. & White, E.M. (1995) A study of the tensile force required to pull wheat roots from soil. *Annals of Applied Biology* **127**, 363-373.
- Ebersberger, D., Niklaus, P.A. & Kandeler, E. (2003) Long term CO₂ enrichment stimulates N-mineralisation and enzyme activities in calcareous grassland. *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 965-972.
- Edwards, N.T. & Norby, R.J. (1999) Below-ground respiratory responses of sugar maple and red maple saplings to atmospheric CO₂ enrichment and elevated air temperature. *Plant and Soil* **206**, 85-97.
- Edwards, E.J., Benham, D.G., Marland, L.A. & Fitter, A.H. (2004) Root production is determined by radiation flux in a temperate grassland community. *Global Change Biology* **10**, 209-227.
- Egli, M., Hitz, C., Fitze, P. & Mirabella, A. (2004) Experimental determination of climate-change effects on above-ground and below-ground organic matter in alpine grasslands by translocation of soil cores. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* **167**, 457-470.
- Ehrlinger, J.R. & Björkman, O. (1977) Quantum yields of CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants; dependence on temperature, CO₂, and O₂ concentration. *Plant Physiology* **59**, 86-90.
- Eissenstat, D.M. (1992) Costs and Benefits of Constructing Roots of Small Diameter. *Journal of Plant Nutrition* **15**, 763-782.
- Eissenstat, D.M. & Yanai, R.D. (1997) The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research* **27**, 1-60.
- Eissenstat, D.M. & Achor, D.S. (1999) Anatomical characteristics of roots of citrus rootstocks that vary in specific root length. *New Phytologist* **141**, 309-321.
- Eissenstat, D.M., Wells, C.E., Yanai, R.D. & Whitbeck, J.L. (2000) Building roots in changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* **147**, 33-42.
- Elberse, W.T. & Berendse, F. (1993) A comparative study of the growth and morphology of eight grass species from habitats with different nutrient availabilities. *Functional Ecology* **7**, 223-229.
- Epstein, H.E., Burke, I.C. & Lauenroth, W.K. (2002) Regional patterns of decomposition and primary production rates in the US Great Plains. *Ecology* **83**, 320-327.
- Esau, K. (1941) Phloem anatomy of tobacco affected with curly top and mosaic. *Hilgardia* **13**, 437-490.
- Esser, G. (1992) Implications of Climate Change for Production and Decomposition in Grasslands and Coniferous Forests. *Ecol Appl* **2**, 47-54.
- Evans, P.S. (1971) Root growth of *Lolium perenne* L. II. Effects of defoliation and shading. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **14**, 552-562.

- Eviner, V.T. & Chapin, F.S.III. (2003) Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review Ecology, and Evolution Systematics* **34**, 487-515.
- Faget, M., Liedgens, M., Stamp, P., Flutsch, P. & Herrera, J.M. (2010) A minirhizotron imaging system to identify roots expressing the green fluorescent protein. *Computers and Electronics in Agriculture* **74**, 163-167.
- Farley, R.A. & Fitter, A.H. (1999) The responses of seven cooccurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient-rich patches. *Ecology* **87**, 849-859.
- Farquhar, G.D., Von Caemmerer, S. & Berry, J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**, 78-90.
- Farrar, J.F. & Williams, M.L. (1991) The Effects of Increased Atmospheric Carbon Dioxide and Temperature on Carbon Partitioning, Source-Sink Relations and Respiration. *Plant Cell and Environment* **14**, 819-830.
- Farrar, J.F. & Jones, D.L. (2000) The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist* **147**, 43-53.
- Ferris, R. & Taylor, G. (1993) Contrasting Effects of Elevated CO₂ on the Root and Shoot Growth of Four Native Herbs Commonly Found in Chalk Grassland. *New Phytologist* **125**, 855-866.
- Fiala, K., Tuma, I. & Holub, P. (2009) Effect of Manipulated Rainfall on Root Production and Plant Belowground Dry Mass of Different Grassland Ecosystems. *Ecosystems* **12**, 906-914.
- Fitter, A.H. (1985) Functional significance of root morphology and root system architecture. In: Fitter, A.H., Read, D.J., Atkinson, D. & Usher, M.B. (eds) *Ecological Interactions in Soil*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 87-106.
- Fitter, A.H. (1987) An architectural approach to the comparative ecology of plant-root systems. *New Phytologist* **106**, 61-77.
- Fitter, A., (1989) The role and ecological significance of vesicular-arbuscular mycorrhizas in temperate ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **29**, 137-151.
- Fitter, A.H., Stickland, T.R., Harey, M.L. & Wilson, G.W. (1991) Architectural analysis of plant root systems. 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytologist* **118**, 375-382.
- Fitter, A.H. & Stickland, T.R. (1991) Architectural analysis of plant root systems. 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist* **118**, 383-389.
- Fitter, A.H., Self, G.K., Wolfenden, J., Vanvuuren, M.M.I., Brown, T.K., Williamson, L., Graves, J.D. & Robinson, D. (1996) Root production and mortality under elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil* **187**, 299-306.
- Fitter, A.H., Graves, J.D., Wolfenden, J., Self, G.K., Brown, T.K., Bogie, D. & Mansfield, T.A. (1997) Root production and turnover and carbon budgets of two contrasting grasslands under ambient and elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. *New Phytologist* **137**, 247-255.
- Fitter, A.H., Graves, J.D., Self, G.K., Brown, T.K., Bogie, D.S. & Taylor, K. (1998) Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: Influence of temperature and solar radiation. *Oecologia* **114**, 20-30.
- Fitter, A.H., Self, G.K., Brown, T.K., Bogie, D.S., Graves, J.D., Benham, D. & Ineson, P. (1999) Root production and turnover in an upland grassland subjected to artificial soil warming respond to radiation flux and nutrients, not temperature. *Oecologia* **120**, 575-581.
- 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.

- Fontaine, S., Bardoux, G., Abbadie, L. & Mariotti, A. (2004a) Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters* **7**, 314-320.
- Fontaine, S., Bardoux, G., Benest, D., Verdier, B., Mariotti, A. & Abbadie, L. (2004b) Mechanisms of the priming effect in a savannah soil amended with cellulose. *Soil Science Society of America Journal* **68**, 125-131.
- Fontaine, S. & Barot, S. (2005) Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters* **8**, 1075-1087.
- Fontaine, S., Barot, S., Barre, P., Bdioui, N., Mary, B. & Rumpel, C. (2007) Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* **450**, 277-U210.
- Fontaine, S., Henault, C., Amor, A., Bdioui, A., Bloor, J.M.G., Maire, V., Mary, B., Revalliot, S. & Maron, P.A. (2011) Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology and Biochemistry* **43**, 86-96.
- Forbes, P.J., Black, K.E. & Hooker, J.E. (1997) Temperature-induced alteration to root longevity in *Lolium perenne*. *Plant and Soil* **190**, 87-90.
- Fornara D.A. & Tilman, D. (2008) Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology* **96**, 314-322.
- Frank, A.B., Liebig, M.A. & Hanson, J.D. (2002) Soil carbon dioxide fluxes in northern semiarid grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 1235-1241.
- Frank D.A. (2007) Drought effects on above- and belowground production of a grazed temperate grassland ecosystem. *Oecologia* **152**, 131-139.
- Fu, J.M. & Huang, B.R. (2003) Growth and physiological response of creeping bentgrass to elevated night temperature. *Hortscience* **38**, 299-301.
- Garay, A.H., Matthew, C. & Hodgson, J. (2000) The influence of defoliation height on dry-matter partitioning and CO₂ exchange of perennial ryegrass miniature swards. *Grass and Forage Science* **55**, 372-376.
- Garcia-Pausas, J., Casals, P., Romanya, J., Vallecillo, S. & Sebastia, M.-T. (2010) Seasonal patterns of belowground biomass and productivity in mountain grasslands in the Pyrenees. *Plant and Soil* **340**, 315-326.
- Garnier, E. (1998) Interspecific variation in plasticity of grasses in response to nitrogen supply. In: Chepwick, G.P. (ed), Population ecology of grass. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Garten C.T., Classen, A.T. & Norby, R.J. (2009) Soil moisture surpasses elevated CO₂ and temperature as a control on soil carbon dynamics in a multi-factor climate change experiment. *Plant and Soil* **319**, 85-94.
- Gartner, T.B. & Cardon, Z.G. (2004) Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* **104**, 230-246.
- Gastal, F. & Saugier, B. (1986) Alimentation azotée et croissance de la fétuque élevée. 1. Assimilation du carbone et répartition entre organes. *Agronomie* **6**, 157-166.
- Gerwitz, A. & Page, E.R. (1974) An empirical mathematical model to describe plant root systems. *Journal of Applied Ecology* **11**, 773-782.
- Gielen, B., Naudts, K., D'haese, D., Lemmens, C.M.H.M., De Boeck, H.J., Biebaut, E., Serneels, R., Valcke, R., Nijss, I. & Ceulemans, R. (2007) Effects of climate warming and species richness on photochemistry of grasslands. *Physiologia Plantarum* **131**, 251-262.
- Gill, A.R. & Jackson, R.B. (2000) Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* **147**, 13-31.
- Gill, A.R., Burke, I.C., Lauenroth, W.K. & Milchunas, D.G. (2002) Longevity and turnover of roots in the shortgrass steppe: influence of diameter and depth. *Plant Ecology* **159**, 241-251.

- Goldberg, D. & Novoplansky, A. (1997) On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of Ecology* **85**, 409-418.
- Gorissen, A., Van Ginkel, J.H., Keurent Jes, J.J.B. & Van Veen, J.A. (1995) Grass root decomposition is retarded when grass has been grown under elevated CO₂. *Soil Biology and Biochemistry* **27**, 117-120.
- Gounot, M., & Bouché, M. (1974) Modélisation de l'écosystème prairial. Objectifs et méthodes. *Bulletins Ecologiques* **5**, 309-338.
- Grayston, S.J., Dawson, L.A., Treonis, A.M., Murray, P.J., Ross, J., Reid, E.J., Mac Dougall, R. (2001) Impact of root herbivory by insect larvae on soil microbial communities. *European Journal of Soil Biology* **37**, 277-280.
- Greco S.A. & Cavagnaro J. (2002) Effects of drought in biomass production and allocation in three varieties of *Trichloris crinita* P. (*Poaceae*) a forage grass from the arid Monte region of Argentina. *Plant Ecology* **164**, 125-132.
- Gregory, P.J. (2006) Plant roots : Growth, Activity and Interaction with Soils. Blackwell Scientific Publishers, Oxford, UK, p176.
- Grime, J.P. (1979) Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., Band, S.R., Booth, R.E., Bossard, C.C., Campbell, B.D., Cooper, J.E.L., Davison, A.W., Gupta, P.L., Hall, W., Hand, D.W., Hannah, M.A., Hillier, S.H., Hodgkinson, D.J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J.M.L., Matthews, N., Mowforth, M.A., Neal, A.M., Reader, R.J., Reiling, K., Ross-Fraser, W., Spencer, R.E., Sutton, F., Tasker, D.E., Thorpe, P.C. & Whitehouse, J. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* **79**, 259-281.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K. & Lavorel, S. (2009) Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology* **23**, 1167-1178.
- Guitian, R. & Bardgett, R.D. (2000). Plant and soil microbial responses to defoliation in temperate semi-natural grassland. *Plant and Soil* **220**, 271-277.
- Guo, D., Li, H., Mitchell, R.J., Han, W., Hendricks, J.J., Fahey, T.J. & Hendrick, R.L. (2008) Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist* **177**, 443-456.
- Hales, S. (1727) Vegetable Staticks. Edition première : Vegetable Staticks : Or, an Account of Some Statical Experiments on the Sap in Vegetables... Also, a Specimen of an Attempt to Analyze the Air, London.
- Hamilton, E.W. & Frank, D.A. (2001) Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass. *Ecology* **82**, 2397-2402.
- Hanson P.J., Edwards, N.T., Garten, C.T. & Andrews, J.A. (2000) Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry* **48**, 115-146.
- Harte, J., Torn, M.S., Chang, F.R., Feifarek, B., Kinzig, A.P., Shaw, R. & Shen, K. (1995) Global Warming and Soil Microclimate - Results from a Meadow-Warming Experiment. *Ecological Applications* **5**, 132-150.
- Hättenschwiler, S. & Gasser, P. (2005) Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 1519-1524.
- Hayes, D.C. & Seastedt, T.R. (1987) Root dynamics of tallgrass prairie in wet and dry years. *Canadian Journal of Botany* **65**, 787-91.
- Heal, O.W. & Perkins, D.F. (1976) The Ecology of some British Moors and Montane Grasslands. *Springer-Verlag*, Berlin in association with Chapman & Hall, London.

- Hector, A. (1998) The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos* **82**, 597-599.
- Heinmann, M. & Reichstein, M. (2008) Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature* **451**, 289-292.
- Heisler-White, J.L., Knapp, A.K. & Kelly, E.F. (2008) Increasing precipitation event size increases aboveground net primary productivity in a semi-arid grassland. *Oecologia* **158**, 129-140.
- Hendrey, G.R., Lewin, K.F. & Nagy, J. (1993) Free air carbon dioxide enrichment: development, progress, results. *Vegetatio* **104/105**, 17-31.
- Higgins, P.A.T., Jackson, R.B., Des Rosiers, J.M. & Field, C.B. (2002) Root production and demography in a California annual grassland under elevated atmospheric carbon dioxide. *Global Change Biology* **8**, 841-850.
- Hishi, T. (2007) Heterogeneity of individual roots within the fine root architecture: causal links between physiological and ecosystem functions. *Journal of Forest Research* **12**, 126-133.
- Hobbie, S.E. (1992) Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* **7**, 336-339.
- Hogberg, 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.A. Jr. (1996) Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia* **107**, 87-94.
- Holub, P. (2002) The expansion of *Calamagrostis epigejos* into alluvial meadows: Comparison of aboveground biomass in relation to water regimes. *Ekologia-Bratislava* **21**, 27-37.
- Hood, R.C. (2001) The effect of soil temperature and moisture on organic matter decomposition and plant growth. *Isotopes in Environmental and Health Studies* **37**, 25-41.
- Hooper, D.U. & Vitousek, P.M. (1997) The effect of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* **277**, 1302-1305.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Iii, Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**, 3-35.
- Hoorens, B., Coomes, D. & Aerts, R. (2010) Neighbour identity hardly affects litter-mixture effects on decomposition rates of New Zealand forest species. *Oecologia* **162**:479-489.
- Hopkins, W.G. (1999) Introduction to plant physiology. Second Edition.
- Huang, B.R. & Gao, H.W. (2000) Root physiological characteristics associated with drought resistance in tall fescue cultivars. *Crop Science* **40**, 196-203.
- Huang, B.R. (2001) Nutrient accumulation and associated root characteristics in response to drought stress in tall fescue cultivars. *HortScience* **36**, 148-152.
- Hui, D. & Jackson, R.B. (2006) Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data. *New Phytologist* **169**, 85-93.
- Hummel, I., Vile, D., Violle, C., Devaux, J., Ricci, B., Blanchard, A., Garnier, E. & Roumet, C. (2007) Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist* **173**, 313-321.
- Hungate, B.A., Holland, E.A., Jackson, R.B., Chapin Iii, F.S., Mooney, H.A. & Field, C.B. (1997) The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature* **388**, 576-578.

- Hungate, B.A., Reichstein, M., Dijkstra, P., Johnson, D., Hymus, G., Tenhunen, J.D., Hinkle, C.R. & Drake, B.G. (2002) Evapotranspiration and soil water content in a scrub-oak woodland under carbon dioxide enrichment. *Global Change Biology* **8**, 289–298.
- Hunt, J.E., Kelliher, F.M., Mcseveny, T.M., Ross, D.J. & Whitehead, D. (2004) Long-term carbon exchange in a sparse, seasonally dry tussock grassland. *Global Change Biology* **10**, 1785-1800.
- INRA (2002) Contribution à la lutte contre l'effet de serre, Stocker du carbone dans les sols agricoles de France? Rapport d'expertise réalisé par l'INRA à la demande du ministère de l'Ecologie (Octobre 2002). 334p.
- IPCC, 2001. Climate Change (2001) The Scientific Basis. In: *Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Houghton J.T. et al.). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY.
- IPCC, 2007. Climate Change (2007) The Scientific Basis. In : *Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Solomon S.D. et al.). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, 996 pp.
- Iversen, C.M., Ledford, J. & Norby, R.J. (2008) CO₂ enrichment increases carbon and nitrogen input from fine roots in a deciduous forest. *New Phytologist* **179**, 837–847
- Jackson, R.B., Canadell, J., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E. & Schulze, E.D. (1996a) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* **108**, 389-411.
- Jackson, R.B. & Caldwell, M.M. (1996b) Integrating resource heterogeneity and plant plasticity: modelling nitrate and phosphate uptake in a patchy soil environment. *Journal of Ecology*, **84**, 891-903.
- Jackson, R.B., Mooney, H.A. & Schulze, E.D. (1997) A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**, 7362-7366.
- Jastrow, J.D., Miller, R.M. & Owensby, C.E. (2000) Long-term effects of elevated atmospheric CO₂ on below-ground biomass and transformations to soil organic matter in grassland. *Plant and Soil* **224**, 85-97.
- Jastrow, J.D., Miller, R.M., Matamala, R., Norby, R.J., Boutton, T.W., Rice, C.W. & Owensby, C.E. (2005) Elevated atmospheric carbon dioxide increases soil carbon. *Global Change Biology* **11**, 2057-2064.
- Jenkinson, D.S., Powlson, D.S. & Wedderburn, R.W.M. (1976) The effect of biocidal treatments on metabolism in soils. III The relationship between soil biovolume measured by optical microscopy and the flush of decomposition caused by fumigation. *Soil Biology and Biochemistry* **8**, 189-202.
- Jenkinson, D.S. (1977) Studies on the decomposition of plant material in soil. 5. The effect of plant cover and soil type on the loss of carbon from 14C labelled. *Journal of Soil Science* **28**, 424-434.
- Jenkinson, D.S., Adams, D.E. & Wild, A. (1991) Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming. *Nature* **351**, 304-306.
- Jensen, L.S., Mueller, T., Tate, K.R., Ross, D.J., Magid, J. & Nielsen, N.E. (1996) Soil surface CO₂ flux as an index of soil respiration in situ : a comparison of two chamber methods. *Soil Biology and Biochemistry* **28**, 1297-1306.
- Johnson, M.G., Tingey, D.T., Phillips, D.L. & Storm, M.J. (2001) Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environmental and Experimental Botany* **45**, 263-289.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**, 373-386.

- Jones, D.L., Hodge, A., Kuzyakov, Y. (2004) Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist* **163**, 459-480.
- Jones, D.L., Nguyen, C. & Finlay, R.D. (2009) Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil–root interface. *Plant and Soil* **321**, 5-33.
- Joos, O., Hagedorn, F., Heim, A., Gilgen, A.K., Schmidt, M.W.I., Siegwolf, R.T.W. & Buchmann, N. (2010) Summer drought reduces total and litter-derived soil CO₂ effluxes in temperate grassland - clues from a C-13 litter addition experiment. *Biogeosciences* **7**, 1031-1041.
- Joslin, J.D. & Henderson, G.S. (1984) The Determination of Percentages of Living Tissue in Woody Fine Root Samples Using Triphenyltetrazolium Chloride. *Forest Science* **30**, 965-970.
- Joslin, J.D., Wolfe, M.H. & Hanson, P.J. (2000) Effects of altered water regimes. *New Phytologist* **147**, 117–129.
- Jourdan, C., Rey, H. & Guedon, Y. (1995) Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system. *Plant and Soil* **177**, 63-72.
- Jourdan, C. & Rey, H. (1997) Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq) root system. *Plant and Soil* **189**, 33-48.
- Kampichler, C. & Bruckner, A. (2009) The role of microarthropods in terrestrial decomposition: a meta-analysis of 40 years of litterbag studies. *Biological Reviews* **84**, 375-389.
- Kandeler, E., Tschirko, D., Bardgett, R.D., Hobbs, P.J., Kampichler, C. & Jones, T.H. (1998) The response of soil microorganisms and roots to elevated CO₂ and temperature in a terrestrial model ecosystem. *Plant and Soil* **202**, 251-262.
- Kätterer, T., Reichstein, M., Andren, O. & Lomander, A. (1998) Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different models. *Biology and Fertility of Soils* **27**, 258-262.
- Katz, R. W. & Brown, B. G. (1992) Extreme events in a changing climate: Variability is more important than averages. *Climatic Change* **21**, 289-302.
- Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C. & Garnier, E. (2006) Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* **20**, 21-30.
- Kemp, P.R., Waldecker, D.G., Owensby, C.E., Reynolds, J.F. & Virginia, R.A. (1994) Effects of Elevated CO₂ and Nitrogen-Fertilization Pretreatments on Decomposition on Tallgrass Prairie Leaf-Litter. *Plant and Soil* **165**, 115-127.
- Kemp, P.R., Reynolds, J.F., Virginia, R.A. & Whitford, W.G. (2003) Decomposition of leaf and root litter of Chihuahuan desert shrubs: effects of three years of summer drought. *Journal of Arid Environments* **53**, 21-39.
- King, J.S., Albaugh, T.J., Allen, H.L., Buford, M., Strain, B.R. & Dougherty, P. (2002) Below-ground carbon in put to soil is control led by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. *New Phytologist* **154**, 389-398.
- Kirschbaum, M.U.F. (1995) The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* **27**, 753-760.
- Klumpp, K., Soussana, J.-F. & Falcimagne, R. (2007a) Effects of past and current disturbance on carbon cycling in grassland mesocosms. *Agriculture Ecosystems & Environment* **121**, 59-73.
- Klumpp, K., Soussana, J.-F. & Falcimagne, R. (2007b) Long-term steady state ¹³C labelling to investigate soil carbon turnover in grasslands. *Biogeosciences* **4**, 385-394.

- Klumpp, K., Fontaine, S., Attard, E., Le Roux, X., Gleixner, G. & Soussana, J.-F. (2009) Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology* **97**, 876-885.
- Klumpp, K., Tallec, T., Guix, N., Soussana, J.-F. (2011) Impact of agricultural practises and climatic variability on carbon storage of grazed grassland. In preparation.
- Knapp, A.K., Beier, C., Briske, D.D., Classen, A.T., Luo, Y., Reichstein, M., Smith, M.D., Smith, S.D., Bell, J.E., Fay, P.A., Heisler, J.L., Leavitt, S.W., Sherry, R., Smith, B. & Weng, E. (2008) Consequences of More Extreme Precipitation Regimes for Terrestrial Ecosystems. *Bioscience* **58**, 811-82.
- Knops, J.M.H., Naeem, S. & Reich, P.B. (2007) The impact of elevated CO₂, increased nitrogen availability and biodiversity on plant tissue quality and decomposition. *Global Change Biology* **13**, 1960-1971.
- Kowalchuk, G.A., Buma, D.S., de Boer, W., Klinkhamer, P.G.L. & van Veen, J.A. (2002) Effects of above-ground plant species composition and diversity on the diversity of soil-borne microorganisms. *Antonie Van Leeuwenhoek* **81**, 509-520.
- Kreyling, J., Beierkuhnlein, C., Elmer, M., Pritsch, K., Radovski, M., Schloter, M., Wollecke, J. & Jentsch, A. (2008) Soil biotic processes remain remarkably stable after 100-year extreme weather events in experimental grassland and heath. *Plant and Soil* **308**, 175-188.
- Kucera, C.L. & Kirkham, D.R. (1971) Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri. *Ecology* **52**, 912-915.
- Kumar, R., Linga, P. & Englezos, P. (2006) Pre and post combustion capture of carbon dioxide via hydrate formation. 2006 IEEE EIC Climate Change Conference, Vols 1 and 2, pp. 294-300.
- Kutsch, W.L., Bahn, M. & Heinemeyer, A. (2009) Soil Carbon Dynamics. (Eds.) Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kutschera, L. (1960) Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. DLG, Frankfurt am Main.
- Kutschera, L. & Lichtenegger, E. (1982) Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 1: Monocotyledoneae. G. Fischer, Stuttgart, New York, NY.
- Kuzyakov, Y. (2002) Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung und Bodenkunde* **165**, 382-396.
- Kuzyakov, Y. (2006) Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry* **38**, 425-448.
- Kuzyakov, Y. & Larionova, A.A. (2006) Contribution of hizomicrobial and root respiration to the CO₂ emission from soil (A review). *Eurasian Soil Science* **39** (7), 753-764.
- Kuzyakov, Y., Subbotina, I., Chen, H., Bogomolova, I. & Xu, X. (2009) Black carbon decomposition and incorporation into microbial biomass estimated by ¹⁴C labeling. *Soil Biology and Biochemistry* **41**, 210-219.
- Kuzyakov, Y. & Gavrichkova, O. (2010) REVIEW: Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls. *Global Change Biology* **16**, 3386-3406.
- Kuzyakov, Y. (2010) Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* **42**, 1363-1371.
- Lafarge, M., Mazel, C. & Hill, D.R.C. (2005) A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics. *Ecological Modelling* **183**, 125-141.

- Lambers, H., Simpson, R.J., Beilharz, V.C. & Dalling, M.J. (1982) Growth and translocation of C and N in wheat (*Triticum aestivum*) grown with a split root system. *Physiologia Plantarum* **56**, 421-429.
- Lambers, H., Szaniawski, R.K. & de Visser, R. (1983) Respiration of the growth, maintenance and ion uptake: an evaluation of concepts, methods, values and their significance. *Physiologia Plantarum* **58**, 556-563.
- Lambers, H., Stulen, I. & Vanderwerf, A. (1996) Carbon use in root respiration as affected by elevated atmospheric CO₂. *Plant and Soil* **187**, 251-263.
- Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. (1998) Plant physiological ecology. *Plant physiological ecology.*, Springer Publishing, xxvii + 540 pp.
- Lane, D.R., Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. (2000a) Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *Journal of Vegetation Science* **11**, 359-368.
- Lane, L.A., Ayres, J.F. & Lovett, J.V. (2000b) The pastoral significance, adaptive characteristics, and grazing value of white clover (*Trifolium repens* L.) in dryland environments in Australia: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **40**, 1033-1046.
- Larsson, K. & Steen, E. (1988) Changes in mass and chemical composition of grass roots during decomposition. *Grass and Forage Science* **43**, 173-177
- Lauenroth, W.K. & Gill, R. (2003) Turnover of root systems. In: *Root Ecology*, (eds de Kroon H, Visser EJW) pp 61-83. Springer Verlag, Berlin.
- Lavelle, P., Bignell, D. & Lepage, M. (1997) Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* **33**, 159-193.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**, 545-556.
- Lavorel, S. (2010) Distribution des services écosystémiques à l'échelle du paysage : le rôle des traits fonctionnels végétaux. Communication orale au Colloque Ecologie 2010, Montpellier.
- Leadley, P.W. & Drake, B.G. (1993) Open top chambers for exposing plant canopies to elevated CO₂ concentration and for measuring net gas exchange. *Plant Ecology* **104-105**, 3-15.
- Lecain, D.R., Morgan, J.A., Schuman, G.E., Reeder, J.D. & Hart, R.H. (2000) Carbon exchange rates in grazed and ungrazed pastures of Wyoming. *Journal of Range Management* **53**, 199-206.
- Lecain, D.R., Morgan, J.A., Milchunas, D.G., Mosier, A.R., Nelson, J.A. & Smith, D.P. (2006) Root biomass of individual species, and root size characteristics after five years of CO₂ enrichment on native shortgrass steppe. *Plant and Soil* **279**, 219-228.
- Lecerf, A., Risnoveanu, G., Popescu, C., Gessner, M.O. & Chauvet, E. (2007) Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology* **88**:219-227.
- Leconte, D., Simon, J.C., Diquélou, S. & Stilmant, D. (2002) Diversité floristique de la prairie permanente normande, Actes du Colloque des Prairiales du Robillard, 21 novembre 2002.
- Le Gall, A., Pflimin, A. & Maheas, M. (2007) La prairie : un enjeu économique et sociétal. *Le dossier Economie de l'Elevage Hors série*. Spécial prairie, 44 pp.
- Lelièvre, F., Chapon, P. & Volaire, F. (2002) Croissance et survie à la sécheresse chez les types de *Dactylis glomerata* L. non dormants en été. *Rangeland and pasture rehabilitation in Mediterranean areas*. *Options méditerranéennes* **62**, 99-102.
- Le Roux Y., (1994) *Mise en place de l'architecture racinaire d'Hevea brasiliensis. Etude comparée du semis et de la microbouture*. Docteur d'Université – Spécialité : Agronomie, Université Aix-Marseille III, France.

- Leroux, Y. & Pagès, L. (1994) Development and Polymorphism of Roots in Rubber Tree Seedlings (*Hevea-Brasiliensis*). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* **72**, 924-932.
- Liljeroth, E., Kuikman, P. & van Veen, J.A. (1994) Carbon translocation to the rhizosphere of maize and wheat and influence on the turn-over of native soil organic matter at different soil nitrogen levels. *Plant and Soil* **161**, 233-240.
- Lin, W.H., Zhang, F.S. & Bai, K.Z. (2000) Responses of plant rhizosphere to atmospheric CO₂ enrichment. *Chinese Science Bulletin* **45**, 97-101.
- Liu, J., Price, D.T. & Chen, J.M. (2005) Nitrogen controls on ecosystem carbon sequestration: a model implementation and application to Saskatchewan. *Canada Ecological Modelling* **186**, 178-195.
- Liu, W., Zhang, Z. & Wan, S. (2009) Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology* **15**, 184-195.
- Lloyd, J. & Taylor, J.A. (1994) On the Temperature-Dependence of Soil Respiration. *Functional Ecology* **8**, 315-323.
- Löhnis, F. (1926) Nitrogen availability of green manures. *Soil Science* **22**, 253-290.
- Loiseau, P. & Soussana, J.-F. (1999a) Elevated [CO₂], temperature increase and N supply effects on the accumulation of below-ground carbon in a temperate grassland ecosystem. *Plant and Soil* **212**, 123-134.
- Loiseau, P. & Soussana, J.-F. (1999b) Elevated [CO₂], temperature increase and N supply effects on the turnover of below-ground carbon in a temperate grassland ecosystem. *Plant and Soil* **210**, 233-247.
- Loiseau, P., Alvarez, G., Martin, C. & Duparque, A. (2002a) Fonctionnement de l'écosystème prairial et environnement : le rôle des cycles biogéochimiques. *Agriculture et produits alimentaires de montagne* (ed E. Clermont-Ferrand), pp. 47-51. ENITAC, Actes du colloque INRA-ENITAC
- Loiseau, P., Louault, F., Carrere, P., Assmann, T., Alvarez, G., Delpy, R. & Soussana, J.-F. (2002b) Flux de carbone et d'azote dans les associations de graminée et de trèfle blanc conduites en pâturage simulé. *Fourrages* **169**, 25-46.
- Lomander, A., Katterer, T. & Andren, O. (1998a) Carbon dioxide evolution from top- and subsoil as affected by moisture and constant and fluctuating temperature. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 2017-2022.
- Lomander, A., Katterer, T. & Andren, O. (1998b) Modelling the effects of temperature and moisture on CO₂ evolution from top- and subsoil using a multi-compartment approach. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 2023-2030.
- Louault, F., Soussana, J.-F. & Perrodin, M. (2002) Long-term effects of a reduced herbage use in a semi-natural grassland. I. Plant functional traits and plant response groups. *19th EGF 2002. Multi-function grasslands. Quality Forages, Animal Products and Landscapes*. (eds JI Durand, Jc Emile, C. Huyghe & G. Lemaire), pp. 338-339. La Rochelle, France.
- Louault, F., Pillar, V.D., Aufrere, J., Garnier, E. & Soussana, J.-F. (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* **16**, 151-160.
- Lundegardh, H. (1927) Carbon dioxide evolution of soil and trop growth. *Soil Science* **23**, 417-453.
- Luo, Y.Q., Wan, S., Hui, D. & Wallace, L.L. (2001) Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature* **413**, 622-625.
- Luo, Y.Q. (2003) Uncertainties in interpretation of isotope signals for estimation of fine root longevity: theoretical considerations. *Global Change Biology* **9**, 1118-1129.

- Luo, Y.Q. (2004) Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *Bioscience* **54**, 731-739.
- Luo, Y.Q., Hui, D.F. & Zhang, D.Q. (2006) Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: A meta-analysis. *Ecology* **87**, 53-63.
- Luo, Y.Q. (2007) Terrestrial carbon cycle feedback to climate warming. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**, 683-712.
- Luo, Y.Q., Gerten, D., Le Maire, G., Parton, W.J., Weng, E.S., Zhou, X.H., Keough, C., Beier, C., Ciais, P., Cramer, W., Dukes, J.S., Emmett, B., Hanson, P.J., Knapp, A., Linder, S., Nepstad, D. & Rustad, L. (2008) Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and [CO₂] on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones. *Global Change Biology* **14**, 1986-1999.
- Luxton, M. (1982) Studies on the Invertebrate Fauna of New-Zealand Peat Soils .1. General Survey of the Sites. *Revue D Ecologie Et De Biologie Du Sol* **19**, 535-552.
- Lyons, E.M., Pote, J., Dacosta, M. & Huang, B. (2007) Whole-plant carbon relations and root respiration associated with root tolerance to high soil temperature for *Agrostis* grasses. *Environmental and Experimental Botany* **59**, 307-313.
- Maire, V. (2009) *Des traits des graminées au fonctionnement de l'écosystème prairial : Une approche de modélisation mécaniste*. Docteur d'Université - Spécialité : Ecologie, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France.
- Maire, V., Gross, N., Wirth, C., Pontes L. Da S., Proulx, R. & Louault, F. (2011a) Habitat-filtering and niche differentiation jointly determine species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *Ecology Letters* (Submitted)
- Maire, V., Dubreucq, E., Lehours, A.-C., Shazad, T., Despinasse, R., Comby, A., Mourguy, M. & Fontaine, S. (2011b) Extracellular respiration: reconstitution of oxidative metabolism in soil by enzymes released from dead cells, *Nature* (soumis).
- Mansfield, T.A., Herington, A.M. & Atkinson, C.J. (1990) Some current aspects of stomatal physiology. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **41**, 55-75.
- Mapfumo, E., Aspinall, D., Hancock, T. & Sedgley, M. (1993) Xylem development in relation to water-uptake by roots of grapevine (*Vitis vinifera* L). *New Phytologist* **125**, 93-99.
- Marhan, S., Kandeler, E., Rein, S., Fangmeier, A. & Niklaus, P.A. (2010) Indirect effects of soil moisture reverse soil C sequestration responses of a spring wheat agroecosystem to elevated CO₂. *Global Change Biology* **16**, 469-483.
- Marriott, C.A., Fothergill, M., Jeangros, B., Scotton, M. & Louault F. (2004) Long term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland areas. A review. *Agronomie* **24**, 447-462.
- Matthew, C., Xia, J.X., Chu, A.C.P., Mackay, A.D. & Hodgson, J. (1991) Relationship between root production and tiller appearance rates in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Plant root growth - an ecological perspective* (ed D. Atkinson), pp. 281 - 290. Blackwell sci. publ., Oxford.
- Mawdsley, J.L. & Bardgett, R.D. (1997) Continuous defoliation of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and white clover (*Trifolium repens*) and associated changes in the microbial population of an upland grassland soil. *Biology and Fertility of Soils* **24**, 52-58.
- Mc Donald, N.W., Zak, D.R. & Pregitzer, K.S. (1995) Temperature effects on kinetics of microbial respiration and net nitrogen and sulphur mineralization. *Soil Science Society of American Journal* **59**, 233-240.
- Mc Guire, K.L., Bent, E., Borneman, J., Majumder, A., Allison, S.D. & Treseder, K.K. (2010) Functional diversity in resource use by fungi. *Ecology* **91**, 2324-2332.

- Mclaren, J.R. & Turkington, R. (2010) Plant functional group identity differentially affects leaf and root decomposition. *Global Change Biology* **16**, 3075-3084.
- MEA, Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystem and Human Wellbeing: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, D.C., Island Press.
- Medvigy, D., Wofsy, S. C., Munger, J. W. & Moorcroft, P. R. (2010) Responses of terrestrial ecosystems and carbon budgets to current and future environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 8275-8280.
- Meentemeyer, V. (1978) Macroclimate and Lignin Control of Litter Decomposition Rates. *Ecology* **59**, 465-472.
- Melillo, J.M., Aber, J.D. & Muratore, J.F. (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63**, 621-626.
- Melillo, J.M. (1983) Will increase in atmospheric CO₂ concentration affect decay processes ? In: Annual Report of the Ecosystems Center. Marine Biological Laboratory, Woods Hole, MA., pp. 10-11.
- Melillo, J.M., Aber, J.D., Linkins, A.E., Ricca, A., Fry, B. & Nadelhoffer, K.J. (1989) Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum : plant litter to soil organic matter. *Plant and Soil* **115**, 189-198.
- Meurk, C.D. (1978) Alpine phytomass and primary productivity in central Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* **1**, 27-50.
- Miglietta, F., Peressotti, A., Vaccari, F.P., Zaldei, A., Deangelis, P. & Scarascia-Mugnozza, G. (2001) Free-air CO₂ enrichment (FACE) of a poplar plantation: the POPFACE fumigation system. *New Phytologist* **150**, 465-476.
- Mikkelsen, T.N., Beier, C., Jonasson, S., Holmstrup, M., Schmidt, I.K., Ambus, P., Pilegaard, K., Michelsen, A., Albert, K., Andresen, L.C., Arndal, M.F., Bruun, N., Christensen, S., Danbaek, S., Gundersen, P., Jorgensen, P., Linden, L.G., Kongstad, J., Maraldo, K., Prieme, A., Riis-Nielsen, T., Ro-Poulsen, H., Stevnbak, K., Selsted, M.B., Sorensen, P., Larsen, K.S., Carter, M.S., Ibrom, A., Martinussen, T., Miglietta, F. & Sverdrup, H. (2008) Experimental design of multifactor climate change experiments with elevated CO₂, warming and drought: the CLIMAITE project. *Functional Ecology* **22**, 185-195.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. (1988) A Generalized-Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure. *American Naturalist* **132**, 87-106.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. (1992) Carbon dynamics and estimates of primary production by harvest, ¹⁴C dilution, and ¹⁴C turnover. *Ecology* **73**, 593-607.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K. & Burke, I.C. (1998) Livestock grazing: animal and plant biodiversity of shortgrass steppe and the relationship to ecosystem function. *Oikos* **83**, 65-74.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. (2001) Belowground primary production by carbon isotope decay and longterm root biomass dynamics. *Ecosystems* **4**, 139-150.
- Milchunas, D.G., Mosier, A.R., Morgan, J.A., Lecain, D.R., King, J.Y. & Nelson, J.A. (2005a) Root production and tissue quality in a shortgrass steppe exposed to elevated CO₂: Using a new ingrowth method. *Plant and Soil* **268**, 111-122.
- Milchunas, D.G., Morgan, J. A., Mosier, A. R., Lecain, D.R., (2005b) Root dynamics and demography in shortgrass steppe under elevated CO₂, and comments on minirhizotron methodology. *Global Change Biology*. **11**, 1837-1855.
- Milchunas, D.G. (2009) Estimating Root Production: Comparison of 11 Methods in Shortgrass Steppe and Review of Biases. *Ecosystems* **12**, 1381-1402.
- Millard, P., Midwood, A.J., Hunt, J.E., Whitehead, D. & Boutton, T.W. (2008) Partitioning soil surface CO₂ efflux into autotrophic and heterotrophic components, using natural

- gradients in soil delta ^{13}C in an undisturbed savannah soil. *Soil Biology and Biochemistry* **40**, 1575–1582.
- Miller, D.M. (1981) Studies of root functions in *Zea mays*. II. Dimensions of the root system. *Canadian Journal of Botany* **59**, 811-818.
- Minderman, G. (1968) Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forest. *Journal of Ecology* **56**, 355-362.
- Moar, S.E.L. & Wilson, S.D. (2006) Root responses to nutrient patches in grassland and forest. *Plant Ecology* **184**, 157-162.
- Mokany, K., Raison, R.J. & Prokushkin, A.S. (2006) Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology* **12**, 84–96.
- Mommer, L., Van Ruijven, J., De Caluwe, H., Smit-Tiekstra, A.E., Wagemaker, C.A.M., Ouborg, N.J., Bogemann, G.M., Van Der Weerden, G.M., Berendse, F. & De Kroon, H. (2010) Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species. *Journal of Ecology* **98**, 1117-1127.
- Monreal, C.M., McGill, W.B. & Etchevers, J.D. (1981) Internal nitrogen cycling compared in surface samples of an andept anda mollisol. *Soil Biology and Biochemistry* **13**, 451-454.
- Mooney, H.A., Drake, B.G., Luxmore, R.J., Oechel, W.C. & Pitelka, L.F. (1991) Predicting ecosystem responses to elevated CO_2 concentrations. *BioScience* **41**, 96-104.
- Mooney, H.A., Canadell, J., Chapin, F.S., Ehleringer, J.R., Körner, C., McMurtrie, R.E., Parton, W.J., Pitelka, L. & Schulz, E.-D. (1999) Ecosystem physiology responses to global change. In: Walker, B., Steffen, W., Canadell, J. & Ingram, J. (eds.), *The Terrestrial Biosphere and Global Change*. Cambridge University Press, Change Cambridge, pp. 141-189.
- Moore, J.C. (1988) The Influence of Microarthropods on Symbiotic and Non-Symbiotic Mutualism in Detrital-Based Below-Ground Food Webs. *Agriculture Ecosystems & Environment* **24**, 147-159.
- Moore, B.D., Cheng, S.H., Sims, D. & Seemann, J.R. (1999) The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO_2 . *Plant Cell and Environment* **22**, 567-582.
- Morgan, J.A., Pataki, D.E., Korner, C., Clark, H., Del Grosso, S.J., Grunzweig, J.M., Knapp, A.K., Mosier, A.R., Newton, P.C.D., Niklaus, P.A., Nippert, J.B., Nowak, R.S., Parton, W.J., Polley, H.W. & Shaw, M.R. (2004) Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO_2 . *Oecologia* **140**, 11-25.
- Morison, J.I.L. & Gifford, R.M. (1984) Plant growth and water use with limited water supply in high CO_2 concentrations. I. Leaf area, water use and transpiration. *Australian Journal of Plant Physiology* **11**, 361-374.
- Morison, J.I.L. (1987) Intercellular CO_2 concentration and stomatal response to CO_2 . *Stomatal Function*, 229-251.
- Mosier, A.R., Morgan, J.A., King, J.Y., Lecain, D. & Milchunas, D.G. (2002) Soil-atmosphere exchange of CH_4 , CO_2 , NO_x , and N_2O in the Colorado shortgrass steppe under elevated CO_2 . *Plant and Soil* **240**, 201-211.
- Murphy, K.L., Klopatek, J.M. & Klopatek, C.C. (1998) The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* **8**, 1061-1071.
- Murray, P.J., Ostle, N., Kenny, C. & Grant, H. (2004) Effect of defoliation on patterns of carbon exudation from *Agrostis capillaris*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **167**, 487-493.

- Naganawa, T., Kyuma, K., Yamamoto, H., Yamamoto, Y., Yokoi, H. & Tatsuyama, K. (1989) Measurement of soil respiration in the field: influence of temperature, moisture level, and application of sewage sludge compost and agrochemicals. *Soil Science and Plant Nutrition* **35**, 509-516.
- Nguyen, C. (2003) Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie* **23**, 375-396.
- Newsham, K.K., Fitter, A.H. & Watkinson, A.R. (1995) Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology and Evolution* **10**, 407-411.
- Nicotra, A.B., Babicka, N. & Westoby, M. (2002) Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* **130**, 136-145.
- Nielsen, U.N., Ayres, E., Wall, D.H. & Bardgett, R.D. (2011) Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity-function relationships. *European Journal of Soil Science* **62**, 105-116.
- Niklaus, P.A., Spinnler, D. & Körner, C. (1998) Soil moisture dynamics of calcareous grassland under elevated CO₂. *Oecologia*, **117**, 201-208.
- Niklaus, P.A., Kandeler, E., Leadley, P.W., Schmid, B., Tscherko, D. & Korner, C. (2001) A link between plant diversity, elevated CO₂ and soil nitrate. *Oecologia* **127**, 540-548.
- Niklaus, P.A., Alpehi, D., Ebersberger, D., Kampichler, C., Kandeler, E. & Tscherko, D. (2003) Six years of in situ CO₂ enrichment evoke changes in soil structure and soil biota of nutrient-poor grassland. *Global Change Biology* **9**, 585-600.
- Niklinska, M., Maryanski, M. & Laskowski, R. (1999) Effect of temperature on humus respiration rate and nitrogen mineralization: Implications for global climate change. *Biogeochemistry* **44**, 239-257.
- Norby, N. & Cotrufo, M.F. (1998) A question of litter quality. *Nature* **396**, 17-18.
- Norby, R.J. (2000) Atmospheric CO₂ and ecosystem feedback between C and N cycles: Synthesis of an integrated experiment. *Ecological Applications* **10**, 1-2.
- Norby, R.J. & Jackson, R.B. (2000) Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist* **147**, 3-12.
- Norby, R.J., Cotrufo, M.F., Ineson, P., O'Neill, E.G. & Canadell, J.G. (2001) Elevated CO₂, litter chemistry, and decomposition: a synthesis. *Oecologia* **127**, 153-165.
- Norby, R.J. & Luo, Y. (2004) Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world. *New Phytologist* **162**, 281-293.
- Norman, J.M., Garcia, R. & Verma, S.B. (1992) Soil Surface CO₂ Fluxes and the Carbon Budget of a Grassland. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **97**, 18845-18853.
- Qaderi, M.M., Kurepin, L.V. & Reid, D.M. (2006) Growth and physiological responses of canola (*Brassica napus*) to three components of global climate change: temperature, carbon dioxide and drought. *Physiologia Plantarum* **128**, 710-721.
- Oades, J.M. (1988) The retention of organic matter in soils. *Biogeochemistry* **5**, 35-70.
- Olson, J.S. (1963) Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology*, **44**, 322-331
- Oomes, M.J.M. & Mooi, H. (1981) The Effect of Cutting and Fertilizing on the Floristic Composition and Production of an Arrhenatherion-Elatioris Grassland. *Vegetatio* **46-7**, 233-239.
- Orwin, K.H., Buckland, S.M., Johnson, D., Turner, B.L., Smart, S., Oakley, S. & Bardgett, R.D. (2010) Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *Journal of Ecology* **98**, 1074-1083.

- Ostle, N., Briones, M.J.I., Ineson, P., Cole, L., Staddon, P. & Sleep, D. (2007) Isotopic detection of recent photosynthate carbon flow into grassland rhizosphere fauna. *Soil Biology and Biochemistry* **39**, 768-777.
- Owensby, C.E., Ham, J.M., Knapp, A.K. & Auen, L.M. (1999) Biomass production and species composition change in a tallgrass prairie ecosystem after long-term exposure to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology* **5**, 497-506.
- Owensby, C.E., Ham, J.M. & Auen, L.M. (2006) Fluxes of CO₂ from grazed and ungrazed tallgrass prairie. *Rangeland Ecology & Management* **59**, 111-127.
- Pagès, L., Kervella, J. & Chadoeuf, J. (1993) Development of the Root-System of Young Peach-Trees (*Prunus-Persica* L Batsch) - a Morphometrical Analysis. *Annals of Botany* **71**, 369-375.
- Pallas, J.E. (1965) Transpiration and stomatal opening with changes in carbon dioxide content of the air. *Science* **147**, 171-173.
- Partel, M. & Wilson, S.D. (2002) Root dynamics and spatial pattern in prairie and forest. *Ecology* **83**, 1199-1203.
- Parton, W.J., Morgan, J.A., Wang, G.M. & Del Grosso, S. (2007) Projected ecosystem impact of the Prairie Heating and CO₂ Enrichment experiment. *New Phytologist* **174**, 823-834.
- Paterson, E. & Sim, A. (1999) Rhizodeposition and C-partitioning of *Lolium perenne* in axenic culture by nitrogen supply and defoliation. *Plant and Soil* **216**, 155-164.
- Paul, E.A. & Clark, F.E. (1989) *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, San Diego.
- Peek, M.S., Leffler, A.J., Hipps, L., Ivans, S., Ryel, R.J. & Caldwell, M.M. (2006) Root turnover and relocation in the soil profile in response to seasonal soil water variation in a natural stand of Utah juniper (*Juniperus osteosperma*). *Tree Physiology* **26**, 1469-1476.
- Peltzer, D.A., Wilson, S.D. & Gerry, A.K. (1998) Competition intensity along a productivity gradient in a low-diversity grassland. *American Naturalist* **151**, 465-476.
- Pendall, E., Leavitt, S.W., Brooks, T., Kimball, B.A., Pinter, P.J., Wall, G.W., Lamorte, R.L., Wechsung, G., Wechsung, F., Adamsen, F., Matthias, A.D. & Thompson, T.L. (2001) Elevated CO₂ stimulates soil respiration in a FACE wheat field. *Basic and Applied Ecology* **2**, 193-201.
- Pendall, E., Bridgman, S., Hanson, P.J., Hungate, B., Kicklighter, D.W., Johnson, D.W., Law, B.E., Luo, Y., Magonigal, J.P., Olsrud, M., Ryan, M.G. & Wan, S. (2004a) Below-ground process responses to elevated CO₂ and temperature: a discussion of observations, measurement methods, and models. *New Phytologist* **162**, 311-322.
- Pendall, E., Mosier, A.R. & Morgan, J.A. (2004b) Rhizodeposition stimulated by elevated CO₂ in a semiarid grassland. *New Phytol* **162**, 447-458.
- Pendall, E. & King, J.Y. (2007) Soil organic matter dynamics in grassland soils under elevated CO₂: Insights from long-term incubations and stable isotopes. *Soil Biology and Biochemistry* **39**, 2628-2639.
- Pendall E, R.L., Schimel J (2008) Towards a predictive understanding of belowground process responses to climate change: have we moved any closer? *Functional Ecology* **22**, 937-940.
- Pendall, E., Osanai, Y., Williams, A.L. & Hovenden, M.J. (2011) Soil carbon storage under simulated climate change is mediated by plant functional type. *Global Change Biology* **17**, 505-514.
- Penning de Vries, F.W.T., Van Laar, H.H. & Chardon, M.C.M. (1983) Bioenergetics of growth of seeds, fruits, and storage organs. In: Smith WH, Banata SJ, eds. Potential productivity of field crops under different environments. Los Bananos, Laguna, Philippines: *International Rice Research Institute*, 37-59.

- Penuelas, J., Prieto, P., Beier, C., Cesaraccio, C., De Angelis, P., De Dato, G., Emmett, B.A., Estiarte, M., Garadnai, J., Gorissen, A., Lang, E.K., Kroel-Dulay, G., Llorens, L., Pellizzaro, G., Riis-Nielsen, T., Schmidt, I.K., Sirca, C., Sowerby, A., Spano, D. & Tietema, A. (2007) Response of plant species richness and primary productivity in shrublands along a north-south gradient in Europe to seven years of experimental warming and drought: reductions in primary productivity in the heat and drought year of 2003. *Global Change Biology* **13**, 2563-2581.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Cornelissen, J.H.C., Vendramini, F., Cabido, M. & Castellanos, A. (2000) Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* **218**, 21-30.
- Perrin, D., Laitat, E., Yernaux, M. & Aubinet, M. (2004) Modélisation de la réponse des flux de respiration d'un sol forestier selon les principales variables climatiques. *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement* **8**, 15-258.
- Personeni, E. (2002) *Dynamique du carbone et de l'azote lors de la décomposition in situ de litières racinaires de graminées prairiales*. Docteur d'Université - Spécialité : Ecologie, Université Paris VI, Paris, France.
- Personeni, E. & Loiseau, P. (2004) How does the nature of living and dead roots affect the residence time of carbon in the root litter continuum? *Plant and Soil* **267**, 129-141.
- Personeni, E. & Loiseau, P. (2005) Species strategy and N fluxes in grassland soil - A question of root litter quality or rhizosphere activity? *European Journal of Agronomy* **22**, 217-229.
- Petit, J.R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N.I., Barnola J.-M., Basile I., Bender M., Chappellaz J., Davis M., Delayque G., Delmotte M., Kotlyakov V.M, Legrand M., Lipenkov V.Y., Lorius C., Pépin L., Ritz C., Saltzman E. & Stievenard M. (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* **399**, 429-436.
- Phillips, W.S. (1963) Depth of roots in soil. *Ecology* **44** (2), 424.
- Picon-Cochard, C., Pilon, R., Revaillo, S., Jestin, M. & Dawson, L. (2009) Use of near-infrared reflectance spectroscopy to predict the percentage of dead versus living grass roots. *Plant and Soil* **317**, 309-320.
- Picon-Cochard, C., Pilon, R., Taroux, E., Pagès, L., Robertson, J. & Dawson, L. (submit) Effects of season, root branching order, and species root traits of 13 perennial grass species. *Plant and Soil*.
- Pierret, A., Moran, C.J. & Doussan, C. (2005) Conventional detection methodology is limiting our ability to understand the roles and functions of fine roots. *New Phytologist* **166**, 967-980.
- Pierret, A., Doussan, C., Capowiez, Y., Bastardie, F. & Pagès, L. (2007) Root functional architecture: A framework for modeling the interplay between roots and soil. *Vadose Zone Journal* **6**, 269-281.
- Pilon, R., Picon-Cochard, C. Bloor, J.M.G., Revaillo Saccomano, S., Kuhn, E., Falcimagne, R., Balandier, P. & Soussana, J-F. (2011) Impacts of multiple climate change drivers on root growth, morphology and mortality in an upland permanent grassland of the French Massif Central. *Global Change Biology*, resubmit.
- Pontes, L.D.S. (2006) *Diversité fonctionnelle des graminées prairiales : conséquences pour la productivité et pour la valeur nutritive*. Docteur d'Université - Spécialité : Ecologie, Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, Clermont-Ferrand, France.
- Pontes, L. Da S., Soussana, J.-F., Louault, F., Andueza, D. & Carrere, P. (2007a) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* **21**, 844-853.

- Pontes, L. Da S., Carrere, P., Andueza, D., Louault, F. & Soussana, J.-F. (2007b) Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: Responses to cutting frequency and N supply. *Grass and Forage Science* **6**, 485-496.
- Poorter, H. (1994) Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. In: Roy, J. & Garnier, E. eds. *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishing bv, 111-127.
- Powlson, D.S., Smith, P. & Smith, J.U. (1996) *Evaluation of Soil Organic Matter Models*. Springer-Verlag, Berlin.
- Pregitzer, K.S., Kubiske, M.E., Yu, C.K. & Hendrick, R.L. (1997) Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. *Oecologia* **111**, 302-308.
- Pregitzer, K.S., King, J.A., Burton, A.J. & Brown, S.E. (2000) Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist* **147**, 105-115.
- Pregitzer, K.S. (2002) Fine roots of trees - a new perspective. *New Phytologist* **154**, 267-270.
- Prentice, I.C., Farquhar, G.D., Fasham, M.J.R., Goulden, M.L., Heimann, M., Jaramillo, V.J., Kheshgi, H.S., Le Quéré, C., Scholes, R.J., Wallace, D.W.R. (2001). The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguer, M., Van der Linden, J.P., Dai, X., Maskell, K., Johnson, C.A. (eds) *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Pucheta, E., Bonamici, I., Cabido, M. & Diaz, S. (2004) Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology* **29**, 201-208.
- Qaderi, M.M., Kurepin, L.V. & Reid, D.M. (2006) Growth and physiological responses of canola (*Brassica napus*) to three components of global climate changes: Temperature, carbon dioxide and drought. *Physiological Plantarum* **128**, 710-721.
- Rachmilevitch, S., Lambers, H. & Huang, B. (2008) Short-term and long-term root respiratory acclimation to elevated temperatures associated with root thermotolerance for two *Agrostis* grass species. *Journal of Experimental Botany* **59**, 3803-3809.
- Raich, J.W. & Schlesinger, W.H. (1992) The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* **44B**, 81-99.
- Raich, J.W. & Potter, C.S. (1995) Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochem. Cycles* **9**, 23-26.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. (2003) *Biologie végétale*, De Boeck University, 968 p.
- Rees, R.M., Bingham, I.J., Baddeley, J.A. & Watson, C.A. (2005) The role of plants and land management in sequestering soil carbon in temperate arable and grassland ecosystems. *Geoderma* **128**, 130-154.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D.W. & Bushena, C. (1998) Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* **12**, 327-338.
- Revaillot S. & Picon-Cochard C. (2005) Méthodes de numérisation et d'analyses d'images de racines de graminées prairiales. *Cahier des Techniques. I.N.R.A.* **55**, 33-44.
- Rillig, M.C., Wright, S.F., Shaw, M.R. & Field, C.B. (2002) Artificial climate warming positively affects arbuscular mycorrhizae but decreases soil aggregate water stability in an annual grassland. *Oikos* **97**, 52-58.
- Risch, A.C. & Frank, D.A. (2006) Carbon dioxide fluxes in a spatially and temporally heterogeneous temperate grassland. *Oecologia* **147**, 291-302.

- Robertson, M.J., Fukai, S., Hammer, G.L. & Ludlow, M.M. (1993) Modelling root growth of grain sorghum using the CERES approach. *Field Crops Research* **33**, 113–130.
- Robinson, D. & Rorison, I.H. (1988) Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Functional Ecology* **2**, 249-257.
- Robinson, C.H., Michelsen, A., Lee, J.A., Whitehead, S.J., Callaghan, T.V., Press, M.C. & Jonasson, S. (1997) Elevated atmospheric CO₂ affects decomposition of *Festuca vivipara* (L) Sm litter and roots in experiments simulating environmental change in two contrasting arctic ecosystems. *Global Change Biology* **3**, 37-49.
- Rodin, L.E. & Basilevich, N.I. (1965) Dynamics of organic matter and biological turnover in the most important vegetation types. Nauka, Leningrad.
- Rodin, L.E. & Bazilevich, N.I. (1967) *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburgh, UK.
- Roumet, C., Urcelay, C. & Diaz, S. (2006) Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist* **170**, 357-368.
- Roumet, C., Lafont, F., Sari, M., Warembourg, F. & Garnier, E. (2008) Root traits and taxonomic affiliation of nine herbaceous species grown in glasshouse conditions. *Plant and Soil* **312**, 69-83.
- Ross, D.J., Tate, K.R. & Newton, P.C.D. (1995) Elevated CO₂ and Temperature Effects on Soil Carbon and Nitrogen Cycling in Ryegrass/White Clover Turves of an Endoaquept Soil. *Plant and Soil* **176**, 37-49.
- Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, R.J., Mitchell, M.J., Hartley, A.E., Cornelissen, J.H.C., Gurevitch, J. & Gcte, N. (2001) A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* **126**, 543-562.
- Ryser, P. & Lambers, H. (1995) Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* **170**, 251-265.
- Ryser, P. (1996) The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots : a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology* **10**, 717-723.
- Ryser, P. (1998) Intra- and interspecific variation in root length, root turnover and the underlying parameters. In: Lambers, H., Poorter, H. & Van Vuuren, M.M.I. (eds) *Variation in plant growth*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 441–465.
- Ryser, P. & Aeschlimann, U. (1999) Proportional dry-mass content as an underlying trait for the variation in relative growth rate among 22 Eurasian populations of *Dactylis glomerata* s.l. *Functional Ecology* **13**, 473-482.
- Ryser, P. & Eek, L. (2000) Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany* **87**, 402-411.
- Ryser, P. (2006) The mysterious root length. *Plant and Soil* **286**, 1-6.
- Saggar, S. & Hedley, C.B. (2001) Estimating seasonal and annual carbon inputs, and root decomposition rates in a temperate pasture following field C-14 pulse-labelling. *Plant and Soil* **236**, 91-103.
- Saugier, B., Roy, J. & Mooney, H.A. (2001) Estimations of global terrestrial productivity: Converging toward a single number? Pages 543–557 in Roy, J., Saugier, B. & Mooney, H.A. (eds) *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press, San Diego, CA.
- Saiz, G., Black, K., Reidy, B., Lopez, S. & Farrell, E.P. (2007) Assessment of soil CO₂ efflux and its components using a process-based model in a young temperate forest site. *Geoderma* **139**, 79–89.
- Schädler, M. & Brandl, R. (2005) Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? *Soil Biology and Biochemistry*, **37**:329-337

- Schenk, H.J. & Jackson, R.B. (2002a) The global biogeography of roots. *Ecological Monographs* **72**, 311-328.
- Schenk, H.J. & Jackson, R.B. (2002b) Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* **90**, 480-494.
- Schimel, D. (1995) Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* **1**, 77-91.
- Schläpfer, B. & Ryser, P. (1996) Leaf and root turnover of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *Oikos* **75**, 398-406.
- Schlentner, R.E. & Van Cleve, K. (1985) Relationships between CO₂ evolution from soil, substrate temperature and substrate moisture in four mature forest types in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* **15**, 97-106.
- Schlesinger, W.H. (1977). Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Systematics* **8**, 51-81.
- Schlesinger, W.H. (1997) Biogeochemistry: an analysis of global change, 2nd ed, *Academic Press*.
- Schlesinger, W.H. & Andrews, J. (2000) Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* **48**, 7-20.
- Schon, N.L., Mackay, A.D., Minor, M.A., Yeates, G.W. & Hedley, M.J. (2008) Soil fauna in grazed New Zealand hill country pastures at two management intensities. *Applied Soil Ecology* **40**, 218-228.
- Schulze, E.D., Luysaert, S., Ciais, P., Freibauer, A., Janssens, I.A., Soussana, J.F., Smith, P., Grace, J., Levin, I., Thiruchittampalam, B., Heimann, M., Dolman, A.J., Valentini, R., Bousquet, P., Peylin, P., Peters, W., Rodenbeck, C., Etiope, G., Vuichard, N., Wattenbach, M., Nabuurs, G.J., Poussi, Z., Nieschulze, J. & Gash, J.H. (2009a) Importance of methane and nitrous oxide for Europe's terrestrial greenhouse-gas balance. *Nature Geoscience* **2**, 842-850.
- Schulze, K., Borken, W., Muhr, J. & Matzner, E. (2009b) Stock, turnover time and accumulation of organic matter in bulk and density fractions of a Podzol soil. *European Journal of Soil Science* **60**, 567-577
- Seastedt, T.R. (1988) Mass, nitrogen and phosphorous dynamics of foliage and root detritus of tallgrass prairie. *Ecology* **69**:, 59– 65
- Sebastia, M.T., Mola, B., Arenas, J.M. & Casals, P. (2004) Biomass responses of subalpine grasslands in the Pyrenees under warming conditions. *Land use systems in grassland dominated regions. Proceedings of the 20th General Meeting of the European Grassland Federation, Luzern, Switzerland, 21-24 June 2004*, 290-292.
- Semmartin, M., Garibaldi, L. & Chaneton, E.J. (2008) Grazing history effects on above- and below-ground litter decomposition and nutrient cycling in two co-occurring grasses. *Plant and Soil* **303**, 177-189.
- Senebier, J. (1791) Encyclopédie méthodique. Physiologie végétale, Paris.
- Shaw, M.R., Zavaleta, E.S., Chiariello, N.R., Cleland, E.E., Mooney, H.A. & Field, C.B. (2002) Grassland responses to global environmental changes suppressed by elevated CO₂. *Science* **298**, 1987-1990.
- Shen, W.J., Reynolds, J.F. & Hui, D.F. (2009) Responses of dryland soil respiration and soil carbon pool size to abrupt vs. gradual and individual vs. combined changes in soil temperature, precipitation, and atmospheric [CO₂]: a simulation analysis. *Global Change Biology* **15**, 2274-2294.
- Sherry, R.A., Zhou, X.H., Gu, S.L., Arnone, J.A., Schimel, D.S., Verburg, P.S., Wallace, L.L. & Luo, Y.Q. (2007) Divergence of reproductive phenology under climate warming.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**, 198-202.
- Silver, W.L. & Miya, R.K. (2001) Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia* **129**, 407-419.
- Silvertown, J., Dodd, M.E., McConway, K., Potts, J. & Crawley, M. (1994) Rainfall, Biomass Variation, and Community Composition in the Park Grass Experiment. *Ecology* **75**, 2430-2437.
- Sims, P.L., & Singh, J.S. (1971) Herbage dynamics and net primary production in certain ungrazed and grazed grasslands in North America. p. 59-113. Iii: N. R. French (eds). Preliminary analysis of structure and function in grasslands. Range Sciences Department Series 10. Colorado State Univ., Fort Collins, Colorado.
- Sindhøj, E., Hansson, A.C., André'n, O., Katterer, T., Marissink, M. & Pettersson, R. (2000) Root dynamics in a semi-natural grassland in relation to atmospheric carbon dioxide enrichment, soil water and shoot biomass. *Plant and Soil* **223**, 253-263.
- Sindhøj, E., Andren, O., Katterer, T., Marissink, M. & Pettersson, R. (2004) Root biomass dynamics in a semi-natural grassland exposed to elevated atmospheric CO₂ for five years. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science* **54**, 50-59.
- Smit, A.L., Bengough, A.G., Engels, C., van Noordwijk, M., Pellerin, S. & van de Geijn, S.C. (2000) Root Methods. A Handbook. pp587.
- Smith, V.C. & Bradford, M.A. (2003). Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. *Applied Soil Ecology* **24**, 197-203.
- Smith, P., Andren, O., Karlsson, T., Perala, P., Regina, K., Rounsevell, M. & Van Wesemael, B. (2005) Carbon sequestration potential in European croplands has been overestimated. *Global Change Biology* **11**, 2153-2163.
- Søe, A.R.B., Giesemann, A., Anderson, T.H., Weigel, H.J. & Buchmann, N. (2004) Soil respiration under elevated CO₂ and its partitioning into recently assimilated and older carbon sources. *Plant and Soil* **262**, 85-94.
- Soussana, J.-F., Casella, E., & Loiseau, P. (1996) Long-term effects of CO₂ enrichment and temperature increase on a temperate grass sward. 2. Plant nitrogen budgets and root fraction. *Plant and Soil* **182**, 101-114.
- Soussana, J.-F., Loiseau, P., Arrouays D. & Balesdent J., (2002a) BSSS Meet. Soil and Carbon sinks, London, June 28th 2002.
- Soussana, J.-F., Teyssonneyre, F., Picon-Cochard, C., Casella, E., Besle, J.M., Lherm, M. & Loiseau, P. (2002b) Impacts des changements climatiques et atmosphériques sur la prairie et sa production. *Fourrages* **169**, 3-24.
- Soussana, J.-F., Loiseau, P., Vuichard, N., Ceschia, E., Balesdent, J., Chevallier, T. & Arrouays, D. (2004) Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use and Management* **20**, 219-230.
- Soussana, J.-F., Lüscher, A. (2007) Temperate grasslands and global atmospheric change: a review. *Grass and Forage Science* **62**, 127-134.
- Sowerby, A., Blum, H. & Ball, A.S. (2005) Elevated atmospheric CO₂ affects the turnover of nitrogen in a European grassland. *Applied Soil Ecology* **28**, 37-46.
- Stachowicz, J.J., Bruno, J.F. & Duffy, J.E. (2007) Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **38**, 739-766.
- Steinaker, D.F. & Wilson, S.D. (2008) Phenology of fine roots and leaves in forest and grassland. *Journal of Ecology* **96**, 1222-1229.
- Steinaker, D.F., Wilson, S.D. & Peltzer, D.A. (2010) Asynchronicity in root and shoot phenology in grasses and woody plants. *Global Change Biology* **16**, 2241-2251.

- Steinbeiss, S., Bessler, H., Engels, C., Temperton, V.M., Buchmann, N., Roscher, C., Kreuziger, Y., Baade, J., Habekost, M. & Gleixner, G. (2008) Plant diversity positively affects short-term soil carbon storage in experimental grasslands. *Global Change Biology* **14**, 2937-2949.
- Steingrobe, B., Schmid, H. & Claassen, N. (2000) The use of the ingrowth core method for measuring root production of arble crops - influence of soil conditions inside the ingrowth core on root growth. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **163**, 617-622.
- Steingrobe, B., Schmid, H. & Claassen, N. (2001) The use of the ingrowth core method for measuring root production of arable crops - influence of soil and root disturbance during installation of the bags on root ingrowth into the cores. *European Journal of Agronomy* **15**, 143-151.
- Stewart, A.M. & Frank, D.A. (2008) Short sampling intervals reveal very rapid root turnover in a temperate grassland. *Oecologia*. **157**, 453-458.
- Stitt, M. (1996) Metabolic regulation of photosynthesis. In Baker, N.R. (ed) *Photosynthesis and the environment*. Kluwer, Dordrecht, pp 151-190.
- Strand, A.E., Pritchard, S.G., McCormack, M.L., Davis, M.A. & Oren, R. (2008) Irreconcilable differences: Fine-root life spans and soil carbon persistence. *Science* **319**, 456-458.
- Stuckey, I.H. (1941) Seasonal growth of grass roots. *American Journal of Botany* **28**, 486-491.
- Suding, K.N., & Goldstein, L.J. (2008) Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist* **180**, 559-562.
- Sullivan, P.F., Sommerkorn, M., Rueth, H.M., Nadelhoffer, K.J., Shaver, G.R. & Welker, J.M. (2007) Climate and species affect fine root production with long-term fertilization in acidic tussock tundra near Toolik Lake, Alaska. *Oecologia* **153**, 643-652.
- Swift, M.J., Heal, O.W. & Anderson, J.M. (1979) Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology* vol. 5. Blackwell Scientific Publishers, Oxford, UK, 372 pp.
- Swift, M.J. & Anderson, J.M. (1989) Decomposition. *Tropical rainforest ecosystems: Biogeographical and ecological studies*. H. Leith and M. J. A. Wergen. Elsevier.
- Tansley, A.G. (1935) The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology* **16**, 284-307.
- Taylor, B.R., Parsons, W.F.J. & Parkinson, D. (1989) Decomposition of *Populus-Tremuloides* Leaf Litter Accelerated by Addition of *Alnus-Crispa* Litter. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **19**, 674-679.
- Teyssonneyre, F. (2002). *Effet d'une augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ sur la prairie permanente et sur la compétition entre espèces prairiales associées*. Docteur d'Université - Spécialité : Biologie & Ecologie végétale , Université Paris XI Orsay, Paris, France.
- Teyssonneyre, F., Picon-Cochard, C., Falcimagne, R. & Soussana, J.-F. (2002) Effects of elevated CO₂ and cutting frequency on plant community structure in a temperate grassland. *Global Change Biology* **8**, 1034-1046.
- Thorne, M.A. & Frank, D.A. (2009) The effects of clipping and soil moisture on leaf and root morphology and root respiration in two temperate and two tropical grasses. *Plant Ecology* **200**, 205-215.
- Thornley, J.H.M. (1970) Respiration, Growth and maintenance in plants. *Nature* **227**, 304-305.
- Thomson, B.C., Ostle, N., Mcnamara, N., Bailey, M.J., Whiteley, A.S. & Griffiths, R.I. (2010) Vegetation Affects the Relative Abundances of Dominant Soil Bacterial Taxa and Soil Respiration Rates in an Upland Grassland Soil. *Microbial Ecology* **59**, 335-343.

- Tilman, D. (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**, 81-92.
- Tingey, D.T., Phillips, D.L., Johnson, M.G., Rygielwicz, P.T., Beedlow, P.A. & Hogsett, W.E. (2005) Estimates of Douglas-fir fine root production and mortality from minirhizotrons. *Forest Ecology and Management* **204**, 359–370
- Tjoelker, M.G., Craine, J.M., Wedin, D., Reich, P.B. & Tilman, D. (2005) Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* **167**, 493-508.
- Trumbore, S.E. & Harden, J.W. (1997) Accumulation and turnover of carbon in organic and mineral soils of the BOREAS northern study area. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **102**, 28817-28830.
- Trumbore, S. (2006) Carbon respired by terrestrial ecosystems - recent progress and challenges. *Global Change Biology* **12**, 141-153.
- Tubiello, F., Soussana, J.-F. & Howden, S.M. (2007) Crop and pasture response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**, 19686-19690.
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A.J., Schulze, E.D., Rebmann, C., Moors, E.J., Granier, A., Gross, P., Jensen, N.O., Pilegaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, C., Grunwald, T., Aubinet, M., Ceulemans, R., Kowalski, A., Vesala, T., Rannik, U., Berbigier, P., Loustau, D., Guomundsson, J., Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi, S. & Jarvis, P.G. (2000) Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* **404**, 861-865.
- Van Bavel, C.H.M. (1974) Antitranspirant action of carbon dioxide on intact sorghum plants. *Crop Science* **14**, 208-212.
- Van Der Krift, T.A. & Berendse, F. (2001) The effects of plant species on soil nitrogen mineralization. *Journal of Ecology* **89**, 555-561.
- Van Der Krift, T.A.J., Kuikman, P.J. & Berendse, F. (2002) The effect of living plants on root decomposition of four grass species. *Oikos* **96**, 36-45.
- Van Der Krift, T.A.J. & Berendse, F. (2002) Root life spans of four grass species from habitats differing in nutrient availability. *Functional Ecology* **16**, 198-203
- Van Groenigen, K.J., Gorissen, A., Six, J., Harris, D., Kuikman, P.J., Van Groenigen, J.W. & Van Kessel, C. (2005) Decomposition of C-14-labeled roots in a pasture soil exposed to 10 years of elevated CO₂. *Soil Biology and Biochemistry* **37**, 497-506.
- Van Soest, P.J. (1963) Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Agricultural Chemists* **46**, 829-35.
- Verburg, P.S.J., Arnone, J.A., Obrist, D., Schorran, D.E., Evans, R.D., Leroux-Swarthout, D., Johnson, D.W., Luo, Y.Q. & Coleman, J.S. (2004) Net ecosystem carbon exchange in two experimental grassland ecosystems. *Global Change Biology* **10**, 498-508.
- Vertès F., Loiseau P. & Soussana J.-F. (2002) Conduite des prairies et conséquences sur les cycles Biogéochimiques et la biodiversité. *Fourrages* **171**, 265-276.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**, 882-892.
- Vogt, K.A. & Persson, H. (1991) Measuring growth and development of roots. – In: Lassoie, J.P. & Hinckley, T.M. (eds) *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*. CRS, Press, pp 477-501.
- Vogt, K.A., Vogt, D.J. & Bloomfield, J. (1998) Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant and Soil*. **200**, 71 – 89.

- Volaire, F., Thomas, H. & Lelievre, F. (1998) Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought - I. Growth, death, water relations and solute content in herbage and stubble. *New Phytologist* **140**, 439-449.
- Volaire, F. & Lelievre, F. (2001) Drought survival in *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea* under similar rooting conditions in tubes. *Plant and Soil* **229**, 225-234.
- Volder, A., Gifford, R.M. & Evans, J.R. (2007) Effects of elevated atmospheric CO₂, cutting frequency, and differential day/night atmospheric warming on root growth and turnover of *Phalaris swards*. *Global Change Biology* **13**, 1040-1052.
- Volk, M. & Niklaus, P.A. (2002) Respiratory carbon loss of calcareous grasslands in winter shows no effects of 4 years CO₂ enrichment. *Functional Ecology* **16**, 162-166
- Wahl, S. & Ryser, P. (2000) Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist* **148**, 459-471.
- Waisel, Y. & Eshel, A. (2002) Functional diversity of various constituents of a single root system. In: *Plant roots: the hidden half* (eds Waisel, Y., Eshel, A. & Kafkafi, U.) pp 157-174. Marcel Dekker, third edition, New York.
- Waisel, Y., Eshel, A. & Kafkafi, U. (2002) Plant roots. The Hidden Half. Third Edition revised and expanded, Dekker, M., New York, NY, 1120pp
- Waldrop, M.P. & Firestone, M.K. (2004a) Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions. *Biogeochemistry* **67**, 235-248.
- Waldrop, M.P. & Firestone, M.K. (2004b) Microbial community utilization of recalcitrant and simple carbon compounds: impact of oak-woodland plant communities. *Oecologia* **138**, 275-284.
- Wall, D.H., Bradford, M.A., John, M.G.S., Trofymow, J.A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D.D.E., Dangerfield, J.M., Parton, W.J., Rusek, J., Voigt, W., Wolters, V., Gardel, H.Z., Ayuke, F.O., Bashford, R., Beljakova, O.I., Bohlen, P.J., Brauman, A., Flemming, S., Henschel, J.R., Johnson, D.L., Jones, T.H., Kovarova, M., Kranabetter, J.M., Kutny, L., Lin, K.C., Maryati, M., Masse, D., Pokarzhevskii, A., Rahman, H., Sabara, M.G., Salamon, J.A., Swift, M.J., Varela, A., Vasconcelos, H.L., White, D. & Zou, X.M. (2008) Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology* **14**, 2661-2677.
- Wan, S., Luo, Y. & Wallace, L.L. (2002) Changes in microclimate induced by experimental warming and clipping in tallgrass prairie. *Global Change Biology* **8**, 754-768.
- Wan, S. & Luo, Y. (2003) Substrate regulation of soil respiration in a tallgrass prairie: results of a clipping and shading experiment. *Global Biogeochemical Cycles* **17**, 1054.
- Wan, S., Hui, D.F., Wallace, L. & Luo, Y. (2005) Direct and indirect effects of experimental warming on ecosystem carbon processes in a tallgrass prairie. *Global Biogeochemical Cycles* **19**, GB2014.
- Wan, S., Norby, R.J., Ledford, J. & Weltzin, J.F. (2007) Responses of soil respiration to elevated CO₂, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology* **13**, 2411-2424
- Wang, Z.Q., Burch, W.H. & Mou, P. (1995) Accuracy of visible and Ultra violet Light for estimating live root proportions with minirhizotrons. *Ecology* **76**, 2330-2334.
- Wang, W., Ohse, K., Liu, J., Mo, W. & Oikawa, T. (2005) Contribution of root respiration to soil respiration in a C3/C4 mixed grassland. *Journal of Biosciences* **30**, 507-514.
- Wang, W. & Fang, J.Y. (2009) Soil respiration and human effects on global grasslands. *Global and Planetary Change* **67**, 20-28.
- Ward, K.J., Klepper, B., Rickman, R.W. & Allmaras, R.R. (1978) Quantitative Estimation of Living Wheat-Root Lengths in Soil Cores. *Agronomy journal* **70**, 675-677.

- Wardle, D.A., Zackrisson, O., Hornberg, G. & Gallet, C. (1997) The influence of island area on ecosystem properties. *Science* **277**, 1296-1299.
- Wardle, D.A. (2002) *Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components*. Monographs in Population Biology 34. Princeton University Press, NJ.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Barker, G.M. (2002) Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* **16**, 585-595.
- Wardle, D.A. & Van der Putten, W.H. (2002) Biodiversity, ecosystem functioning and above-ground-below-ground linkages. In: *Biodiversity and Ecosystem Functioning* (eds. Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P.), Oxford University Press, Oxford, pp 155-168.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos J.N., Setälä H., Van Der Putten, W.H. & Wall, D.H. (2004) Ecological linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science* **11**, 1629-1633.
- Wardle, D.A., Yeates, G.W., Barker, G.M. & Bonner, K.I. (2006) The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry* **38**, 1052-1062
- Warembourg, F.R. & Estelrich, H.D. (2001) Plant phenology and soil fertility effects on below-ground carbon allocation for an annual (*Bromus madritensis*) and a perennial (*Bromus erectus*) grass species. *Soil Biology and Biochemistry* **33**, 1291-1303.
- Weatherly, H.E., Zitzer, S.F., Coleman, J.S. & Arnone, J.A. (2003) In situ litter decomposition and litter quality in a Mojave Desert ecosystem: effects of elevated atmospheric CO₂ and interannual climate variability. *Global Change Biology* **9**, 1223-1233.
- Weaver, J.E. & Zink, E. (1946) Length of life of ten species of perennial range and pasture grasses. *Plant Physiology* **21**, 201-221.
- Weaver, J.E. (1958) Role of rooting systems of forbs of grasslands and a consideration of their significance. *Ecology* **39** (3), 393-401.
- Wells, C.E. & Eissenstat, D.M. (2001) Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. *Ecology* **82**, 882-892.
- West, J.B., Espeleta, J.F. & Donovan, L.A. (2003) Root longevity and phenology differences between two co-occurring savanna bunchgrasses with different leaf habits. *Functional Ecology* **17**, 20-28.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**, 213-227.
- Whitehead, D.C., Bristow, A.W. & Lockyer, D.R. (1990) Organic matter and nitrogen in the unharvested fractions of grass swards in relation to the potential for nitrate leaching after ploughing. *Plant and Soil* **123**, 39-49.
- Whittaker, R.H. (1970) *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York, NY, 162 pp.
- Williams, M.A., Rice, C.W. & Owensby, C.E. (2000) Carbon dynamics and microbial activity in tallgrass prairie exposed to elevated CO₂ for 8 years. *Plant and Soil* **227**, 127-137.
- Williamson, P. (1976) Above-ground primary production of chalk grassland allowing for leaf death. *Journal of Ecology* **64**, 1059-1075.
- Wilson, S.D. & Tilman, D. (2002) Quadratic variation in oldfield species richness along gradients of disturbance and nitrogen. *Ecology* **83**, 492-504.
- Wright, I.J. & Westoby, M. (1999) Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* **87**, 85-97.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom,

- P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**, 821-827.
- Wu, J., Brookes, P.C. & Jenkinson, D.S. (1993) Formation and destruction of microbial biomass during decomposition of glucose and ryegrass in soil. *Soil Biology and Biochemistry* **25**, 1435-1441.
- Wullschleger, S.D., Tschaplinski, T.J. & Norby, R.J. (2002) Plant water relations at elevated CO₂-implications for water-limited environments. *Plant, Cell and Environment* **25**, 319-331.
- Yan, L.M., Chen, S.P., Huang, J.H. & Lin, G.H. (2010) Differential responses of auto- and heterotrophic soil respiration to water and nitrogen addition in a semiarid temperate steppe. *Global Change Biology* **16**, 2345-2357.
- Yeates, G.W., Saggarr, S., Denton, C.S. & Mercer, C.F. (1998) Impact of clover cyst nematode (*Heterodera trifolii*) infection on soil microbial activity in the rhizosphere of white clover (*Trifolium repens*)-a pulse labelling experiment. *Nematologica* **44**, 81-90.
- Yoder, C.K., Vivin, P., Defalco, L.A., Seemann, J.R. & Nowak, R.S. (2000) Root growth and function of three Mojave Desert grasses in response to elevated atmospheric CO₂ concentration. *New Phytologist* **145**, 245-256.
- Zagal, E. (1994) Carbon Distribution and Nitrogen Partitioning in a Soil-Plant System with Barley (*Hordeum-Vulgare L*), Ryegrass (*Lolium-Perenne*) and Rape (*Brassica-Napus L*) Grown in a (CO₂)-¹⁴C- Atmosphere. *Plant and Soil* **166**, 63-74
- Zak, D.R., Pregitzer, K.S., King, J.S. & Holmes, W.E. (2000) Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. *New Phytologist* **147**, 201-222.
- Zaller, J.G., Caldwell, M.M., Flint, S.D., Ballare, C.L., Scopel, A.L. & Sala, O.E. (2009) Solar UVB and warming affect decomposition and earthworms in a fen ecosystem in Tierra del Fuego, Argentina. *Global Change Biology* **15**, 2493-2502.
- Zavaleta, E.S., Shaw, M.R., Chiariello, N.R., Thomas, B.D., Cleland, E.E., Field, C.B. & Mooney, H.A. (2003) Grassland responses to three years of elevated temperature, CO₂, precipitation, and N deposition. *Ecological Monographs*, **73**, 585-604.
- Zhang, Q. & Zak, J.C. (1995) Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. *Ecology* **76**, 2196-2204.
- Zhang, W., Parker, K.M., Luo, Y., Wan, S., Wallace, L.L. & Hu, S. (2005) Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. *Global Change Biology* **11**, 266-277.
- Zhou X.Q., Wan, Y.F., Huang, X.Z., Tian, J.Q. & Hao, Y.B. (2008) Effect of grazing intensities on the activity and community structure of methane-oxidizing bacteria of grassland soil in Inner Mongolia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **80**, 145-152
- Zhuang, J., Yu, G.R. & Nakayama, K. (2001) Scaling of root length density of maize in the field profile. *Plant and Soil* **235**, 135-142.
- Zogg, G.P., Zak, D.R., Ringelberg, D.B., Macdonald, N.W., Pregitzer, K.S. & White, D.C. (1997) Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Science Society of America Journal* **61**, 475-481.