

# **Description et analyse d'un modèle de respiration hétérotrophe appliqué à un sol agricole**

Travail de fin d'études  
Année académique 2007-2008

Présenté par : Pauline Buysse  
Promoteur : Prof. Marc Aubinet

En vue de l'obtention du grade de Bioingénieur, Orientation: Génie Rural et  
Environnemental

*© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de la Faculté des sciences agronomiques de Gembloux.  
Le présent document n'engage que son auteur.*

## *Remerciements*

---

Je souhaite remercier vivement mon promoteur, Monsieur Marc Aubinet, pour la confiance qu'il m'accorde, sa disponibilité et ses nombreux conseils. J'espère sincèrement que le projet passionnant que lance ce travail sera des plus fructueux.

Merci à tous les membres de l'Unité de Physique des Bio-systèmes pour leur accueil, leur disponibilité et l'aide que chacun(e) a pu m'apporter pour la réalisation de ce travail.

Mes remerciements s'adressent aussi à l'équipe du Centre d'Etudes Spatiales de la BIOSphère (CESBIO) de Toulouse, et tout particulièrement à Madame Valérie Le Dantec, ainsi qu'à Mademoiselle Charlotte Sagnier et Messieurs Eric Ceschia et Patrick Mordelet pour leur collaboration, les informations qu'ils m'ont fournies et pour leur accueil lors de notre rencontre à Toulouse.

Je remercie également Mesdames Monique Carnol (ULg), Amélie Vilret (CRA-Gembloux) et Aurore Degré (FUSAGx), ainsi que Messieurs Bernard Bodson (FUSAGx), Bernard Longdoz (INRA Nancy), Gilles Colinet (FUSAGx), Guy Legrand (Institut Royal Belge pour l'Amélioration de la Betterave – IRBAB) et Bruno Godden (CRA-Gembloux) pour leur amabilité et les précieuses informations que j'ai reçues de leur part..

Enfin, ce travail marque la fin de cinq belles années, qui n'auraient pas été possibles sans le soutien inconditionnel et la confiance de mes parents ; merci à eux. Merci aussi à ma sœur, Sophie, pour les moments complices que nous avons partagés durant tout ce temps.

## Résumé

---

Les objectifs de ce travail étaient de présenter un modèle mécaniste de respiration hétérotrophe du sol, de l'appliquer à un sol agricole et d'en déterminer les paramètres importants pour définir des axes d'investigation futurs. Une description détaillée de la structure et du fonctionnement du modèle utilisé, adoptant un pas de temps de un jour et dérivé de CENTURY, est donnée. L'initialisation du modèle a permis d'affirmer que ce dernier était indépendant des contenus initiaux en carbone dans les différents pools du modèle. De plus, cette étape a montré que l'ordre de stabilisation des différents pools était essentiellement lié aux constantes de décomposition de chacun d'entre eux. Des valeurs de paramètres biochimiques (teneurs en azote, lignine, cellulose et hémicellulose) de cultures de blé, de betterave et de pomme de terre ont été tirées de la littérature et discutées. De larges plages de variation ont été constatées, et un manque d'informations concernant la betterave et la pomme de terre nous a poussés à travailler avec le blé dans la suite du travail. Une relation de forme exponentielle a été mise en évidence entre deux paramètres liés à l'effet de la température sur l'activité respiratoire microbienne,  $Tb$  et  $h$ . Pour un  $Q_{10}$  fixé, les valeurs de ces deux paramètres évoluaient en sens opposés. Les résultats de l'analyse de sensibilité, menée à court et à long terme sur base du contenu en carbone des pools, étaient très variables d'un pool à l'autre.  $Tb$  et  $h$  étaient dans les deux cas les paramètres les plus sensibles, tandis que des différences entre le court et le long terme se marquaient notamment à cause de la dynamique de stabilisation des réservoirs et de l'origine des résidus (aériens ou racinaires). Finalement, la combinaison des valeurs de sensibilité avec les plages de variation des différents paramètres a conduit à considérer les paramètres  $Tb$ ,  $h$ ,  $Nlit$  (% azote résidus aériens) et  $Lignlit$  (% lignine résidus aériens) et les variables de forçage  $MBR$  (quantité de résidus racinaires) et  $Litfall$  (quantité de résidus aériens) comme les éléments qui nécessiteraient le plus d'investigations par la suite. L'intégration de ce modèle dans un ensemble mécaniste plus complet combinant aussi respiration autotrophe et diffusion du  $CO_2$  dans les sols est une perspective majeure à l'issue de ce travail.

**Mots-clés :** respiration hétérotrophe, sol agricole, modèle mécaniste, CENTURY, paramètres biochimiques, analyse de sensibilité

## Abstract

---

This work aimed to describe a mechanistic model for soil heterotrophic respiration, to apply it to an agricultural soil and to specify its important parameters, in order to define future research fields. A complete description of the model structure is given. It uses a daily time step and is derived from the CENTURY model. The model was found to be independent from the initial carbon pool contents and an exponential relationship was observed between the order of stabilisation of the different pools and their respective decomposition constants. Literature was scanned to provide a panel of biochemical parameter values (nitrogen, lignin, cellulose and hemicellulose contents) for wheat, sugar beet and potato crops. Large parameter ranges of values were noticed and a lack of information about sugar beet and potato crops drove our choice to work with wheat biochemical parameters later on. An exponential relationship between two parameters linked to the effect of temperature on microbial respiratory activity, respectively  $Tb$  and  $h$ , was highlighted. For a fixed value of  $Q_{10}$ , the values of these two parameters varied in opposite ways. The sensitivity analysis was performed at both short and long terms, mainly on the basis of carbon pool contents. The results were very variable from one pool to another. In both analyses  $Tb$  and  $h$  appeared to be the most sensitive parameters while some differences between both time spans were noticed, notably because of pool stabilisation dynamics and crop residue types. In the end, the combination of sensitivity values with parameter ranges of values brought us to consider the parameters  $Tb$ ,  $h$ ,  $Nlit$  (% nitrogen in above-ground residues) and  $Lignlit$  (% lignin in above-ground residues) and the forcing variables  $MBR$  (root residues quantity) and  $Litfall$  (above-ground residues quantity) as the features about which further investigations would be needed. The integration of this mechanistic model into a more complete one, also taking account of autotrophic respiration and  $CO_2$  diffusion in soils, is a further goal to achieve.

**Keywords:** heterotrophic respiration, agricultural soil, mechanistic model, CENTURY, biochemical features, sensitivity analysis

## Table des matières

---

<b>1. Introduction</b>	<b>1</b>
1.1. La respiration des sols agricoles	1
1.2. La modélisation	2
1.3. Objectifs du travail	3
<b>2. Synthèse bibliographique</b>	<b>4</b>
2.1. La respiration autotrophe	4
2.2. La respiration hétérotrophe	5
2.2.1. Description générale	5
2.2.2. Interactions entre le sol, les communautés microbiennes et la qualité de la litière	6
2.2.2.1. Le sol	6
2.2.2.2. Les agents de la décomposition	6
2.2.2.3. La qualité de la litière	7
2.3. Description de différents modèles empiriques de la respiration des sols	8
2.3.1. Introduction	8
2.3.2. Dépendance de la respiration du sol à la température	8
2.3.3. Courbes de réponse à l'humidité	11
2.3.4. Autres facteurs	14
2.4. Description de modèles mécanistes liés à la dynamique du carbone dans les sols	15
2.4.1. Introduction	15
2.4.2. Le modèle CENTURY	15
2.4.3. Le modèle DAYCENT	18
2.5. Modélisation de la respiration des sols : Limites des modèles empiriques et mécanistes actuels	19
<b>3. Description du modèle utilisé</b>	<b>21</b>
3.1. Introduction	21
3.2. Structure générale du modèle	21
3.3. Calcul des flux de carbone	25
3.3.1. Equations générales	25
3.3.2. Constantes de décomposition $K_x$	28
3.3.3. Facteur $Q_x$	28
3.3.4. Facteur $A_w$	29
3.3.5. Facteur $A_t$	29
<b>4. Résultats et discussion</b>	<b>30</b>
4.1. Initialisation des variables de forçage et des paramètres	30
4.1.1. Introduction	30
4.1.2. Paramètres liés au site de Lonzée	32
4.1.3. Variables de forçage	33
4.1.3.1. Estimations des quantités de carbone dans les résidus aériens et racinaires	33
4.1.3.2. Répartition des résidus racinaires dans le sol	34
4.1.4. Paramètres liés aux équations de CENTURY	37
4.1.5. Paramètres liés à la biochimie des litières	37
4.1.5.1. Contexte	37
4.1.5.2. Taux d'azote dans les résidus aériens ( <i>Nlit</i> )	38
4.1.5.3. Taux d'azote dans les résidus racinaires ( <i>Nroot</i> )	40
4.1.5.4. Taux de lignine dans les résidus aériens ( <i>Lignlit</i> )	40
4.1.5.5. Taux de lignine dans les résidus racinaires ( <i>Lignroot</i> )	41
4.1.5.6. Contenu en lignine par rapport au contenu en carbone structural total dans les résidus aériens ( <i>Lignll</i> )	42

4.1.5.7.	Contenu en lignine par rapport au contenu en carbone structural total dans les résidus racinaires ( <i>Lignrl</i> )	43
4.1.6.	Conclusion	43
<b>4.2.</b>	<b>Initialisation des réservoirs de carbone</b>	<b>44</b>
4.2.1.	Introduction	44
4.2.2.	Méthodes	44
4.2.3.	Résultats et discussion	46
4.2.3.1.	Valeurs stables et robustesse du modèle par rapport aux conditions initiales	46
4.2.3.2.	Ordre de stabilisation des pools	47
4.2.3.3.	Stabilisation des taux de respiration	49
4.2.3.4.	Contribution des pools au contenu en carbone total du sol et à la respiration totale	49
4.2.4.	Conclusion	50
<b>4.3.</b>	<b>Analyse de sensibilité</b>	<b>51</b>
4.3.1.	Introduction	51
4.3.2.	Relations entre les paramètres $T_b$ et $h$	53
4.3.3.	Analyse à long terme	56
4.3.4.	Analyse à court terme	60
4.3.5.	Paramètres prioritaires	61
<b>5.</b>	<b>Conclusion et perspectives</b>	<b>64</b>
<b>6.</b>	<b>Références bibliographiques</b>	<b>67</b>
	<b>Liste des figures</b>	<b>76</b>
	<b>Liste des tableaux</b>	<b>76</b>

# 1. Introduction

---

## 1.1. La respiration des sols agricoles

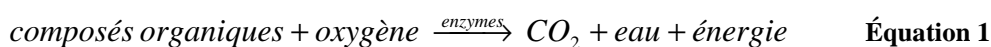
Actuellement, la production de dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) par les écosystèmes terrestres est estimée à 120 Gt C an<sup>-1</sup> (IPCC, 2007). Le processus majeur à l'origine de ce flux est la respiration, les autres pertes en carbone du sol étant à attribuer aux phénomènes d'érosion, de lessivage et de feux (Rees et al., 2005 ; Trumbore, 2006). L'assimilation globale de CO<sub>2</sub> étant légèrement plus élevée que sa production, le flux net vers les écosystèmes terrestres est estimé à 2-3 Gt C an<sup>-1</sup> (Houghton, 2005). Ces derniers agissent donc à présent comme des puits de carbone (Houghton, 2005 ; IPCC, 2007). Mais vu la très faible différence existant entre les flux entrant et sortant, même une petite modification de leur intensité peut avoir de larges conséquences (Ryan et Law, 2005 ; Trumbore, 2006). Une connaissance détaillée des processus à l'œuvre est donc indispensable.

Des investigations ont été menées en plus grand nombre dans des écosystèmes forestiers (Hanson et al., 2000 ; Janssens et al., 2001 ; Reichstein et al., 2003 ; Dufrene et al., 2005 ; Irvine et al., 2005 ; Sampson et al., 2007) que dans des agro-systèmes (Lohila et al., 2003 ; Moyano et al., 2007 ; Han et al., 2007 ; Sagnier, 2007 ; Aubinet et al., 2008). Toutefois, l'étude des zones cultivées, qui représentent 12% des terres émergées (Han et al., 2007), se développe à présent plus largement. L'accroissement d'intérêt pour les agro-systèmes résulte notamment de la pression croissante portant sur l'agriculture qui doit à la fois répondre à une augmentation des besoins alimentaires liée à une démographie croissante tout en augmentant la part faite aux cultures énergétiques. Il devient dès lors crucial de pouvoir mieux quantifier l'effet sur le contenu en carbone des sols d'une conversion de forêts et prairies en terres de culture (IPCC, 2007), d'une modification des modes de gestion des sols ou des changements climatiques (Amundson, 2001 ; Del Grosso et al., 2002 ; Stehfest et al., 2007).

Pour désigner le processus global de respiration des sols, le terme de flux de respiration des sols est souvent utilisé (Perrin, 2005). Il représente la production du CO<sub>2</sub> et son transport dans les pores des sols jusqu'à l'atmosphère, qui se fait essentiellement par diffusion (Fang et Moncrieff, 1999). Ces flux représentent environ 70% des flux respiratoires totaux dans des écosystèmes forestiers (Janssens et al., 2001), et Lohila et al. (2003) ont évalué cette proportion entre 46 et 62% pour des agro-systèmes.

Les sources de CO<sub>2</sub> dans le sol liées à la respiration sont multiples et variables d'un site à l'autre (Hanson et al., 2000). Elles possèdent chacune leur propre réponse aux conditions environnementales et leur propre comportement saisonnier (Ryan et Law, 2005 ; Trumbore, 2006 ; Moyano et al., 2007).

Une première distinction entre processus respiratoires peut s'opérer sur base de la disponibilité en oxygène. Dans ce travail, nous ne nous préoccupons que de la respiration aérobie, qui désigne le processus vital par lequel un organisme utilise de l'oxygène et des substrats pour produire de l'énergie et du CO<sub>2</sub>. Elle peut être décrite de la manière suivante (Prescott, 1995) :



Signalons qu'en conditions anoxiques, dans des sols lourds ou inondés, c'est la respiration anaérobie qui prend le pas. De cette manière, du méthane ( $\text{CH}_4$ ) est principalement produit, et du  $\text{CO}_2$  est formé en moindres proportions (Perrin, 2005).

Dans les écosystèmes, la respiration est généralement scindée en ses composantes autotrophe et hétérotrophe. La première est effectuée au sein des organes végétaux, tant aériens que souterrains, et est liée au métabolisme des plantes. La respiration hétérotrophe, sur laquelle ce travail est focalisé, est associée à la décomposition de la matière organique par la micro-faune du sol. Dans les sols, ces deux formes de respiration sont influencées par des facteurs communs comme la température et l'humidité du sol, mais font appel à des processus bien distincts et il est encore difficile de les étudier séparément à l'heure actuelle (Davidson et al., 2005 ; Trumbore, 2006).

La Figure 1 illustre de manière simplifiée les principaux processus impliqués dans les bilans carbonés des écosystèmes. Nous allons revenir en détails sur les composantes de la respiration des sols (*Soil respiration*) dans ce travail.

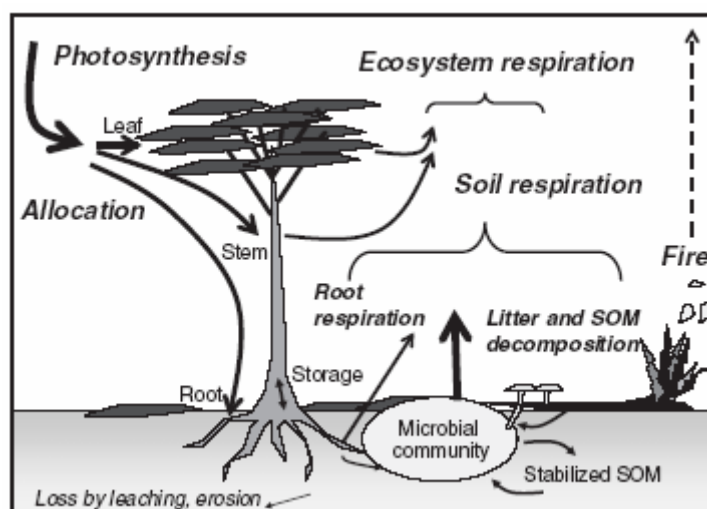


Figure 1 – Représentation des principaux flux de carbone dans un écosystème. L'abréviation « SOM » vaut pour « Soil Organic Matter », et les composantes autotrophe et hétérotrophe de la respiration du sol s'intitulent « Root respiration » et « Litter and SOM decomposition » respectivement. (D'après Trumbore, 2006).

## 1.2. La modélisation

Pour réduire les incertitudes liées à la respiration des sols, qui entachent les bilans en  $\text{CO}_2$  des écosystèmes (Gifford, 2003), et pour répondre à des questions sur le devenir du carbone dans les sols (Kirschbaum, 1995), une compréhension détaillée et mécaniste (Davidson et al., 2005 ; Trumbore, 2006) de ce processus est importante. Celle-ci peut être obtenue en recourant à la modélisation. Les modèles peuvent être construits sur base statistique (modèles empiriques) ou reposer sur des lois physiques, biologiques et chimiques établies (modèles mécanistes).

Actuellement, les modèles empiriques sont le plus utilisés pour décrire la respiration des sols sur base de facteurs environnementaux. Toutefois ces modèles ne sont pas transposables d'un site à l'autre ou, sur un site agricole donné, d'une culture à l'autre. Ils ne peuvent donc être utilisés pour décrire l'impact sur le flux de respiration du sol de modifications climatiques ou

du mode de gestion du sol. Il est donc nécessaire pour ce faire d'utiliser des modèles mécanistes. Les modèles mécanistes actuels se différencient principalement entre eux par leur complexité, les échelles temporelles et spatiales qu'ils couvrent et les processus qu'ils intègrent.

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une recherche plus générale qui a pour but de quantifier la respiration d'un sol agricole. Pour cette recherche, nous avons choisi d'utiliser et d'adapter un modèle existant. Une première étape bibliographique nous a menés à étudier plusieurs modèles et à choisir celui qui nous paraissait le plus pertinent. Nous avons choisi de travailler avec une version du modèle CENTURY mise au point par V. Le Dantec au Centre d'Etudes Spatiales de la BIOSphère (CESBIO) de Toulouse. Le caractère fondamental de CENTURY, les nombreuses validations dont ce modèle a fait l'objet, les échelles temporelle et spatiale de la version en question, ainsi que les possibilités d'intégration de ce sous-modèle dans un modèle plus complet et de synergies avec le CESBIO de Toulouse ont œuvré en faveur de ce choix.

L'étape suivante consiste à acquérir une bonne connaissance du comportement du modèle utilisé sous des sollicitations diverses de manière à acquérir une maîtrise de l'outil mathématique et de déterminer les éléments clés et les paramètres importants du modèle avant de pouvoir le calibrer plus finement et de le valider sur des mesures réalisées indépendamment. Ce travail est consacré à ces deux phases de choix et de mise en évidence des éléments importants du modèle.

### **1.3. Objectifs du travail**

Le travail est divisé en plusieurs parties, qui permettent, au final, de déterminer des champs d'investigation futurs dans le domaine de l'étude fondamentale de la respiration hétérotrophe.

Notre travail comprend, outre l'Introduction :

- Une Synthèse bibliographique, qui vise à décrire les composantes autotrophe et hétérotrophe de la respiration des sols et à présenter des modèles empiriques et mécanistes existants ;
- Une partie « Description du modèle utilisé », dans laquelle sont décrits la structure et le fonctionnement du modèle utilisé dans ce travail ;
- Une partie « Résultats et discussion » qui s'articule autour de trois points :
  - Une discussion des résultats d'une recherche bibliographique qui a pour but l'initialisation des paramètres et variables de forçage du modèle ;
  - Une phase d'initialisation des pools de carbone du modèle, qui a pour objectif de s'assurer de l'indépendance du modèle vis-à-vis des conditions initiales et de déterminer les valeurs stables des contenus en carbone des différents pools pour les conditions envisagées ;
  - Une analyse de sensibilité, qui permet de déterminer les paramètres importants du modèle ;
- Une Conclusion, dans laquelle sont également proposées quelques perspectives.

## 2. Synthèse bibliographique

---

### 2.1. La respiration autotrophe

La respiration autotrophe est un processus métabolique qui produit des substances carbonées et de l'énergie sous forme d'ATP et de NAD(P)H afin de couvrir les besoins des plantes pour leur survie et leur croissance (Amthor, 2000). Les deux processus fondamentalement différents qui régissent la respiration des végétaux supérieurs sont la respiration de maintien et la respiration de croissance (Cannell et Thornley, 2000 ; Amthor, 2000). Même si une différence conceptuelle entre ces deux formes de respiration est établie, la distinction pratique entre elles n'est pas claire car l'une comme l'autre font appel à certains processus physiologiques et chimiques communs (Cannell et Thornley, 2000 ; Gifford, 2003). Par exemple, l'acquisition des ions par les racines et le chargement du phloème font intervenir des processus propres au maintien et à la croissance de la plante (Cannell et Thornley, 2000).

Mc Cree (1970) et Thornley (1970), parmi d'autres, sont à l'origine de la formulation d'une équation empirique qui illustre cette séparation entre processus de maintien et de croissance dans la respiration autotrophe (Amthor, 2000 ; Gifford, 2003):

$$R_a = r_m W + r_g NPP \quad \text{Équation 2}$$

Où :

- $R_a$  est le taux de respiration autotrophe [ $\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$ ]
- $r_m$  est un facteur déterminant la respiration de maintien [ $\text{mol CO}_2 (\text{g masse sèche})^{-1} \text{ s}^{-1}$ ]
- $r_g$  est un facteur déterminant la respiration de croissance [ $\text{mol CO}_2 (\text{g masse sèche})^{-1} \text{ s}^{-1}$ ]
- $W$  est la biomasse vivante [g masse sèche]
- $NPP$  (Net Primary Production) est l'assimilation nette de carbone par la plante [g masse sèche  $\text{s}^{-1}$ ]

Ainsi, de manière générale, la respiration autotrophe est liée à la photosynthèse et la production de photoassimilats (Gifford, 2003).

La respiration de croissance est à mettre en relation avec les unités de carbone (et d'autres molécules de structure) que l'on retrouve dans la nouvelle biomasse, par unité de glucose utilisé pour mettre en place cette nouvelle biomasse (Cannell et Thornley, 2000). En d'autres termes, la respiration de croissance est liée à la quantité d'énergie nécessaire à la plante pour croître et produire de nouveaux tissus. C'est pourquoi ce taux de respiration de croissance est plus élevé chez les plantes jeunes (Gifford, 2001). Le terme de respiration de croissance ( $r_g * NPP$ ) de l'Équation 2 explique d'ailleurs que les taux de respiration autotrophe varient avec les stades phénologiques des végétaux (Gifford, 2003).

La respiration de maintien, elle, est généralement associée à la synthèse des protéines dans les organes de la plante, ainsi qu'au maintien des concentrations en ions dans et hors des cellules de la plante, par des processus actifs (Cannell et Thornley, 2000 ; Amthor, 2000). Certaines études relient la respiration de maintien au contenu en azote de la plante (Dufrêne et al., 2005) alors que d'autres l'estiment plutôt au départ de la biomasse végétale (matière sèche de la plante) et de son contenu en carbone (Cannell et Thornley, 2000 ; Gifford, 2003).

La plante régule constamment la distribution des substrats carbonés entre les deux types de respiration en fonction de conditions environnementales, physiologiques et de développement (Amthor, 2000). Toutefois, les processus permettant à la plante de contrôler ce mécanisme de priorités ne sont pas encore identifiés. Amthor (2000) et Gifford (2003) suggèrent l'existence d'un taux de respiration de maintien constant dans les cellules de la plante, qui permettrait à la plante d'allouer le trop-plein de substrats carbonés à sa croissance.

Un troisième type de respiration a également été décrit (Amthor, 2000) ; il s'agit d'une forme de respiration inutile à la plante (*wastage respiration*) dans laquelle la plante respire et produit du CO<sub>2</sub> et de la chaleur, sans qu'elle en bénéficie car la production d'ATP est moindre (Gifford, 2003).

La respiration autotrophe évolue également avec la température et varie avec le type d'espèce et le type d'organes végétaux (feuilles, tiges, racines). Ainsi, par exemple, les plantes contenant plus de tissus ligneux possèdent des taux de respiration plus faibles, principalement parce que les parois des cellules de ces plantes contiennent beaucoup de lignine, qui met plus de temps à se renouveler et induit donc un plus faible taux de respiration (Gifford, 2003).

Enfin, la respiration autotrophe souterraine comprend une composante mycorhizienne non négligeable. En effet, les micro-organismes liés aux racines produisent du dioxyde de carbone de manière importante (Hanson et al., 2000 ; Ryan et Law, 2005). Le comportement de ces micro-organismes mycorhiziens commence à être compris, notamment grâce à l'utilisation d'une technique qui, en recourant à des sacs poreux à maillages différentes (les mesh-bags), permet d'étudier les différentes composantes de la respiration de la rhizosphère (Moyano et al., 2007).

## **2.2. La respiration hétérotrophe**

### **2.2.1. Description générale**

La respiration hétérotrophe désigne les processus de décomposition et de dégradation de la matière organique du sol par les micro-organismes et les petits animaux qui vivent dans le sol (Perrin, 2005). Le carbone qui sert de substrat à la respiration hétérotrophe provient essentiellement de résidus végétaux (Batjes et Bridges, 1992 ; Rees et al., 2005 ; Perrin, 2005). Ceux-ci, ainsi que des restes animaux, forment la litière, dont les éléments sont ensuite progressivement décomposés et incorporés au sol, lui restituant le carbone (Rees et al., 2005).

Les résidus aériens (feuilles, fruits, brindilles,...) et racinaires forment la litière totale. L'apport de carbone au sol par les racines porte le nom de rhizodéposition (Perrin, 2005). Ce terme reprend les processus d'exsudation (diffusion de molécules à faible poids moléculaire – sucres, acides aminés et organiques – des cellules épidermiques et corticales racinaires vers la solution du sol), sécrétion (production d'enzymes, d'acides aminés non protéiques et de mucilage riche en carbone), perte ou lyse de cellules racinaires et mort des tissus racinaires (Rees et al., 2005). A noter que les racines ont également la possibilité de réassimiler des sucres et des acides aminés, le flux de carbone ne s'effectuant donc pas à sens unique. La rhizodéposition est influencée par de nombreux facteurs édaphiques, climatiques et liés à l'utilisation des sols.

Différentes étapes peuvent être distinguées dans le processus de décomposition. La litière va être altérée, fragmentée, minéralisée, réorganisée et humifiée selon des processus physiques (lessivage, érosion, alternance d'épisodes gel-dégel,...), chimiques (combinaisons avec des

éléments minéraux,...) et biologiques (Perrin, 2005). De très nombreux facteurs influencent la décomposition de la matière organique, parmi lesquels la composition biochimique de celle-ci, la température et l'humidité du sol, la disponibilité en oxygène, la texture et la structure du sol,...

Par ailleurs, Ågren et Wetterstedt (2007) affirment que la rapidité de décomposition de la matière organique dépend de trois facteurs principaux :

- Le taux auquel les décomposeurs assimilent le substrat à la surface,
- Le taux auquel les substrats diffusent de la surface vers le micro-organisme,
- Le taux auquel le substrat est rendu disponible dans l'environnement.

Outre la transformation progressive de la matière organique, le processus de décomposition aboutit aussi à l'assimilation de composés carbonés par les micro-organismes (Baldock et Skjemstad, 2000). Et c'est cela qui conduit à la production de CO<sub>2</sub>, dont la plus large part incombe à l'activité biologique de micro-organismes saprophytes, principalement des bactéries et des champignons (Wardle et Lavelle, 1997 ; Tian et al., 1997). Nous allons revenir sur l'importance de ces communautés de micro-organismes au point 2.2.2.

### **2.2.2. Interactions entre le sol, les communautés microbiennes et la qualité de la litière**

Les difficultés qui surgissent lorsqu'on s'intéresse à la respiration du sol proviennent entre autres de la complexité du milieu, déjà évoquée plus haut, qui est due aux nombreuses interactions entre les éléments minéraux, les éléments organiques et les micro-organismes (Huang et al., 2005), sous l'influence de conditions environnementales (température, humidité) extérieures. Ces interactions ont d'importantes répercussions sur la physique, la chimie et la biologie des écosystèmes. Les paragraphes qui suivent visent à présenter les relations qu'il peut exister entre le sol, les agents de la décomposition et la qualité de la litière.

#### **2.2.2.1. Le sol**

Le sol est un milieu complexe composé d'une matrice solide, constituée de matière minérale et de matière organique, d'espaces poreux remplis d'air et d'eau – cette dernière assurant alors la dissolution de composés chimiques, et de multiples organismes vivants (Batjes et Bridges, 1992). Les sols sont des systèmes ouverts, échangeant de l'énergie et de la matière avec l'extérieur dans une dynamique d'équilibre.

La matière organique des sols (constituant généralement moins de 5% des sols, mais pouvant en représenter de 30 à 100% dans les sols organiques) permet essentiellement de stabiliser leur structure (ce qui les protège de l'érosion) et d'améliorer leur capacité de rétention en eau (Batjes et Bridges, 1992). De plus, la décomposition de la matière organique libère dans le sol les composés chimiques indispensables à l'activité des systèmes biologiques des sols (Baldock et Skjemstad, 2000). Tous ces effets bénéfiques peuvent être altérés en cas de déforestation ou de pratique culturale non adaptée, menant à une dégradation progressive des sols (Batjes et Bridges, 1992).

#### **2.2.2.2. Les agents de la décomposition**

Les agents de la décomposition de la matière organique sont multiples, allant de la microflore (bactéries et champignons au sens large) à la microfaune (invertébrés) (Wardle et Lavelle, 1997 ; Tian et al., 1997). Les interactions entre ces décomposeurs sont nombreuses, que leurs

populations soient régulées par la compétition ou par la prédation. La chronologie d'intervention des différents types d'organismes vivants est liée à la qualité du substrat (Wardle et Lavelle, 1997), et l'action de certains d'entre eux est même parfois subordonnée à la transformation de la matière par une autre catégorie d'êtres vivants.

L'activité des micro-organismes se fait généralement par le biais des enzymes qu'ils produisent. Celles-ci participent activement aux processus de recyclage de la matière organique (Aon et al., 2001). Une fois libérées dans les sols, elles sont adsorbées sur les particules minérales sous l'action de différentes forces : des forces électrostatiques, ioniques, covalentes, hydrophobes, liaisons hydrogènes ou de van der Waals. La capacité des enzymes à garder leur efficacité catalytique dépend alors de la nature et des propriétés du substrat auquel elles ont été adsorbées car le fait de se lier à d'autres particules va modifier leur structure tertiaire et de là, leur activité catalytique (Huang et al., 2005).

La stabilité biologique de la matière organique ou sa propension à être attaquée par les enzymes est contrôlée à la fois par sa structure chimique et par les nombreux mécanismes de protection que peut offrir la matrice du sol (Baldock et Skjemstad, 2000). Ceux-ci sont liés à la nature chimique et physique des particules minérales du sol, ainsi qu'à la structure du sol. L'importance de la fraction argileuse est souvent soulignée (Baldock et Skjemstad, 2000 ; Huang et al., 2005).

Il existe aussi un lien entre les communautés microbiennes et les cultures. Le nombre de micro-organismes semble en effet augmenter considérablement lorsque la culture commence à croître (Aon et al., 2001). Le type de pratiques culturales est aussi susceptible d'influencer cette biomasse microbienne (Grigera et al., 2007), la composition de celle-ci et les activités enzymatiques (Aon et al., 2001). Une consommation presque trois fois plus importante d'oxygène a en effet été observée par Aon et al. (2001) pendant la phase de floraison d'une culture de soja, par rapport à la période de labour et plantation précédant la culture.

### **2.2.2.3. La qualité de la litière**

Les composés chimiques présents dans les plantes et qui ont un rôle important à jouer dans la dynamique de la décomposition de la matière organique sont les composés hydrosolubles tels que le glucose et les acides aminés, les hydrates de carbone polymérisés tels que la cellulose et l'hémicellulose, et la lignine qui est un polymère complexe constitué de cycles aromatiques (Yadav et Malanson, 2007). Les proportions de chacun de ces composés ainsi que les formes de celluloses et d'hémicelluloses varient avec le type de plante, l'âge de celle-ci et les conditions environnementales (Berg and McClaugherty, 2003). Ces différents composés n'ont pas les mêmes temps de dégradation, qui varient eux aussi en fonction du type de plantes (Henriksen et al., 1999 ; Bending et al., 1999). Les composés hydrosolubles sont utilisés en premier par les micro-organismes ou sont perdus par lessivage. Ensuite, sont dégradées successivement l'hémicellulose, la cellulose et la lignine. Différentes bactéries et champignons, et les enzymes spécifiques qu'ils produisent, sont impliqués dans la dégradation des celluloses et hémicelluloses. La lignine est, elle, presque exclusivement dégradée par des champignons (Baldock et Skjemstad, 2000 ; Yadav et Malanson, 2007). La concentration en lignine dans le matériau augmente progressivement (Baldock et Skjemstad, 2000), ce qui ralentit le taux de décomposition au fil du temps (Taylor et al., 1989 ; Yadav et Malanson, 2007).

D'autres éléments présents dans les résidus végétaux jouent également un rôle dans la dégradation de la matière organique : l'azote, le phosphore et le soufre. L'azote apparaît

d'ailleurs souvent comme un élément limitant dans les processus de décomposition (Rahn et Lillywhite, 2001 ; Bertrand et al., 2006 ; Jalota et al., 2006 ; Yadav et Malanson, 2007) mais la compréhension de l'interaction entre la disponibilité en azote et les composés carbonés aux différentes étapes de la décomposition reste encore à améliorer (Wang et al., 2004). Généralement, le rapport C/N de la litière est plus élevé que celui des microbes, ce qui oblige les micro-organismes à assimiler de l'azote présent dans le sol sous forme minérale ( $\text{NH}_4^+$ ) pour être en mesure d'assimiler du carbone tout en maintenant leur propre rapport C/N.

Des changements dans la qualité de la litière (dus par exemple à une augmentation de la concentration atmosphérique en  $\text{CO}_2$ ) peuvent provoquer des modifications de la composition des communautés microbiennes et de là, causer des variations des flux de carbone (Tian et al., 1997). Norby et Cotrufo (1998) font toutefois remarquer que de tels changements de la composition des résidus végétaux pourraient avoir des effets minimes devant ceux que causerait une augmentation des apports de litière ou de l'activité racinaire sous l'influence d'une augmentation du  $\text{CO}_2$  atmosphérique.

## **2.3. Description de différents modèles empiriques de la respiration des sols**

### **2.3.1. Introduction**

Les facteurs contrôlant la photosynthèse et l'assimilation du carbone par les écosystèmes sont actuellement mieux décrits de manière mécaniste (Farquhar et al., 1980) que ceux liés à l'allocation du carbone dans les plantes et la respiration (Cannell et Thornley, 2000 ; Ryan et Law, 2005). Le manque de modèles basés sur les processus physiques, chimiques et biologiques est encore plus important pour la respiration hétérotrophe que pour la respiration autotrophe (Davidson et al., 2005). Cela est principalement dû au fait que la respiration hétérotrophe est influencée par de nombreux facteurs, parmi lesquels la température du sol, le contenu en eau de celui-ci, la qualité de la litière, la disponibilité des substrats, la dynamique des populations microbiennes ainsi que les perturbations subies par le sol (Kirschbaum, 1995 ; Fang et Moncrieff, 1999 ; Davidson et al., 2005). Ces facteurs interagissent et la négligence de l'un d'entre eux peut amener à sous-estimer ou surestimer la respiration (Kirschbaum, 1995).

Les différents processus impliquant tous ces éléments sont encore peu compris – principalement la production du  $\text{CO}_2$  dans le sol (Fang et Moncrieff, 1999), et de ce fait la respiration du sol est souvent décrite par des modèles empiriques, nombreux dans le domaine (Janssens et al., 2003). Ces modèles relient le plus souvent la respiration du sol à la température et à l'humidité (Janssens et al., 2003, Reichstein et al., 2003), le facteur le plus limitant du site considéré exerçant le plus grand contrôle (Schlentner et Van Cleve, 1985 ; Davidson et al., 2000 ; Davidson et al., 2005).

### **2.3.2. Dépendance de la respiration du sol à la température**

La température apparaît comme la variable conductrice la plus importante de la respiration du sol (Lloyd et Taylor, 1994 ; Hanson et al., 2000 ; Janssens et al., 2003). Plusieurs formes de relations empiriques ont été mises au point. Certaines, comme des relations de type linéaire ou puissance (Janssens et al., 2003 ; Richardson et al., 2006), sont plus rarement employées que celles présentées ci-dessous.

Van't Hoff (1898) proposa une relation exponentielle. Il s'agit là de la plus simple expression communément utilisée dans les modèles actuels (Lloyd et Taylor, 1994 ; Tuomi et al., 2008) (« Type exponentiel » à la Figure 2):

$$R = a \cdot e^{bt} \quad \text{Équation 3}$$

Où :

- $R$  est le taux de respiration du sol [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]
- $a$  et  $b$  sont des constantes
- $t$  est la température du sol [ $^{\circ}\text{C}$ ]

D'autres relations exponentielles, dérivées de celle développée par Arrhenius en 1889 où intervenait une énergie d'activation ( $E$ ) constante, ont été mises sur pied en modifiant la relation initiale pour que l'énergie d'activation diminue lorsque la température augmente. Lloyd et Taylor (1994) ont ainsi établi la relation suivante (« Type Arrhenius » à la Figure 2):

$$R = R_{10} \cdot e^{308,56 \left( \frac{1}{56,02} - \frac{1}{T-227,13} \right)} \quad \text{Équation 4}$$

Où :

- $R_{10}$  est le taux de respiration de base à  $10^{\circ}\text{C}$  [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]
- $T$  est la température du sol [ $\text{K}$ ]

Janssens et al. (2003) proposent, eux, la relation suivante (« Type Arrhenius 2 » à la Figure 2):

$$R = R_{10} \cdot e^{E \cdot \left( \frac{T-283,15}{283,15 \cdot T \cdot R} \right)} \quad \text{Équation 5}$$

Avec :  $E = a \cdot \left( \frac{T}{T-227,13} \right)$

Où :

- $E$  est l'énergie d'activation [ $\text{J mol}^{-1}$ ]
- $R$  est la constante des gaz parfaits =  $8,314$  [ $\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ ]
- $a$  est une constante [-]

À côté des équations de type Arrhenius, les relations en  $Q_{10}$ , dérivées de ces dernières, sont aussi très abondamment employées. Leur expression générale est donnée ci-dessous (Janssens et al., 2003) (« Type Q10 » à la Figure 2):

$$R = R_{10} \cdot Q_{10}^{\frac{t-t_{réf}}{10}} \quad \text{Équation 6}$$

Où :

- $Q_{10}$  est le facteur par lequel est multiplié un taux de respiration suite à une élévation de la température de  $10^{\circ}\text{C}$  [-]
- $t_{réf}$  est une température de référence, souvent  $10$  [ $^{\circ}\text{C}$ ]

Cependant, toutes les relations décrites ci-dessus, de forme exponentielle, présentent un inconvénient majeur : elles ne tiennent pas compte de la limitation de l'activité biologique avec la température (Lloyd et Taylor, 1994 ; Tuomi et al., 2008) ; en effet, elle atteint un

maximum à une certaine température, puis décroît. Même si certains auteurs ont tenté de faire varier le coefficient  $Q_{10}$  avec la température (point 2.3.4), le principal problème présent dans cette relation n'est pas résolu.

Pour tenir compte de cette limitation de l'activité biologique aux hautes températures, des relations de forme sigmoïdale ont été développées (Schlentner et Van Cleve, 1985 ; Janssens et al., 2003). Ce type d'équation donne de bons résultats pour de multiples écosystèmes et à toutes les températures ; leurs résultats sont plus en accord avec les processus biologiques que pour les relations exponentielles. Janssens et al. (2003) reprennent l'équation générale suivante (« Type Sigmoïdal » à la Figure 2):

$$R = a + \left( \frac{1}{b + c \left( \frac{10-t}{10} \right)} \right) \quad \text{Équation 7}$$

Où  $a$ ,  $b$  et  $c$  sont des constantes [-].

Enfin, l'Equation 8, qui est la courbe de réponse à la température utilisée dans ce travail, intègre dans son expression la décroissance de l'activité biologique aux hautes températures, qui suit sa limitation à une température optimale (Dufrêne et al., 2005). Elle représente donc, dans le modèle que nous allons utiliser, uniquement la réponse de la communauté microbienne à la température. En cela, elle diffère des équations précédentes qui rendaient compte simultanément des composantes autotrophe et hétérotrophe.

La courbe est la suivante (« Type DayCent » à la Figure 2):

$$At = \left( \frac{45-t}{45-T_b} \right)^{0,2} \times e^{\left( 0,076 * \left( 1 - \left( \frac{45-t}{45-T_b} \right)^h \right) \right)} \quad \text{Équation 8}$$

Où :

- $At$  est le facteur multiplicatif lié à la température, compris entre 0 et 1, qui entre dans le calcul de la respiration hétérotrophe du modèle utilisé [-]
- $T_b$  est la température optimale d'activité des micro-organismes du sol
- $h$  est un paramètre empirique [-]

La Figure 2 illustre les formes prises par les différentes courbes citées ci-dessus.

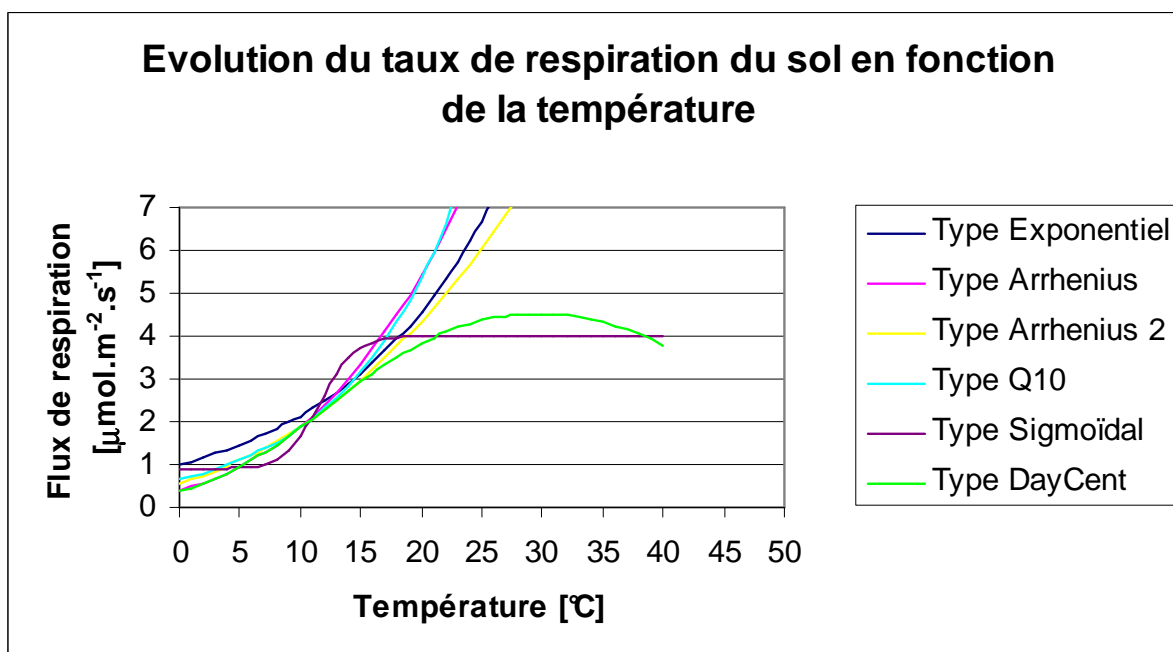


Figure 2 – Comparaison des formes des différentes courbes de réponse de la respiration du sol à la température.

La Figure 2 ne nous permet de comparer les courbes que d'un point de vue qualitatif, les différents paramètres n'ayant pas été proprement calibrés. Cette figure montre toutefois que la courbe « DayCent » est la seule qui fasse apparaître une désactivation de la respiration à haute température, ce qui décrit plus fidèlement l'activité biologique dans les sols.

D'après Janssens et al. (2003), les différences entre les résultats de ces modèles ne se marquent pas à l'issue d'une année, mais bien au cours d'une même année. Pour un pas de temps journalier, le choix du modèle est donc très important.

Les équations de type Arrhenius et  $Q_{10}$ , pourtant les plus utilisées, mènent généralement à des surestimations des flux de respiration aux hautes températures, et à des sous-estimations aux faibles températures (Janssens et al., 2003), ce qui peut aussi provenir de la non considération des effets dus à l'humidité du sol (Davidson et al., 2000 ; Reichstein et al., 2003).

### 2.3.3. Courbes de réponse à l'humidité

Si la température est le facteur qui semble exercer le plus d'influence sur la respiration du sol, surtout dans les régions tempérées et boréales (Davidson et al., 2000), le contenu en eau dans la macroporosité du sol joue également un rôle important, notamment sur la diffusion des gaz, l'accès en oxygène aux micro-organismes et aux racines, et la dissolution des substrats (Davidson et al., 2005). Les interactions entre la température et l'humidité du sol sont aussi très importantes (Carlyle et Ba Than, 1988 ; Davidson et al., 2000).

La variabilité des relations décrivant l'effet de l'humidité sur la respiration des sols est encore plus importante que celle mettant en jeu la température (Davidson et al., 2000).

Bunnell a développé, en 1977, un modèle de respiration du sol qui multiplie une relation en  $Q_{10}$  par deux facteurs distincts liés à l'humidité du sol (« Bunnell » à la Figure 3):

$$R = R_{10} \cdot Q_{10}^{\left(\frac{T-10}{10}\right)} \cdot \frac{M}{a_1 + M} \cdot \frac{a_2}{a_2 + M} \cdot a_3 \quad \text{Équation 9}$$

Où :

- $R$  est le taux de respiration
- $M$  est le taux d'humidité [% poids sec]
- $T$  est la température du sol [°C]
- $a_1$  est le contenu en eau à la moitié de la capacité au champ [% poids sec]
- $a_2$  est le contenu en eau à la moitié de la saturation [% poids sec]
- $a_3$  est un facteur d'échelle [-]

Ce modèle est parfois connu sous le nom de GRESP-model (Carlyle et Ba Than, 1988 ; Richardson et al., 2006).

Les deux expressions  $\frac{M}{a_1 + M}$  et  $\frac{a_2}{a_2 + M}$ , toutes deux de type hyperbolique, représentent respectivement la disponibilité en substrats et en oxygène pour les micro-organismes. Plus il y a d'eau dans le sol, plus les substrats sont accessibles, mais moins l'oxygène peut diffuser dans le sol.

Ce modèle est destiné à rendre compte de la dynamique du métabolisme aérobie des micro-organismes du sol au cours d'une saison de végétation. Même si les deux facteurs doivent permettre de tenir compte des hautes et faibles humidités en eau du sol, le modèle n'est pas approprié pour décrire les effets de l'humidité du sol sur le flux de respiration aux très hautes et très faibles teneurs en eau. Il est plutôt applicable dans la gamme ordinaire des humidités de sol rencontrées sur une saison (Bunnell et al., 1977).

Suleau et al. (2008) proposent une autre forme de modèle qui tient aussi compte de la température (relation en  $Q_{10}$ ) et des limitations de la respiration du sol à faibles et hauts contenus en eau du sol. Il a été mis au point sur base de mesures réalisées sur des cultures de blé (« Suleau » à la Figure 3):

$$R = R_{10} \cdot Q_{10}^{\left(\frac{T-10}{10}\right)} \cdot \left(1 - e^{-b \cdot (RW - d)^2}\right) \cdot \left(1 - e^{-c \cdot (RW - e)^2}\right) \quad \text{Équation 10}$$

Dans cette équation :

- $RW$  est le contenu en eau du sol [ $m^3 m^{-3}$ ]
- $b$  et  $c$  caractérisent le taux de décroissance de la respiration du sol avec son contenu en eau
- $d$  et  $e$  sont les contenus en eau du sol à partir desquels la respiration du sol tend vers zéro.

Ce modèle permet de prédire les flux de respiration du sol en fonction des fluctuations de température et d'humidité sur une saison de végétation.

Enfin, le modèle que nous allons utiliser dans ce travail intègre une courbe de réponse à l'humidité qui ne présente une limitation de la respiration qu'à faible contenu en eau du sol. Il s'agit probablement d'un élément du modèle qui nécessiterait d'être amélioré. Son expression est la suivante (Dufrêne et al., 2005 ; V. Le Dantec, comm. pers.) (« DayCent » à la Figure 3):

$$A_w = \frac{1}{1 + Hu_1 \cdot e^{-Hu_2 \cdot \frac{RW}{RW_{fc}}}} \quad \text{Équation 11}$$

Où :

- $A_w$  est le facteur multiplicatif lié à l'humidité du sol, compris entre 0 et 1, qui entre dans le calcul de la respiration hétérotrophe du modèle utilisé [-]
- $Hu_1$  et  $Hu_2$  sont des paramètres empiriques
- $RW_{fc}$  est le contenu en eau du sol à la capacité au champ [ $m^3 m^{-3}$ ]

Cette courbe est adaptée pour un pas de temps journalier et à ce titre, rend également compte des fluctuations saisonnières de l'humidité du sol.

La Figure 3 reprend les trois types de courbes présentées dans ce paragraphe.

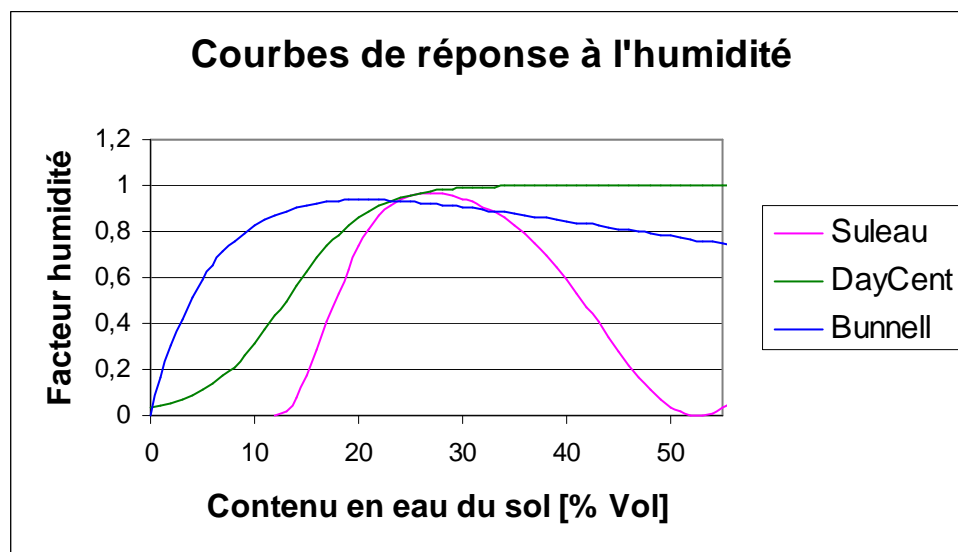


Figure 3 – Comparaison des trois types de courbes de réponse à l'humidité présentées.

Les humidités de sol que nous allons utiliser dans ce travail (point 3.2) se situent entre 12 et 43%. La comparaison des trois courbes présentées dans ce paragraphe (Figure 3) montre de très larges différences entre elles, principalement pour des humidités de sol inférieures à 20% et supérieures à 30%. Et les deux relations qui tiennent compte des effets liés aux humidités plus extrêmes (« Bunnell » et « Suleau ») présentent elles-mêmes des divergences considérables, qui seraient cependant moindres si les modèles avaient été calibrés sur la même série de données. Par ailleurs, la courbe « DayCent » présente à toutes les humidités de sol des valeurs supérieures à celles de la courbe « Suleau ».

### 2.3.4. Autres facteurs

Pour pallier aux imperfections des dépendances de la respiration du sol aux deux facteurs envisagés précédemment, certains auteurs ont proposé de modifier des relations existantes ou de leur ajouter des facteurs supplémentaires.

De nombreuses études montrent que le facteur  $Q_{10}$  n'est pas constant au cours d'une même année sur un site donné. Il est susceptible de varier avec la température et l'humidité (Janssens et al., 2003), et d'être lié à la phénologie des plantes (Curiel Yuste et al., 2004).

Richardson et al. (2006) ont montré que les résultats obtenus par l'utilisation de la traditionnelle relation en  $Q_{10}$  pouvaient être améliorés si l'on faisait varier le facteur  $Q_{10}$  avec la température, ou, mieux, avec le temps pour lui donner un caractère saisonnier :

$$R = \theta_1 \times (\theta_2 + \theta_3 t) \left( \frac{t - t_{ref}}{10} \right) \quad \text{Équation 12}$$

$$R = \theta_1 \left[ \theta_2 + \theta_3 \sin(JD_\pi) + \theta_4 \cos(JD_\pi) \right] \left( \frac{t - t_{ref}}{10} \right) \quad \text{Équation 13}$$

Dans ces deux équations, les paramètres  $\theta_1$ ,  $\theta_2$ ,  $\theta_3$  et  $\theta_4$  sont différents d'une équation à l'autre. Par ailleurs,  $JD_\pi$  est le jour julien (JD) exprimé en radians ( $= 2\pi \times JD/366$ ).

Dans l'Équation 12, le  $Q_{10}$  est remplacé par une fonction linéaire de la température, qui doit rendre compte de la décroissance du  $Q_{10}$  aux hautes températures (Kirschbaum, 1995).

Un modèle très intéressant a été proposé récemment par Han et al. (2007). Il a été mis au point sur un sol agricole (culture de maïs) dans une région tempérée sujette à des périodes de mousson. Le modèle tient compte des variations spatiales et temporelles de la respiration du sol, en reliant notamment cette dernière à la biomasse racinaire et à la production primaire nette de l'écosystème (NPP). L'expression du modèle, estimant la respiration du sol à une échelle saisonnière, est la suivante :

$$R = (a \cdot RW + b) e^{c \cdot t} B + (d \cdot NPP + e) t + f \quad \text{Équation 14}$$

Où :

- $R$  est le taux de respiration du sol [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]
- $RW$  est le contenu en eau du sol [%]
- $t$  est la température du sol [ $^{\circ}\text{C}$ ]
- $B$  est la biomasse racinaire [ $\text{g m}^{-2}$ ]
- $NPP$  est la production primaire nette de l'écosystème [ $\text{g m}^{-2} \text{an}^{-1}$ ]
- $a, b, c, d, e$  et  $f$  sont des paramètres

Un des points importants de leur étude résidait dans le fait que la quantité de biomasse de fines racines semblait être fortement corrélée avec la respiration du sol, une relation linéaire apparaissant chaque jour entre la quantité de biomasse racinaire et la respiration du sol. Toutefois, les variations journalières de la température et de l'humidité du sol influençaient l'expression de cette relation. Le modèle qu'ils ont développé à une échelle saisonnière (Équation 14) rend ainsi compte des fluctuations de la température, de l'humidité et de la biomasse d'un jour à l'autre.

Finally, ce modèle remet à l'avant-plan l'importance des processus à l'origine de la production de biomasse (essentiellement racinaire) sur la respiration du sol (2.1), et lie cette respiration autotrophe aux facteurs abiotiques (température, humidité) contrôlant aussi la respiration hétérotrophe.

## **2.4. Description de modèles mécanistes liés à la dynamique du carbone dans les sols**

### **2.4.1. Introduction**

La production du CO<sub>2</sub> dans les sols, principalement suite à la décomposition de la matière organique, a été modélisée de manière mécaniste dans différents modèles, parmi lesquels: CENTURY (Parton et al., 1987), CANDY (Franko et al., 1995 ; Franko et al., 1997), ROTHC-26.3 (Coleman et al., 1997 ; Coleman et Jenkinson, 1999), DAISY (Abrahamsen et Hansen, 2000), C-TOOL (Petersen et al., 2002), CN-SIM (Petersen et al., 2005) et CASTANEA (Dufrêne et al., 2005).

Fang et Moncrieff (1999) et Pumpanen et al. (2003) ont, eux, mis sur pied des modèles qui sont plutôt axés sur la diffusion du CO<sub>2</sub> dans le sol, se concentrant moins sur ses sources.

Parmi les modèles cités plus haut, certains permettent uniquement de simuler la dynamique de la matière carbonée dans le sol (ROTHC-26.3 et C-TOOL), d'autres lient les cycles du carbone et de l'azote (CN-SIM), et les plus complexes modélisent les interactions entre le sol, les végétaux et l'atmosphère (CENTURY, CANDY, DAISY et CASTANEA).

Les modèles de cette dernière catégorie possèdent chacun leur propre sous-modèle de décomposition de la matière organique, que l'on peut assimiler à des modèles mécanistes de respiration hétérotrophe. Signalons que le sous-modèle de décomposition de la matière organique de CASTANEA s'est basé sur celui de CENTURY.

Les différences entre les modèles cités sont multiples : échelles temporelles et spatiales, types d'écosystèmes considérés, nombre de variables et de paramètres, simulation des processus hydrologiques, nombre de compartiments représentant les différents stades de décomposition de la matière organique, nombre de couches dans le sol, équations régissant les effets de la température et de l'humidité sur la décomposition, relations entre le cycle du carbone et celui d'autres éléments minéraux tels que l'azote, le soufre et le phosphore,...

Nous allons présenter brièvement le modèle CENTURY et sa version journalière DAYCENT, dont le modèle que nous avons utilisé dans ce travail est dérivé. Nous reviendrons ultérieurement sur les raisons qui nous ont poussés à opter pour cette version du modèle.

### **2.4.2. Le modèle CENTURY**

Le modèle CENTURY a été développé par Parton, Anderson, Cole et Stewart en 1987 dans le cadre d'un projet de recherche sur les écosystèmes au sein de l'U.S. National Science Foundation Ecosystem.

CENTURY intègre des données climatiques, édaphiques et des caractéristiques d'utilisation des terres pour simuler la dynamique à long terme du carbone (C), de l'azote (N) et de l'eau dans le système sol-plante. CENTURY est aussi capable de simuler les cycles du phosphore (P) et du soufre (S). Le modèle peut s'appliquer à différents types d'écosystèmes : cultures, prairies,

forêts et savanes. Des sous-routines spécifiques pour la production des végétaux (cultures, forêts) ou des combinaisons de sous-routines (savanes) sont utilisées dans les différents écosystèmes afin de tenir compte des caractéristiques de ceux-ci (Parton et al., 1987 ; Parton et al., 1988 ; Kelly et al., 1997).

A titre d'illustration, un schéma des flux de carbone et des différents réservoirs constituant le modèle est donné à la Figure 4.

Le pas de temps de la version originale de CENTURY est de un mois, avec une durée de simulation allant de 1 an à plusieurs siècles.

Les données d'entrée nécessaires au fonctionnement de CENTURY sont, dans la version originale :

- Les moyennes mensuelles des températures minimales et maximales de l'air ;
- Les précipitations mensuelles ;
- Le contenu en lignine du matériau végétal ;
- Le contenu de la plante en azote, phosphore et soufre ;
- La texture du sol ;
- Les apports atmosphériques et au sol en azote ;
- Les niveaux initiaux en carbone, azote, phosphore et soufre dans le sol.

Le modèle permet à l'utilisateur de choisir de réaliser une simulation en tenant compte de la dynamique du C et de N, ou de C, N et P ou encore de C, N, P et S.

La sous-routine décrivant la dégradation de la matière organique (*Soil Organic Matter – SOM*) est celle qui nous intéresse dans ce travail. Elle est constituée de différents compartiments, comme beaucoup d'autres modèles existants. CENTURY comprend trois pools de décomposition de la matière organique dans le sol : actif, lent et passif, qui ont chacun leur taux spécifique de décomposition. De plus, le modèle comprend également un pool de litière à la surface du sol, un pool de litière dans le sol et un pool actif de surface. Les résidus végétaux et animaux sont répartis en un pool structural et un pool métabolique. La répartition de la matière entre ces deux réservoirs est fonction du rapport de la quantité de lignine à la quantité d'azote dans les résidus (rapport Lignine/N). Si ce rapport augmente, une plus grande quantité de résidus est dirigée vers le pool structural (Parton et al., 1987 ; Parton et al., 1988).

Les trois pools de carbone majeurs du modèle sont les suivants :

- Le pool actif est constitué de microbes du sol et de produits microbiens, et a un turnover d'un mois à quelques années, qui dépend des conditions environnementales et du contenu en argile et limon. La texture du sol influence en effet le taux de décomposition du pool actif, de même qu'elle influence l'efficacité de la stabilisation du pool actif en pool lent. Le réservoir microbien de surface a un taux de décomposition qui n'est pas influencé par la texture du sol.
- Le pool lent est composé de résidus végétaux et microbiens résistants provenant des pools actifs situés en surface et dans le sol. Le temps de régénération de ce pool est de 20 à 50 ans.
- Le pool passif comprend des matériaux végétaux et microbiens très résistants à la décomposition et inclut des substances organiques physiquement et chimiquement stabilisées. Son temps de régénération est de 400 à 2000 ans.

Depuis sa création en 1987 le modèle CENTURY a subi de nombreuses améliorations, été analysé et validé à de nombreuses reprises sur des sites différents (Parton et al., 1988 ; Kelly et al., 1997 ; Gilmanov et al., 1997) et en est actuellement à sa cinquième version.

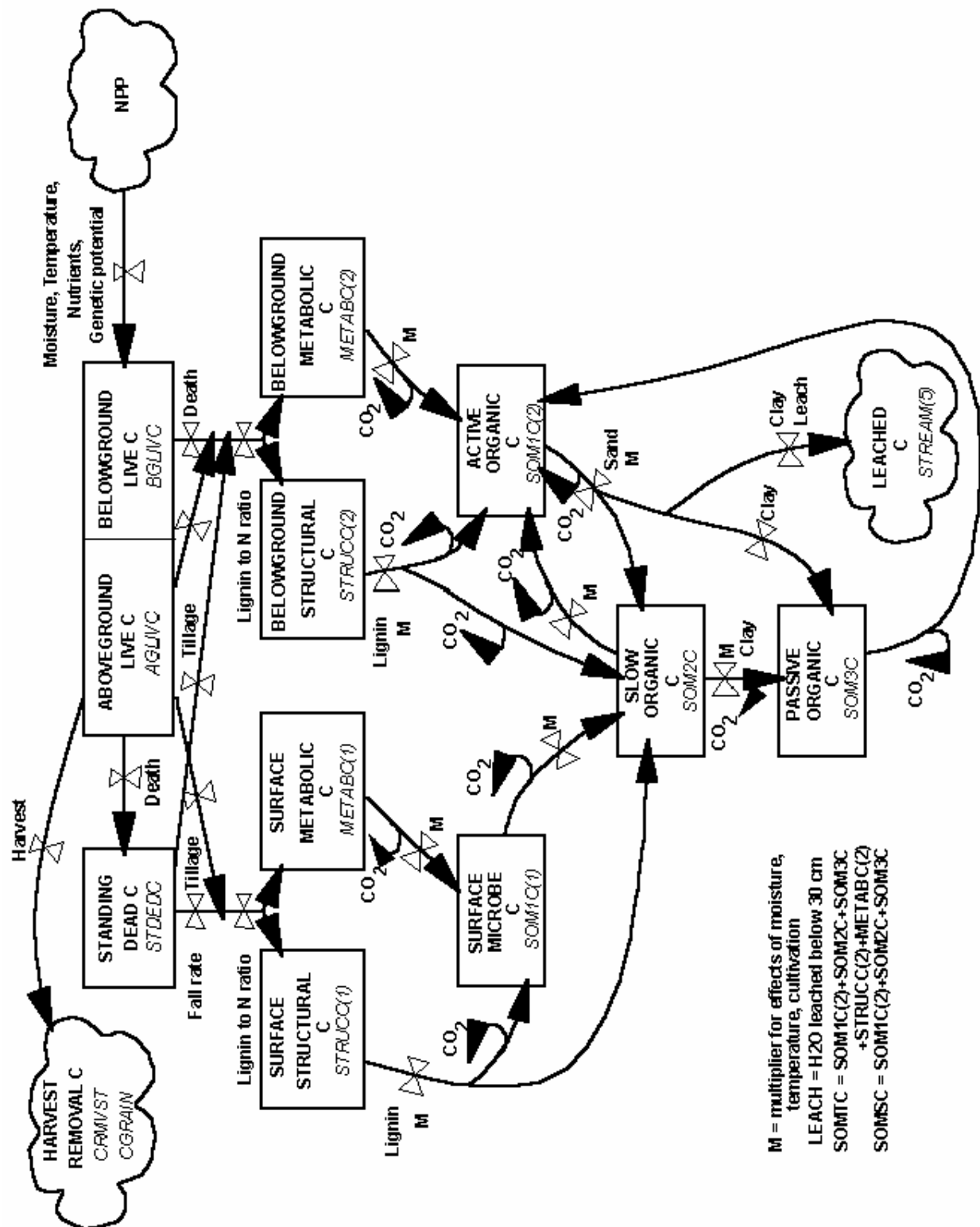


Figure 4 – Illustration des flux de carbone entre les différents pools dans le modèle Century (d'après Metherell et al., 1993).

### 2.4.3. Le modèle DAYCENT

Le modèle DAYCENT est la version de CENTURY possédant un pas de temps de un jour. DAYCENT adopte des résolutions spatiale et temporelle plus fines afin de mieux simuler les flux gazeux sensibles à des événements qui se déroulent sur des périodes plus courtes (court épisode pluvieux, fonte de neige, épisode d'irrigation). La résolution spatiale des couches de sol est également meilleure dans DAYCENT (Parton et al., 1998 ; Del Grosso et al., 2002).

Comme CENTURY, DAYCENT simule les cycles du carbone, de l'azote, du soufre et du phosphore en se servant de données météorologiques (précipitations journalières, températures maximum et minimum,...), de données pédologiques et de caractéristiques d'utilisation du sol. La simulation de la productivité des cultures occupe une place importante dans le modèle. Les processus du sol sont décrits sur une base journalière tandis que la production des cultures est calculée sur une base hebdomadaire.

Une représentation schématique de la structure du modèle DAYCENT est donnée à la Figure 5.

Le sous-modèle lié à l'eau dans le sol simule les processus de ruissellement, infiltration, percolation, évaporation, évapotranspiration et déplacement de l'eau dans le sol au départ d'un sous-modèle décrivant la surface du sol (Parton et al., 1998), et pour chaque couche de sol décrite par l'utilisateur.

Des événements tels que des feux, le pâturage, les techniques culturales et les additions de matière organique et de fertilisants peuvent aussi être simulés.

Quelques modifications apportées à CENTURY pour produire DAYCENT (C. Keough, comm. pers.) :

- L'effet de la température sur la décomposition était modélisé au moyen d'une courbe exponentielle dans CENTURY tandis que DAYCENT utilise une courbe de forme logistique (au moyen d'une arctangente), qui s'apparente à l'Equation 8.
- Le ruissellement est calculé et déduit des apports en eau (précipitation + irrigation)
- La croissance végétale est simulée sur base d'éléments phénologiques (Growing Degree Days (GDD), température de surface du sol, température de l'air, photopériode,...) et non plus arbitrairement en se référant à un calendrier prédéfini.
- Un effet du pH a été ajouté aux équations de décomposition. Trois équations sont utilisées pour simuler les effets du pH dû aux activités des bactéries et des champignons sur la décomposition.
- L'irrigation peut se produire même lorsque la température descend en dessous de 0°C. Cela permet à un système irrigué d'atteindre des conditions anaérobiques même lorsqu'il gèle.
- Un mode de fertilisation automatique peut être activé.
- Des sous-modèles permettent de simuler la respiration de maintien. L'utilisateur définit une portion de la production primaire nette (NPP) qui est allouée au réservoir de respiration de maintien. Ce compartiment apporte du carbone pour la respiration de maintien des parties aériennes et souterraines de la plante. La respiration de chaque compartiment de la plante est une fonction de la masse du compartiment, des températures de l'air et du sol et d'un paramètre de respiration maximum défini par l'utilisateur.

# DAYCENT MODEL

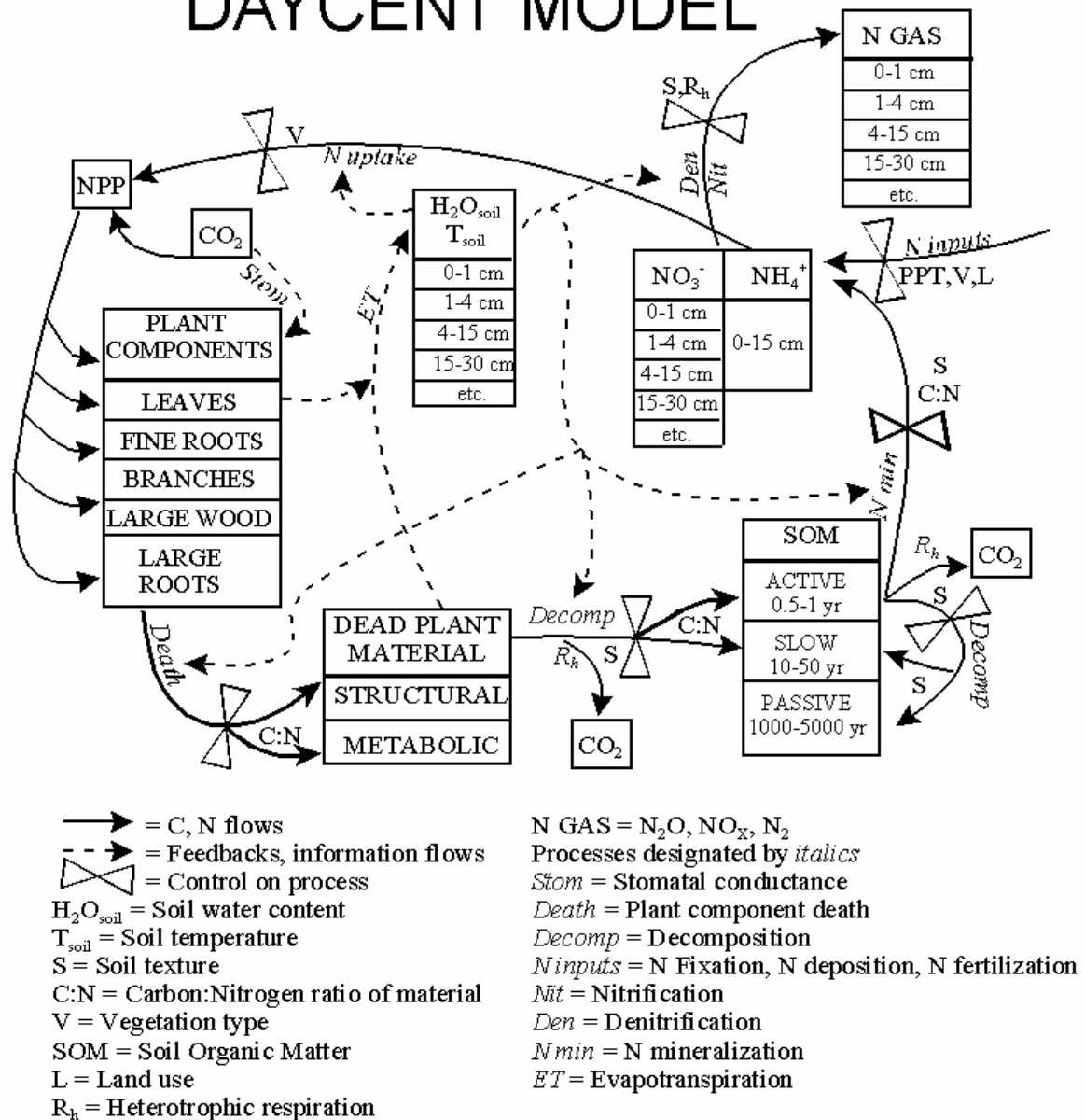


Figure 5 – Diagramme des flux de carbone et d'azote dans le modèle DAYCENT.

## 2.5. Modélisation de la respiration des sols : Limites des modèles empiriques et mécanistes actuels

Les modèles empiriques (point 2.3) donnent de bons résultats pour les sites sur lesquels ils ont été créés et permettent de faire des prédictions à court terme sur ces sites et de combler des données manquantes (Irvine et al., 2005). Cependant, ils sont rarement applicables à d'autres sites (Ryan et Law, 2005 ; Trumbore, 2006). De plus, ils ne font généralement pas la différence entre les composantes autotrophe et hétérotrophe de la respiration. A ce propos toutefois, le modèle proposé par Han et al. (2007) (point 2.3.4) constitue probablement une approche intéressante.

Un autre problème majeur que nous avons déjà évoqué (point 2.3.4), concernant les modèles en  $Q_{10}$ , est que ces derniers ne représentent pas uniquement une réponse à la température mais aussi à d'autres variables qui lui sont corrélées : humidité du sol, population microbienne,

développement de la culture (Curiel Yuste et al., 2004 ; Davidson et al. , 2005). De plus, les variations temporelles et spatiales du  $Q_{10}$  peuvent mener à des erreurs lorsque les modèles sont extrapolés à des échelles temporelles pour lesquelles les valeurs de  $Q_{10}$  peuvent ne plus correspondre (Curiel Yuste et al., 2004). Par ailleurs, le facteur  $R_{10}$ , utilisé comme référence dans ces modèles, est lié au  $Q_{10}$  et lui aussi soumis à d'importantes variations spatiales et temporelles, ce qui rend les comparaisons inter-sites difficiles (Davidson et al., 2005).

Les modèles empiriques ne permettent pas d'expliquer les processus. Dans ce sens, ceux d'entre eux qui tiennent compte des disponibilités en substrats et en oxygène dans les sols les relie au contenu en eau de ceux-ci (point 2.3.3), sans faire de lien avec les réactions enzymatiques qui dépendent de la diffusion des substrats, de l'oxygène et des enzymes elles-mêmes. Davidson et al. (2005) proposent à ce propos une approche plus mécaniste qui, même si elle fait intervenir la notion de  $Q_{10}$ , a pour objectif de décrire l'influence de la diffusion des éléments précités sur l'activité respiratoire des organismes vivants du sol et ce, pour une échelle de temps allant de la minute à l'année.

Les modèles mécanistes de décomposition de la matière organique actuels, dont certains ont été brièvement présentés (point 2.4), ne permettent pas de fournir beaucoup plus d'explications à la variabilité inter-sites de la respiration hétérotrophe que les modèles empiriques (Jassal et Black, 2004). En effet, l'hétérogénéité des sols rend difficile une compréhension globale du fonctionnement de la respiration (Fang et Moncrieff, 1999).

Beaucoup de ces modèles ne tiennent pas non plus compte des variations temporelles et spatiales des populations microbiennes (Fang et Moncrieff, 2005), qui exercent pourtant un rôle considérable dans la décomposition des substrats organiques (Panikov et al., 1999).

Par ailleurs, ces modèles présentent des difficultés à estimer le contenu des pools de matière organique aux taux de décomposition les plus lents (Petersen et al., 2005). De manière générale, la répartition du carbone dans les différents pools, ainsi que les taux de décomposition associés à chacun d'entre eux ne sont pas clairement définis (Ryan et Law, 2005).

Le nombre considérable de paramètres que contiennent certains de ces modèles mécanistes peuvent rendre difficiles leur calibration, leur validation et leur utilisation.

Dans les modèles applicables à des sols agricoles (ROTHC-26.3, CN-SIM, CENTURY, DAYCENT, DAISY, CANDY), les effets du labour sur la décomposition de la matière organique ne sont pas toujours pris en compte alors que cela peut exercer une grande influence (Petersen et al., 2005).

Actuellement, les modèles mécanistes applicables à des sols agricoles sont focalisés sur la dynamique de décomposition de la matière organique et ne simulent pas les processus de respiration autotrophe. Et pour cause, bon nombre de ces modèles ont été créés pour répondre à des questions concernant la croissance des cultures sans être réellement axés sur les bilans carbonés des cultures. Le modèle CASTANEA, mis au point pour des écosystèmes forestiers, et le modèle DAYCENT intègrent des éléments de la respiration autotrophe mais ces derniers restent peu développés.

## 3. Description du modèle utilisé

---

### 3.1. Introduction

Cette partie a pour objectif de détailler la structure du modèle utilisé dans le travail et d'expliquer son fonctionnement. Un aperçu des données d'entrée du modèle est aussi présenté, tandis que les variables de forçage (quantités de résidus végétaux) et les paramètres du modèle feront l'objet d'un chapitre ultérieur.

Les raisons, déjà brièvement évoquées, qui nous ont amenés à choisir la version du modèle décrite ci-après, dérivée de CENTURY, tiennent en quelques points.

Premièrement, le modèle CENTURY est un modèle basé sur des principes fondamentaux, ce qui nous permettait d'avoir une approche mécaniste de la respiration hétérotrophe. De plus, ce modèle, qui a été créé il y a une vingtaine d'années, a pu être utilisé, amélioré et validé à de nombreuses reprises sur des sites différents (Parton et al., 1987 ; Kelly et al., 1997 ; Gilmanov et al., 1997 ; Wang et al., 2002).

Ensuite, nous nous sommes tournés vers une version simplifiée et journalière de ce modèle, mise sur pied au Centre d'Etudes Spatiales de la BIOSphère (CESBIO) de Toulouse par Valérie Le Dantec (Sagnier, 2007 ; V. Le Dantec, comm. pers.). Les échelles temporelle et spatiale de cette version s'accordaient avec celles auxquelles nous voulions étudier le processus de respiration hétérotrophe. De plus, nous voulions que la calibration et la validation du modèle, à plus long terme, soient réalisables avec les moyens à notre disposition.

Enfin, cette version, qui ne permet de décrire que la respiration hétérotrophe, a la possibilité d'être intégrée dans un modèle global, qui prendrait en compte la respiration autotrophe et la diffusion du CO<sub>2</sub> dans le sol. A cela s'ajoutent également des possibilités de synergies avec l'équipe du CESBIO de Toulouse, qui travaillent également, par approches expérimentales et théoriques, sur des cultures.

### 3.2. Structure générale du modèle

Le modèle utilisé (Figure 6) est une version simplifiée du modèle CENTURY (Parton et al., 1987 ; Dufrêne et al., 2005) qui permet de simuler la production de CO<sub>2</sub> par la respiration hétérotrophe. Les mécanismes de respiration autotrophe et de diffusion du dioxyde de carbone dans le sol ne sont pas décrits par le modèle utilisé dans ce travail. Une de ses caractéristiques importantes, que l'on retrouve également dans d'autres modèles de décomposition de la matière organique (Coleman et Jenkinson, 1999 ; Franko et al., 1995 ; Jensen et al., 1997), est la répartition du carbone organique en différents compartiments (encore appelés réservoirs ou pools ci-après) au sein desquels les éléments carbonés ont une constante de décomposition spécifique.

Le modèle permet de suivre l'évolution de la respiration hétérotrophe et du stock de carbone du sol sur plusieurs années. Ces deux variables sont intrinsèquement liées. En effet, il est important de préciser que tous les transferts de carbone d'un pool à l'autre sont dus à l'activité des micro-organismes du sol qui utilisent les résidus carbonés comme substrat. En d'autres termes, chaque mouvement de carbone d'un réservoir à l'autre s'accompagne d'un dégagement de CO<sub>2</sub> qui est le produit de la respiration des micro-organismes qui réalisent ce

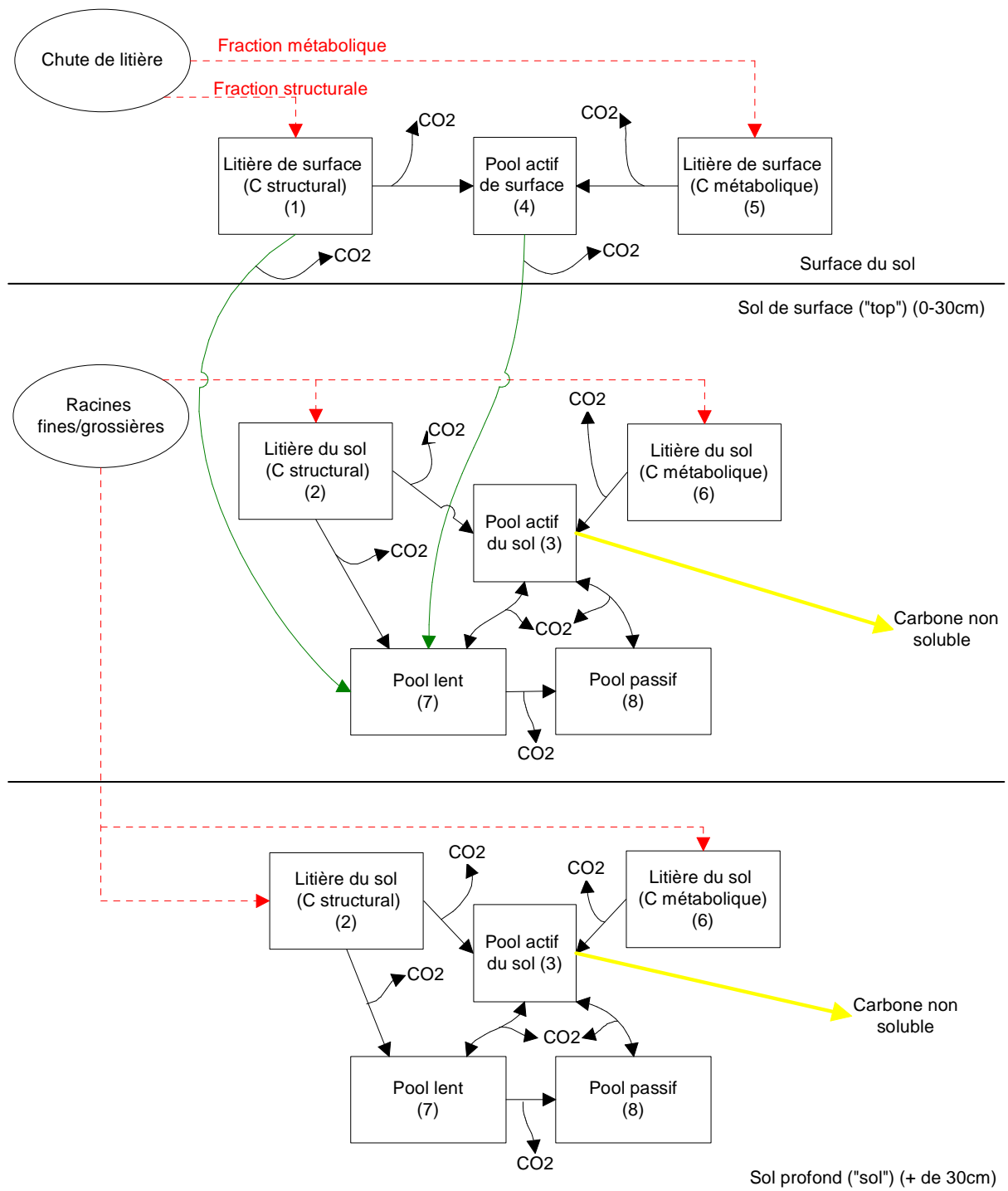
mouvement. Dans le modèle, les transferts de carbone entre réservoirs représentent donc des modifications de la nature biochimique des composés carbonés, qui deviennent de plus en plus récalcitrants à leur décomposition, suite à l'action des micro-organismes.

Le modèle est constitué de huit réservoirs de carbone différents, répartis dans trois couches de sol distinctes : la surface du sol, sur laquelle tombent les résidus végétaux aériens, et les couches de sol supérieure (0-30cm de profondeur) et inférieure (plus de 30cm de profondeur), qui reçoivent les racines mortes. Les deux zones de sol ne s'échangent pas de carbone entre elles. La limite inférieure du modèle est supposée correspondre à la limite d'extension du système racinaire de la culture envisagée. Excepté les réservoirs de surface (dénommés 1, 4 et 5 à la Figure 6), les réservoirs du sol (nommément 2, 3, 6, 7 et 8 à la Figure 6) sont dédoublés (dénominations *top/sol* ci-après). Le modèle comprend donc un total de treize pools dont il calcule le contenu en carbone et le taux de respiration à chaque pas de temps.

Le pas de temps du modèle est journalier. Les données météorologiques journalières utilisées au cours des simulations proviennent de mesures automatiques semi-horaires réalisées du 1<sup>er</sup> avril 2004 au 31 mars 2008 à la station météorologique située au centre du champ de Lonzée (Moureaux et al., 2006). De cette manière, nous possédons quatre années de données météorologiques qui correspondent aux quatre années de rotation des cultures sur le champ. Le Tableau 1 détaille les variables météorologiques que nous avons décidé de considérer parmi celles disponibles à la station météorologique, et ce pour chaque zone de sol du modèle.

**Tableau 1 – Données d'entrée du modèle dans les trois zones de sol.**

Zone de sol du modèle	Données de température (°C)	Données d'humidité (% Vol)
Surface du sol	Tair : Température de l'air	SM5 : Humidité volumique à 5cm de profondeur
Horizon de sol 0-30cm	TS10 : Température du sol à 10cm de profondeur	SM20 : Humidité volumique à 20cm de profondeur
Horizon de sol de plus de 30cm	TS50 : Température du sol à 50cm de profondeur	SM50 : Humidité volumique à 50cm de profondeur



**Figure 6 – Représentation schématique des relations entre les différents compartiments du modèle.**

A la surface du sol, les débris végétaux aériens (feuilles, tiges, pailles,...) sont scindés en leurs composantes structurale (Litière de surface (C structural) – réservoir 1) et métabolique (Litière de surface (C métabolique) – réservoir 5) d'après le rapport lignine/azote (LN ci-après) de leurs composés. Cette séparation est importante car elle rend compte de la différence de dynamique de décomposition qui existe entre ces deux types de composés carbonés.

Les fractions structurale et métabolique des différentes litières sont calculées au moyen des relations suivantes (Parton et al., 1987) :

$$FM_x = a - b \cdot LN_x \quad \text{Équation 15}$$

$$FS_x = 1 - FM_x \quad \text{Équation 16}$$

Où :

- $x$  se rapporte au réservoir de litière considéré, c'est-à-dire la litière aérienne, la litière des racines fines ou la litière des racines grossières ;
- $FM_x$  est la fraction métabolique du réservoir de litière  $x$  ;
- $a$  et  $b$  sont des coefficients de régression tirés d'expériences de décomposition de la matière organique menées en laboratoire ;
- $LN_x$  est le rapport lignine/azote du réservoir de litière  $x$  ;
- $FS_x$  est la fraction structurale du réservoir de litière  $x$ .

Plus  $LN$  est élevé, plus la fraction métabolique est faible par rapport à la fraction structurale. La composante structurale fait référence aux composés pariétaux, tels que la lignine, la cellulose et l'hémicellulose, qui sont plus récalcitrants à la décomposition. La partie métabolique comprend les composés cytoplasmiques comme les sucres et les protéines, qui sont exploités plus rapidement par les micro-organismes. Les deux pools de litière aérienne ainsi formés fournissent du carbone à un réservoir microbien de surface (« pool actif de surface », réservoir 4). Ce dernier est constitué de micro-organismes du sol et de produits d'activité microbienne. Certains composés carbonés des pools 1 et 4, considérés comme moins rapidement dégradables, sont transférés vers le réservoir de carbone lent de la zone 0-30cm du sol, le réservoir 7<sub>top</sub>.

Dans chacun des deux horizons de sol, le carbone organique est réparti en cinq réservoirs et leurs structure et organisation y sont quasi identiques. La seule différence est que les réservoirs de la zone 0-30cm reçoivent, en plus des résidus racinaires des deux horizons, du carbone en provenance des pools 1 et 4 comme décrit plus haut. Une description détaillée des relations entre les réservoirs de la zone 0-30cm est donnée ci-dessous ; le schéma est identique pour la zone profonde du sol.

Les résidus racinaires totaux sont séparés en racines fines et grossières, ces deux types de racines possédant des dynamiques de décomposition différentes. L'importance de la séparation entre racines fines et grossières dans le modèle sera discutée dans l'Analyse de sensibilité.

Tout comme pour les résidus aériens, les composantes métabolique et structurale des racines fines et grossières sont déterminées sur base du  $LN$  des composés carbonés (Équation 15 et Équation 16). Comme en surface, nous sommes donc en présence de deux pools : Litière du sol (C structural – réservoir 2) et Litière du sol (C métabolique – réservoir 6). Le pool 2 va transférer une partie de son carbone ligneux au pool 7<sub>top</sub> et une partie de carbone plus réactif fluera vers le pool actif du sol (réservoir 3). Ce pool actif est un homologue de celui de la surface. Le pool 6 ne transfère du carbone qu'au réservoir 3.

Les trois réservoirs majeurs du modèle, les pools actif (3), lent (7) et passif (8) s'échangent du carbone entre eux. En effet, les mécanismes de décomposition sont très complexes et l'attaque enzymatique d'un composé peut libérer des substances plus difficilement dégradables, qui sont alors considérées comme devant appartenir au pool lent voire passif. Le schéma inverse peut aussi survenir, lorsque des substances plus réactives sont issues de l'assimilation de

matériaux moins bien dégradables. Les transferts de carbone entre ces trois réservoirs sont contrôlés de manière importante par le contenu en argile du sol (point 2.2.2.2). Le réservoir lent comporte des matériaux végétaux résistants à la décomposition et le réservoir de carbone passif est constitué de carbone organique très résistant à la décomposition, c'est-à-dire physiquement et chimiquement stabilisé.

Enfin, une faible partie du carbone résidant dans le réservoir 3, du carbone organique non soluble et non exploitable par les micro-organismes, est entraîné avec l'eau de drainage au-delà de 30cm de profondeur et sort du système.

### 3.3. Calcul des flux de carbone

#### 3.3.1. Equations générales

Les flux de carbone entre les différents réservoirs ainsi que les flux de respiration sont contrôlés par des constantes de décomposition propres à chaque réservoir et par des paramètres importants pour l'activité microbienne qui sont liés à la texture, à la température et à l'humidité du sol ainsi qu'à la composition de la litière. Ces flux peuvent être synthétisés au moyen des équations suivantes :

$$\left\{ \begin{array}{l} F_x = K_x \cdot Q_x \cdot A_w \cdot A_t \cdot C_x \\ R_x = (P_{Cell} \cdot (1 - Lign_x) + P_{Lign} \cdot Lign_x) F_x \quad (x \neq 3) \\ R_3 = (0,85 - 0,68 \cdot SOLFIN) \cdot F_3 \\ \frac{dC_x}{dt} = F_0 - F_x \quad (\text{Réservoirs } 1,2,5,6) \\ \frac{dC_x}{dt} = \sum_j P_j \cdot F_j - F_x \quad (\text{Réservoirs } 3,4,7,8) \\ P_j = Lign_x \cdot (1 - P_{Lign_x}); (1 - Lign_x) (1 - P_{Cell}); \\ (1 - cap - cal - (0,85 - 0,68 \cdot SOLFIN)); (1 - csp - P_{Cell}); csp; cap \end{array} \right. \quad \text{Équations 17,18,19,20,21}$$

Où :

- $x$  est le numéro du réservoir considéré
- $F_x$  est le flux de carbone sortant du réservoir  $x$  [ $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ]
- $K_x$  est le taux maximum de décomposition des éléments carbonés du réservoir  $x$  [ $\text{j}^{-1}$ ]
- $Q_x$  est le facteur représentant l'influence des propriétés texturales des éléments carbonés du réservoir  $x$  [-]
- $A_w$  et  $A_t$  sont les facteurs pondérant l'équation suite aux effets du contenu en eau du sol et de la température respectivement [-]
- $C_x$  est le contenu en carbone du réservoir  $x$  [ $\text{gC m}^{-2}$ ]
- $R_x$  est le flux de respiration associé à  $F_x$  [ $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ]
- $P_{Cell}$  et  $P_{Lign}$  sont les proportions de carbone cellulosique et ligneux respirés [-]
- $Lign_x$  est la proportion de lignine par rapport au carbone de structure total dans les éléments carbonés [-]
- $\frac{dC_x}{dt}$  est le taux de variation du contenu en carbone du réservoir  $x$  [ $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$ ]
- $F_0$  est l'apport extérieur de résidus [ $\text{gC m}^{-2}$ ]

- $P_j$  est un facteur rendant compte des proportions de carbone qui ne sont pas respirées par les micro-organismes et qui fluent entre les réservoirs [-] (Tableau 2)
- $cap$  est la fraction de carbone qui migre du pool 3 vers le pool 8 [-]
- $cal$  est la fraction de carbone du pool 3 qui est perdu par lessivage [-]
- $csp$  est la fraction de carbone qui migre du pool 7 vers le pool 8 [-]

$Lign_x$  n'est différent de 0 que dans le cas des réservoirs structuraux 1 et 2, et dans la suite du travail,  $Lign_1$  et  $Lign_2$  correspondent aux paramètres  $Lignll$  et  $Lignrl$  respectivement (points 4.1.5.6 et 4.1.5.7).

Par ailleurs,  $P_{Cell}$  peut prendre deux valeurs différentes, selon que l'on est en surface ( $x = 1, 4$  ou 5) ou dans le sol ( $x = 2, 3, 6, 7$  et 8, *top* et *sol*).

Le facteur  $(0,85-0,68 \cdot SOLFIN)$  représente la protection de la matière organique par les argiles et les limons vis-à-vis des attaques enzymatiques. De ce fait, lorsque la proportion d'argiles et de limons ( $SOLFIN$ ) est plus élevée, ce facteur diminue et la respiration du pool 3 est plus faible.

Le Tableau 2 illustre les différents facteurs  $P_j$  qu'il convient d'associer aux facteurs  $F_j$  lors du calcul des variations de contenu en carbone dans les différents réservoirs.

La respiration totale hétérotrophe de chaque jour ( $RTOT$ ) est obtenue en sommant les flux de respiration de chaque réservoir.

**Tableau 2 – Récapitulatif des facteurs  $P_j$  à attribuer aux différents facteurs  $F_j$  (colonnes) pour le calcul des variations de contenu en carbone des réservoirs  $dC_x$  (lignes). Le tableau illustre les relations entre les pools de la zone de surface (1, 4 et 5) et les pools de la zone « top ». A l'exception des facteurs marqués d'un astérisque (\*), les facteurs sont identiques pour la zone « sol ».**

	F <sub>0</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>	F <sub>5</sub>	F <sub>6</sub>	F <sub>7</sub>	F <sub>8</sub>
$\frac{dC_1}{dt}$	1	-1	0	0	0	0	0	0	0
$\frac{dC_2}{dt}$	1	0	-1	0	0	0	0	0	0
$\frac{dC_3}{dt}$	0	0	$(1-Lign_2)(1-P_{Cell})$	-1	0	0	$(1-P_{Cell})$	$(1-csp-P_{Cell})$	$(1-P_{Cell})$
$\frac{dC_4}{dt}$	0	$(1-Lign_1)(1-P_{Cell})$	0	0	-1	$(1-P_{Cell})$	0	0	0
$\frac{dC_5}{dt}$	1	0	0	0	0	-1	0	0	0
$\frac{dC_6}{dt}$	1	0	0	0	0	0	-1	0	0
$\frac{dC_7}{dt}$	0	$Lign_1 \cdot (1-P_{Lign})^*$	$Lign_2 \cdot (1-P_{Lign})$	$(1-cap-cal-(0,85-0,68 \cdot SOLFIN))$	$(1-P_{Cell})^*$	0	0	-1	0
$\frac{dC_8}{dt}$	0	0	0	<i>cap</i>	0	0	0	<i>csp</i>	-1

\* Ces facteurs sont nuls pour les pools « sol »

### 3.3.2. Constantes de décomposition $K_x$

Les valeurs des taux maximum de décomposition de chaque réservoir de carbone ( $K_x$ ) ont été évaluées par Parton et al. (1987) et sont reprises au Tableau 3.

Tableau 3 – Valeurs des constantes de décomposition des différents pools.

Réservoir	Valeur de $K_x$ [ $j^{-1}$ ]	Temps de résidence
1	0,01068	3 mois
2	0,01342	2 mois et 2 semaines
3	0,02	7 semaines
4	0,01644	2 mois
5	0,04055	3-4 semaines
6	0,05068	3 semaines
7	0,00055	5 ans
8	0,00001	225 ans

Les constantes de décomposition sont les inverses des temps de résidence de la matière organique dans le sol. Le temps de résidence représente le temps nécessaire à un renouvellement de la matière du pool, c'est-à-dire, considérant un réservoir à l'équilibre, le temps que toute la matière sortie du pool ait été remplacée par de la nouvelle matière organique. La constante de décomposition caractérise ce transfert de matière au sein du pool et le taux de renouvellement de la matière organique qu'il perd.

Considérant le Tableau 3, il apparaît que les différents pools sont caractérisés par des temps de résidence très variables, allant de quelques semaines à plus de deux siècles. Nous verrons que cette notion de dynamique de décomposition a beaucoup d'importance dans la production de  $CO_2$  par les micro-organismes du sol.

Tous les pools, à l'exception de 1 et 2, suivent ce taux maximum de décomposition. Les taux de décomposition réels ( $K'_x$ ) des pools 1 et 2 (carbone structural) sont diminués par rapport au taux maximum au moyen d'une relation exponentielle décroissante, fonction du contenu en lignine de leurs éléments végétaux ( $Lign_x$ ) :

$$K'_x = K_x \cdot e^{-3 \cdot Lign_x} \quad \text{Équation 22}$$

### 3.3.3. Facteur $Q_x$

Le facteur  $Q_x$  n'est différent de 1 que lorsqu'il s'applique au pool 3, et il vaut  $(1-0,75 \cdot SOLFIN)$  (Parton et al., 1987). Ce facteur rend compte du contrôle exercé par la fraction (limons+argiles) du sol sur le taux de décomposition de la matière du pool actif (Parton et al., 1987).

Les effets de la texture du sol sur les flux de carbone apparaissent également dans le modèle au travers des facteurs  $cap$ ,  $cal$  et  $csp$  (Équations 23).

$$cap=0,003+0,032 \cdot SOLCLAY$$

$$cal=\frac{H2O30}{18} \cdot (0,01+0,04 \cdot SOLSAND) \quad \text{Équations 23}$$

$$csp=0,003-0,009 \cdot SOLCLAY$$

Où *SOLCLAY*, *SOLSAND* et *H2O30* sont des paramètres du modèle (point 4.1).

Nous n'avons pas remis en cause dans le travail les valeurs numériques apparaissant dans ces équations.

Notons que la quantité de carbone non soluble qui est perdue par lessivage est égale à  $cal \cdot F_3$ .

#### **3.3.4. Facteur $A_w$**

La fonction de réponse à l'humidité utilisée dans le modèle est celle décrite au point 2.3.3 (Équation 11). Les paramètres de la courbe ont été considérés identiques pour les trois horizons de sol du modèle.

#### **3.3.5. Facteur $A_t$**

La fonction de réponse à la température utilisée dans le modèle est décrite au point 2.3.2 (Équation 8). Comme pour  $A_w$ , la courbe revêt la même forme pour les trois zones de sol.

## 4. Résultats et discussion

### 4.1. Initialisation des variables de forçage et des paramètres

#### 4.1.1. Introduction

Le modèle est caractérisé par un nombre important de paramètres et variables de forçage. L'objectif de cette partie du travail est de pouvoir leur associer un ordre de grandeur. Ceci permettra, dans une deuxième phase, d'effectuer une analyse de sensibilité du modèle qui aboutira à l'identification des paramètres et variables de forçage les plus sensibles.

Cette première évaluation est basée sur des mesures effectuées antérieurement sur le site de Loncée (site géré par l'Unité de Physique des Bio-systèmes), ou dans la région environnante, et sur une recherche bibliographique. Cette dernière a porté sur les trois cultures présentes dans la rotation, le blé, la pomme de terre et la betterave. Nous voulions en effet nous faire une idée la plus complète possible des valeurs généralement rencontrées, pour les paramètres biochimiques en particulier.

Les valeurs des différents paramètres liés au site de Loncée et aux équations du modèle sont reprises au Tableau 4, celles des variables de forçage sont données au Tableau 5 et celles des paramètres biochimiques sont présentées au Tableau 6. L'origine de toutes ces valeurs est discutée aux paragraphes suivants.

**Tableau 4 – Récapitulatif des valeurs des paramètres liés au site de Loncée et aux équations du modèle.**

Paramètre	Signification	Valeur	Unités
H2O30	Eau entraînée au-delà de 30cm de profondeur	3,1	cm/mois
RWfclit	Teneur en eau à la capacité au champ dans la litière	32,6	% vol
RWfctop	Teneur en eau à la capacité au champ dans l'horizon 0-30cm	32,6	% vol
RWfcsol	Teneur en eau à la capacité au champ dans l'horizon profond (au-delà de 30cm)	31,2	% vol
SOLCLAYtop	teneur en argile dans l'horizon 0-30cm	20	%
SOLCLAYsol	teneur en argile dans l'horizon profond	25	%
SOLSANDtop	teneur en sable dans l'horizon 0-30cm	5	%
SOLSANDsol	teneur en sable dans l'horizon profond	5	%
SOLFINtop	teneur en limons+argiles l'horizon 0-30cm	90	%
SOLFINsol	teneur en limons+argiles dans l'horizon profond	95	%
a	Coefficient de l' Équation 15	0,85	-
b	Coefficient de l' Équation 15	0,016 (*) 0,014 (**)	- -
Tb	Température optimale de l'activité microbienne	28	°C
h	-	3,7	-
Hu <sub>1</sub>	-	30	-
Hu <sub>2</sub>	-	8,5	-

(\*) pour les litières aérienne et racinaire fines

(\*\*) pour la litière racinaire grossière

Tableau 5 – Valeurs des variables de forçage du modèle.

Variables de forçage	Signification	Valeurs			Unités
		Blé	Pomme de terre	Betterave	
Litfall	Quantité de résidus aériens	221 (*) 173,6 (**)	60	380	gC m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup>
MBR	Quantité de résidus racinaires	99 (*) 89,2 (**)	10	20,5	gC m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup>
MBRFtop	Quantité de résidus de racines fines dans la zone de sol 0-30cm	42,4 (*) 38,2 (**)	3,8	7,2	gC m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup>
MBRFsol	Quantité de résidus de racines fines dans la zone de sol 30cm et +	20,0 (*) 18,0 (**)	1,0	4,7	gC m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup>
MBRGtop	Quantité de résidus de racines grossières dans la zone de sol 0-30cm	24,9 (*) 22,4 (**)	4,2	5,2	gC m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup>
MBRGsol	Quantité de résidus de racines grossières dans la zone de sol 30cm et +	11,7 (*) 10,6 (**)	1,0	3,4	gC m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup>

(\*) Valeurs pour l'année 2005 - (\*\*) Valeurs pour l'année 2007

Tableau 6 – Valeurs des paramètres biochimiques pour chaque culture.

Paramètres	Signification	Valeurs			Unités
		Blé	Pomme de terre	Betterave	
Nlit	Teneur en azote des résidus aériens	0,50	3,44	2,3	% MS
Nroot	Teneur en azote des résidus racinaires	0,45	1,5	1,93	% MS
Lignlit	Teneur en lignine des résidus aériens	9,4	7,45	2,93	% MS
Lignroot	Teneur en lignine des résidus racinaires	16,77	3,5	3,7	% MS
Lignll	Lignine/(Carbone structural total) des résidus aériens	0,096	0,146	0,075	-
Lignrl	Lignine/(Carbone structural total) des résidus racinaires	0,197	0,147	0,154	-

#### 4.1.2. Paramètres liés au site de Lonzée

Les paramètres liés au sol de Lonzée (Tableau 4) sont les fractions granulométriques et les teneurs en eau volumiques à la capacité au champ des deux horizons de sol considérés (0-30cm et + de 30cm). Le sol de Lonzée est un Luvisol (classification FAO) et les données granulométriques utilisées dans ce travail proviennent d'estimations globales des caractéristiques de ce type de sols dans la région entourant Lonzée (G. Colinet, comm. pers.). En effet, aucune mesure précise de la granulométrie sur le site même de Lonzée n'a été effectuée à ce jour. Les fractions granulométriques dans les 30 premiers centimètres du sol ont été évaluées à 5%, 70% et 20% pour les fractions sableuse (*SOLSAND<sub>top</sub>*), limoneuse et argileuse (*SOLCLAY<sub>top</sub>*) respectivement. La somme des fractions argileuse et limoneuse dans cet horizon (*SOLFIN<sub>top</sub>*) est donc égale à 90%. Dans l'horizon situé à plus de 30cm de profondeur, les fractions sableuse (*SOLSAND<sub>sol</sub>*), limoneuse et argileuse (*SOLCLAY<sub>sol</sub>*) ont été estimées respectivement à 5%, 70% et 25%. La somme des fractions argileuse et limoneuse dans l'horizon profond (*SOLFIN<sub>sol</sub>*) est donc égale à 95%. Ces pourcentages sont exprimés en masse de terre et non par rapport au matériau minéral, c'est pourquoi il est possible que 2 à 3% de matière organique et 1-2% d'humidité résiduelle constituent les 5% qu'il manque pour obtenir que la somme des différentes fractions soit égale à 100% dans l'horizon de surface (G. Colinet, comm. pers.).

Les teneurs en eau à la capacité au champ ont été déterminées sur base de mesures réalisées antérieurement sur trois sols limoneux situés en Wallonie (deux sols de types Aba et Ada dans le bassin versant de l'Orneau et un sol de type Aba dans la région de Waremme) à différentes profondeurs (15cm, 60cm et 90cm) (G. Colinet, comm. pers.). Des courbes pF-teneur en eau pondérale du sol avaient été établies au moyen d'un appareil de Richards. Nous nous sommes basés sur la courbe de pF établie pour le sol Aba situé dans le bassin versant de l'Orneau. Pour un sol limoneux, nous avons considéré que la capacité au champ était obtenue pour un pF de 2,5 dans les trois zones à considérer pour le modèle (Dautrebande, 2003). D'après cette courbe de pF, et considérant une densité apparente de  $1400 \text{ kg m}^{-3}$ , nous avons obtenu pour l'horizon 0-30cm une teneur en eau à la capacité au champ (*RW<sub>fc</sub><sub>top</sub>*) égale à  $0,326 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ . Pour l'horizon profond, cette teneur (*RW<sub>fc</sub><sub>sol</sub>*) valait  $0,312 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ . A la surface du sol, nous

ne disposions pas de données similaires et nous avons supposé que cette teneur en eau (*Rwfclit*) était égale à la valeur de la zone sous-jacente (horizon de 0 à 30cm de profondeur).

La quantité d'eau entraînée au-delà de 30 cm de profondeur (*H2O30*) a été estimée à l'aide de résultats de simulations provenant du modèle EPICgrid (Williams, 1984 ; Masereel et Dautrebande, 1995). Avec les conditions météorologiques de Gembloux durant la période 1971-2005, la recharge annuelle moyenne simulée à 30cm pour un sol de type ABA était de 370 mm an<sup>-1</sup> (soit 3,1 cm mois<sup>-1</sup>). Il faut toutefois signaler que la variabilité interannuelle était très importante, la plage de variation s'étendant de 168 à 645 mm an<sup>-1</sup> (soit de 1,4 à 5,4 cm mois<sup>-1</sup>).

Les différents paramètres énoncés dans ce paragraphe sont liés au site de Loncée, ils sont de ce fait peu susceptibles de modifications tant que le modèle est appliqué au même site. En revanche, une application du modèle à un site différent entraînerait nécessairement d'adapter leurs valeurs.

### **4.1.3. Variables de forçage**

#### **4.1.3.1. Estimations des quantités de carbone dans les résidus aériens et racinaires**

##### **Betterave 2004**

La quantité de matière sèche de feuilles de betteraves la veille de la récolte (28 septembre 2004) était de 533 g m<sup>-2</sup> (Vilret, 2005). Lors de ce prélèvement-là, le taux de carbone dans la matière sèche des feuilles était de 34%. Dès lors la quantité de carbone dans les feuilles de betteraves en 2004 était de 181,2 gC m<sup>-2</sup>. Par ailleurs, le calcul de la quantité de résidus de culture non exportés à la récolte (collets de betteraves) a mené à une valeur de 200 gC m<sup>-2</sup>. En effet, 25,55 t de MS totale ha<sup>-1</sup> ont été récoltés. De cette valeur totale, nous avons soustrait les 5,33t de MS ha<sup>-1</sup> de feuilles. Le taux de carbone dans les racines de betterave était de 41% à la récolte, ce qui donne 8,3 tC ha<sup>-1</sup> dans les racines (Vilret, 2005 ; Moureaux et al., 2006). De cette quantité totale de carbone présente dans les parties souterraines des betteraves, nous avons soustrait les exportations réalisées par l'agriculteur cette année-là, soit 6,3 tC ha<sup>-1</sup> (Aubinet et al., 2008). Les 2 tC ha<sup>-1</sup> (200 g m<sup>-2</sup>) restants représentent donc bien la quantité de carbone des organes récoltés mais qui est restée sur le champ à la récolte (collets de betteraves).

Pour évaluer la quantité de racines de betterave (pivots exclus), par manque de données disponibles à ce sujet à Loncée, nous avons repris des mesures de biomasse racinaire de structure (sans les pivots) obtenues au moyen de mini-rhizotrons par Van Noordwijk et al. (1994) dans des cultures de betteraves situées à Marknesse aux Pays-Bas. Le sol des parcelles sur lesquelles les betteraves étaient cultivées était de type limono-argileux, soit un type de sol similaire à celui de Loncée. Les quantités de matière sèche de racines structurales de betterave encore présentes à la récolte, mesurées par Van Noordwijk et al. (1994), étaient de 52,2 g m<sup>-2</sup>, 55,4 g m<sup>-2</sup> et 42,6 g m<sup>-2</sup> en 1987 et 1989 sous différents types de gestion des cultures. Dès lors, la moyenne des quantités de litière racinaire mesurées par Van Noordwijk et al. (1994) exprimées en contenu de carbone (taux de carbone considéré égal à 41%) était égale à 20,5 gC m<sup>-2</sup>. La proportion de matière sèche de ces racines fines de structure par rapport à la matière sèche totale des betteraves était donc de 2% (0,5 t ha<sup>-1</sup> de racines fines divisées par 25,5 t de MS totale ha<sup>-1</sup>). Cette valeur est inférieure à celle avancée par Scott et Jaggard (1993) qui ont évalué cette proportion à 3% lors de la récolte. Toutefois, l'ordre de grandeur est similaire.

### **Blé d'hiver 2005**

Pour le blé d'hiver en 2005, nous disposions d'estimations de la biomasse aérienne suite à des prélèvements effectués le 1<sup>er</sup> août 2005, soit la veille de la récolte. La matière sèche de la biomasse aérienne (pailles et grains) était de  $1775 \text{ g m}^{-2}$ . Celle de la biomasse souterraine a été estimée, au moyen de la méthode de Baret et al. (1992), à  $267 \text{ g m}^{-2}$  (Tourneur, 2006). Le taux de carbone dans la matière sèche aérienne était de 44% à ce moment-là, et nous avons donc une quantité totale de carbone dans la biomasse aérienne de  $781 \text{ gC m}^{-2}$ . Ayant ensuite soustrait de cette quantité les pailles et grains exportés ( $560 \text{ gC m}^{-2}$ ) (Aubinet et al., 2008), nous avons obtenu une quantité de carbone dans les résidus aériens de culture égale à  $221 \text{ gC m}^{-2}$ .

Par manque de mesure du taux de carbone dans la biomasse souterraine à Lonzée, nous avons considéré celui-ci égal à 37% (Bertrand et al., 2006), ce qui nous a amenés à une estimation de  $99 \text{ gC m}^{-2}$  dans cette partie de la culture. Il faut noter que Bertrand et al. (2006) avaient mesuré un taux de carbone de 44,9% dans leurs résidus aériens, ce qui était assez proche de ce qui avait été mesuré à Lonzée sur ce type de partie végétale.

### **Pomme de terre 2006**

Pour la pomme de terre en 2006, nous disposions d'estimations des quantités de résidus aériens (feuilles) et souterrains (racines et stolons). Les résidus aériens s'élevaient ainsi à  $60 \text{ gC m}^{-2}$  et les résidus souterrains à  $10 \text{ gC m}^{-2}$  (Dufranne, 2007).

### **Blé d'hiver 2007**

Pour la culture de blé d'hiver en 2007, des données relatives à la quantité de biomasse aérienne étaient disponibles pour le 31 juillet 2007, soit cinq jours avant la récolte. Cette quantité était de  $1521 \text{ g m}^{-2}$ . Comme en 2005, la méthode de Baret et al. (1992) nous a permis d'estimer une quantité de résidus souterrains de  $241 \text{ g m}^{-2}$ . Le taux de carbone dans les tiges et feuilles ayant été estimé à 41% au moment des prélèvements (D. Dufranne, comm. pers.), la quantité de carbone dans la biomasse aérienne s'élevait à  $623,6 \text{ gC m}^{-2}$ . Les exportations de grains et de pailles se chiffraient à  $450 \text{ gC m}^{-2}$  en 2007 (Aubinet et al., 2008). Dès lors, les résidus aériens contenaient  $173,6 \text{ gC m}^{-2}$ . Considérant le même taux de carbone qu'en 2005 dans la biomasse souterraine, soit 37%, la quantité de carbone contenue dans cette partie de la culture était de  $89 \text{ gC m}^{-2}$ .

## **4.1.3.2. Répartition des résidus racinaires dans le sol**

### **Contexte**

Les résidus racinaires ont dû être répartis selon leur distribution verticale dans le sol (top/sol) et leur diamètre (racines fines/racines grossières). Peu d'informations étaient disponibles dans ces domaines, surtout pour des cultures telles que la betterave et la pomme de terre.

## Distribution verticale

### ➤ Culture de blé

Les valeurs reprises pour la distribution verticale des racines dans le sol se sont basées sur les résultats de Qin et al. (2004) et Van Noordwijk et al. (1994). Les premiers ont travaillé sur deux sites limoneux et sablo-limoneux situés en Suisse et soumis à des techniques de gestion des cultures différentes. Les conditions climatiques (température moyenne et précipitations) en ces deux sites étaient semblables à celles de Lonzée. En revanche, les fractions sableuses des sols de ces deux sites étaient nettement plus élevées (35% et 50% respectivement) que la fraction sableuse de Lonzée, évaluée à 5%. Van Noordwijk et al. (1994), quant à eux, avaient travaillé sur un sol limono-argileux calcaire.

Les deux auteurs ont étudié une zone de sol comprise entre 0 et 100cm de profondeur et ont trouvé que respectivement 65% et 71% des racines de blé d'hiver étaient présentes entre 0 et 30 cm. Nous adopterons une valeur moyenne de 68%. Nous sommes conscients toutefois du fait qu'une différente composition granulométrique comme observée à Lonzée est susceptible d'induire un développement différent des racines dans le sol. Qin et al. (2004) ont d'ailleurs observé des différences de densité de longueur racinaire moyenne (55% de plus sur le site limoneux par rapport au site sablo-limoneux) et de diamètre moyen des racines (0,03mm) entre leurs deux propres sites. La distribution verticale des racines, qui nous intéressait dans ce cas-ci, semblait cependant ne pas dépendre du site.

### ➤ Culture de betterave

En ce qui concerne la betterave, les chiffres de distribution des racines fines de structure observés par Van Noordwijk et al. (1994) pour deux années différentes et sous deux modes de culture distincts étaient plus dispersés ( $\sigma = 9,5\%$ ) que pour le blé et la moyenne était égale à 60,8% de racines fines de structure dans la zone 0-30cm. N'ayant pu trouver d'autre étude de la distribution des racines de betterave dans le sol, nous avons considéré cette valeur pour notre modèle.

### ➤ Culture de pomme de terre

La distribution des racines fines et grossières chez la pomme de terre a fait encore moins l'objet d'investigations que les racines de blé et de betterave. Une étude de Lesczynski et Tanner (1976) rapportée par Burton et al. (1989) suggère que plus de 80% des racines de pomme de terre sont présentes dans la zone comprise entre la surface du sol et 30cm de profondeur. Toutefois, il est important de noter que la culture qu'ils ont étudiée, située sur un sol limono-sableux dans le Wisconsin, avait bénéficié de traitements d'irrigation. Deux modes avaient été envisagés : 25mm d'eau étaient apportés tous les cinq jours pour le premier traitement tandis que 12,5mm étaient apportés tous les trois jours pour le second traitement. Or, la profondeur de pénétration des racines dépend grandement du type de sol et de son état hydrique. Etant donné que nous ne disposons pas d'autre information, nous considérerons cette valeur de 80% de racines dans la zone 0-30cm du sol.

Par ailleurs, nous supposons que les répartitions verticales des racines dans le sol pour chaque type de culture sont identiques pour les racines fines et grossières. Il semble cependant que les racines de plus large diamètre se retrouvent en majorité dans le sol de surface alors que les racines plus fines sont présentes en plus grand nombre en profondeur, du moins chez le blé (Qin et al., 2004). Aucun chiffre n'a toutefois été avancé pour étayer cette affirmation.

## Proportions de racines fines et grossières

### ➤ Culture de blé

Les proportions entre racines fines et grossières devaient également être connues. Pour le blé d'hiver, Qin et al. (2004) donnaient la répartition suivante pour la totalité des racines, récoltées à pleine maturité de la culture :  $\phi < 0,5\text{mm}$ , 32% ;  $0,5\text{mm} < \phi \leq 1\text{mm}$ , 55% ;  $1\text{mm} < \phi \leq 2\text{mm}$ , 12% et  $\phi > 2\text{mm}$ , 1%. A côté de cela, Dittmer (1937) a mené une étude en laboratoire sur du seigle (que nous avons apparenté à du blé), dont les jeunes pousses avaient été plantées dans des récipients remplis de terre à caractère limoneux. Dans ces conditions, et peu avant la floraison (quatre mois après la plantation), ils ont récolté les racines totales d'un des plants cultivés et ont observé que 63% de la totalité des racines composaient le chevelu racinaire ( $12\mu\text{m} \leq \phi \leq 15\mu\text{m}$ , valeurs moyennes pour quatre catégories de racines du chevelu racinaire), et que les 37% restants étaient constitués de racines plus grossières dont les diamètres variaient de 120 à 700 $\mu\text{m}$  (valeurs moyennes) pour quatre catégories de racines différentes. Par ailleurs, Yamaguchi (2002) a mesuré sous microscope les diamètres de racines de différentes espèces cultivées sur un sol de type « Typic Udifluent » (classification USDA – Fluvisol tendant vers un Vertisol dans la classification FAO). La proportion de racines de blé dont le diamètre était supérieur à 20  $\mu\text{m}$  était de 13%.

Devant ces différentes gammes de valeurs, nous avons décidé de nous baser sur les résultats de Dittmer (1937) qui, même s'ils ont porté sur du seigle, montraient une nette distinction entre deux types de racines, le chevelu racinaire ayant la fonction d'aller chercher l'eau et les nutriments. En effet, pour Qin et al. (2004), nous disposions de peu d'informations quand à la description morphologique des racines, et décider d'une valeur limite pour séparer les deux types de racines aurait été nettement arbitraire. Et dans l'étude menée par Yamaguchi (2002), il a considéré une limite à 20 $\mu\text{m}$ , afin de prendre en compte les différences de cette limite entre les espèces, rapportées d'après d'autres études. Cela revenait, dans leur étude, à considérer quasiment toutes les racines observées comme faisant partie du chevelu racinaire. La valeur de 20mm semblait moins rigoureuse ; il aurait probablement fallu disposer d'une distinction entre les deux types de racines appliquée à chaque espèce.

Le pourcentage de racines fines par rapport à la masse totale de racines sera donc de 63% pour le blé dans le modèle. Toutefois, nous vérifierons dans l'analyse de sensibilité si une modification des proportions de racines fines et grossières peut influencer les résultats de manière importante. Nous supposons que la répartition entre racines fines et grossières se fait de la même manière dans les deux horizons de sol.

### ➤ Cultures de betterave et de pomme de terre

Pour la betterave et la pomme de terre, nous ne disposons que de l'étude menée par Yamaguchi (2002). Il a observé des proportions de racines de diamètre supérieur à 20 $\mu\text{m}$  de 52 et 42% pour la pomme de terre et la betterave (pivots exclus) respectivement. Cette information est la seule dont nous disposons et doit être considérée moyennant la discussion du paragraphe précédent, d'après laquelle nous pouvons supposer que la proportion de racines grossières est sous-évaluée.

Les valeurs respectives des paramètres de litière racinaire ( $MBRF_{top}$ ,  $MBRF_{sol}$ ,  $MBRG_{top}$  et  $MBRG_{sol}$ ), calculées sur base des répartitions discutées plus haut, sont reprises au Tableau 5.

Il faut noter que toutes les quantités reprises au Tableau 5 représentent des apports annuels, qui sont considérés comme étant restitués au sol en une fois lors de la récolte, dans un premier temps du moins. Cette chronologie des apports de litière au sol est en effet celle qui nous a paru la plus réaliste. Nous reviendrons ultérieurement sur ces modalités des apports de litière au sol.

#### **4.1.4. Paramètres liés aux équations de CENTURY**

Dans le modèle CENTURY, les paramètres de l'Équation 14 (point 3.2) avaient été déterminés par Parton et al. (1987) à l'issue d'expériences d'incubation de résidus végétaux différents pendant une année. La valeur du coefficient  $a$  est identique pour les trois types de litières (aérienne, racinaire fine et racinaire grossière) auxquelles s'applique cette équation. Le coefficient  $b$ , initialement estimé à 0,018 [-] (Parton et al., 1987), a été adapté (V. Le Dantec, comm. pers.) pour prendre une valeur différente pour la litière racinaire grossière.

Le modèle CENTURY suppose également un effet de la texture du sol sur le taux de décomposition de la matière organique du pool 3 et sur les transferts de certains éléments carbonés entre les pools 3, 7 et 8 (Equation 18 et point 3.3.3). Les valeurs des paramètres de ces deux équations n'ont pas fait l'objet de nouveaux ajustements dans ce travail.

Les fonctions liées aux effets de la température (Équation 8) et de l'humidité (Équation 11) comprennent également de nombreux paramètres dont l'ajustement avait été originellement réalisé sur base d'expérience de décomposition de la cellulose en laboratoire (Parton et al., 1987). Nous avons conservé les valeurs initiales de Parton et al. (1987) pour les deux équations et dans chaque zone de sol, hormis les paramètres  $Tb$  et  $h$  puisque le premier représente la température optimale d'activité des micro-organismes et que celle-ci peut varier avec le type de populations microbiennes (Ratkowsky et al., 1983). Ainsi d'après Pietikäinen et al. (2005),  $Tb$  varie entre 25 et 30 [°C] pour des populations microbiennes situées dans des sols agricoles tempérés. Pour nous situer à l'intérieur de leur plage de variation, nous avons arbitrairement décidé que  $Tb$  vaudrait 28 [°C] dans notre travail. Par ailleurs, nous avons fixé la valeur du paramètre  $h$  à 3,7 [-] de sorte que l'on puisse obtenir un  $Q_{10}$  de 2 entre des températures de sol de 10 et 20 [°C]. Dans la littérature, un  $Q_{10}$  de 2 est en effet généralement admis, même si de nombreuses études rapportent des valeurs plus faibles ou plus élevés ; Suleau et al. (2008) ont ainsi déterminé un  $Q_{10}$  de 1,65 pour le site de Loncée. Nous reviendrons ultérieurement (point 4.3.2) en détails sur les relations existant entre  $Tb$  et  $h$ .

#### **4.1.5. Paramètres liés à la biochimie des litières**

##### **4.1.5.1. Contexte**

Les paramètres liés à la biochimie des litières aériennes et souterraines ont fait l'objet d'une recherche bibliographique ciblée sur le blé, la pomme de terre et la betterave. Les valeurs recherchées concernaient les teneurs en azote, lignine, cellulose et hémicellulose des résidus de cultures au moment de la récolte, c'est-à-dire au stade initial des processus de décomposition. Une plus grande quantité d'informations a pu être trouvée pour le blé, et de manière générale pour les résidus aériens de culture. Par souci de concision dans le texte qui suit, toutes les valeurs exprimées en pourcentages doivent être lues en % de matière sèche (%MS).

Des analyses de teneurs en lignine, hémicellulose et cellulose des résidus à la récolte n'étaient pas disponibles pour Lonzée. Une recherche bibliographique a permis de recenser différentes valeurs de ces paramètres.

Le Tableau 7 reprend les différentes valeurs recensées dans la littérature pour les paramètres biochimiques de chaque culture, les valeurs introduites dans le modèle étant données au Tableau 6.

#### **4.1.5.2. Taux d'azote dans les résidus aériens (*N<sub>lit</sub>*)**

A Lonzée, la teneur en azote de tiges de blé (en 2005 et 2007), de feuilles et tiges de pomme de terre (en 2006) et betterave (en 2004) a été déterminée à la récolte par la méthode de Dumas. Il faut noter que cette dernière donne souvent des résultats légèrement plus élevés que la méthode Kjeldahl (Buckee, 1994), utilisée dans les autres études mentionnées par après. Il faut cependant remarquer que les mesures réalisées à Lonzée sont systématiquement inférieures aux autres valeurs recensées dans la littérature.

Bertrand et al. (2006) ont étudié en laboratoire la décomposition de différentes parties de résidus de blé (feuilles, entre-nœuds et racines) en relation avec leur composition biochimique. Le matériel végétal avait été récolté à la maturité physiologique du blé. Etant donné que notre modèle considère la teneur en azote de la litière aérienne totale, nous avons calculé la moyenne des valeurs données par Bertrand et al. (2006) pour les résidus de feuilles et d'entre-nœuds. C'est cette valeur qui est reprise au Tableau 7 pour leur étude. A côté d'autres matériaux végétaux, Henriksen et Breland (1999) ont analysé, à la récolte, la composition biochimique de paille de blé et d'orge, et de fanes de pomme de terre. Les résidus avaient été préalablement séchés à 60°C. Nous avons considéré que l'orge et le blé étaient des végétaux aux caractéristiques biochimiques très proches.

Par ailleurs, Bending et al. (1998) ont étudié la décomposition de résidus végétaux provenant de cultures diverses (choux de Bruxelles, ray-grass, betterave sucrière, haricot et pomme de terre) et procédé à des analyses biochimiques sur des feuilles et pétioles matures. Les éléments ont été séchés à 100°C puis pillés avant d'être analysés. Les mêmes méthodes ont été utilisées en 1999 et 2002.

Rahn et Lillywhite (2001) ont également réalisé des analyses biochimiques sur des éléments végétaux récoltés à maturité, qui étaient constitués des parties non commercialisables des plantes, à l'exception des racines. Parmi les treize variétés cultivées qu'ils ont investiguées figuraient des résidus aériens de betterave sucrière et de la paille de blé d'hiver. Comme Bending et al. (1998 ; 1999 et 2002), ils avaient séché à 100°C puis pillé les résidus avant de les analyser.

Vamerali et al. (2003) ont fait sécher des résidus de betterave à 65°C pendant trois jours avant d'en déterminer la teneur en azote par la méthode Kjeldahl. Les deux valeurs reprises au Tableau 7 proviennent de deux années de culture consécutives, sans apports extérieurs d'azote.

**Tableau 7 – Récapitulatif des différentes valeurs recensées au travers de la recherche bibliographique sur les paramètres biochimiques des cultures.**

Paramètres	Signification	Valeurs			Unités
		Blé	Pomme de terre	Betterave	
Nlit	Teneur en azote des résidus aériens	0,25 ; 0,4 (Données Lonzée) 0,4 (Bending et al., 1998 – Paille de blé) 0,5 (Bending et al., 2002 – Paille de blé) 0,39 (Bertrand et al., 2006) 0,8 (Henriksen et Breland, 1999 – Paille de blé) 0,59 (Henriksen et Breland, 1999 – Paille d’orge) 0,7 (Rahn et Lillywhite, 2001)	2,16 (Données Lonzée) 4,9 (Bending et al., 1998) 4,1 (Bending et al., 1999) 2,6 (Henriksen et Breland, 1999)	1,41 (Données Lonzée) 4,3 (Bending et al., 1998) 2,3 (Bending et al., 2002) 2 (Rahn et Lillywhite, 2001) 2,09; 1,69 (Vamerali et al., 2003)	% de MS
Lignlit	Teneur en lignine des résidus aériens	13,1 (Bending et al., 1998 – Paille de blé) 14 (Bending et al., 2002 – Paille de blé) 9,2 (Bertrand et al., 2006) 9,1 (Coppens et al., 2007 – Paille de blé) 6,3 (Henriksen et Breland, 1999) 6,1 (Henriksen et Breland, 1999 – Orge) 8 (Singh et al., 1996)	8,4 (Bending et al., 1998) 6,5 (Henriksen et Breland, 1999)	4,2 (Bending et al., 1998) 3 (Bending et al., 2002) 1,6 (Singh et al., 1996)	% de MS
Nroot	Teneur en azote des résidus racinaires	0,52 (Bertrand et al., 2006) 0,44; 0,39 (Van Noordwijk et al., 1994)	1,5 (Données Lonzée – Tubercules)	0,3-0,6 (Données Lonzée – Pivots) 0,86; 0,65 (Vamerali et al., 2003 – Pivots) 1,92; 1,94 (Van Noordwijk et al., 1994)	% de MS
Lignroot	Teneur en lignine des résidus racinaires	17,3 (Bertrand et al., 2006) 16 ; 17 (Van Der Crift et al., 2001 – Fétuque)	3,5 (Serena et Bach Knudsen, 2007 – Pulpe)	3,7 (Serena et Bach Knudsen, 2007 – Pulpe)	% de MS
Lignll	Lignine/C struct. des résidus aériens	0,082 (Bertrand et al., 2006) 0,112 (Coppens et al., 2007) 0,079 (Henriksen et Breland, 1999)	0,15 (Henriksen et Breland, 1999)	0,075 (Singh et al., 1996)	-
Lignrl	Lignine/C struct. des racines	0,197 (Bertrand et al., 2006)	0,147 (Serena et Bach Knudsen, 2007 – Pulpe)	0,154 (Serena et Bach Knudsen, 2007 – Pulpe)	-

Finalement, devant les grandes différences de valeurs observées pour chaque culture, nous avons décidé d'attribuer au paramètre *Nlit* la valeur moyenne des taux recensés pour chacune d'entre elles. Nous avons supposé que les différences observées étaient dues aux différentes pratiques culturales et aux caractéristiques des sols utilisés. Les divergences entre les résultats obtenus à Lonzée et ceux des autres études résultent probablement de la différence des méthodes utilisées. En conséquence, les valeurs du paramètre *Nlit* seront de 0,50% ( $\pm 52,4\%$ ); 3,65% ( $\pm 38,8\%$ ) et 2,36% ( $\pm 50,6\%$ ) pour le blé d'hiver, la pomme de terre et la betterave respectivement.

#### **4.1.5.3. Taux d'azote dans les résidus racinaires (*Nroot*)**

Les taux d'azote dans les résidus racinaires de blé d'hiver n'ont pas été déterminés à Lonzée. Pour la pomme de terre, nous ne disposons que de mesures réalisées sur les tubercules lors de la récolte. De même, pour la betterave, c'est le pivot racinaire, exporté à la récolte, qui a fait l'objet de mesures. Ces deux types de mesures n'ayant pas été réalisées sur des racines de structure, leurs valeurs ne sont pas tout à fait appropriées dans notre cas.

Les deux valeurs obtenues par Van Noordwijk et al. (1994) pour le blé sont les résultats d'analyses pratiquées à la récolte sur deux cultures distinctes gérées par des méthodes conventionnelle et intégrée (labour réduit, augmentation des apports de matière organique au champ), la valeur la plus faible étant à attribuer à ce dernier mode de culture.

Pour la betterave, Van Noordwijk et al. (1994) ont, comme pour le blé, déterminé des taux d'azote dans les racines fines de structure de betteraves cultivées selon des méthodes conventionnelle et intégrée, la valeur la plus faible étant cette fois à attribuer au mode conventionnel. Il faut préciser toutefois que ces analyses ont été réalisées environ un mois avant la récolte et que les taux d'azote à la récolte devraient être légèrement inférieurs.

Vamerali et al. (2003) ont utilisé la même méthode que pour les parties aériennes de betterave pour déterminer la teneur en azote dans les racines, toujours pour deux années consécutives et sans fertilisation azotée.

Pour le blé, nous allons finalement considérer l'ensemble des valeurs du Tableau 7 et en calculer la moyenne. Pour la betterave, nous ne retiendrons que celles de Van Noordwijk et al. (1994) car elles seules s'appliquent aux racines structurales de betterave à la récolte, c'est-à-dire aux parties de la plante qui se décomposent effectivement et ne sont pas exportées. Pour la pomme de terre, par manque d'autres informations, nous adopterons la seule valeur dont nous disposons, et ce, malgré la remarque que nous avons formulée plus haut. La valeur du paramètre *Nroot* sera donc de 0,45% ( $\pm 14,3\%$ ); 1,5% et 1,93% ( $\pm 0,5\%$ ) pour le blé, la pomme de terre et la betterave respectivement.

#### **4.1.5.4. Taux de lignine dans les résidus aériens (*Lignlit*)**

Bertrand et al. (2006) ont analysé les feuilles et entre-nœuds de paille de blé selon deux méthodes différentes, la méthode de Van Soest (extraction avec des détergents acides, Goering et Van Soest, 1970) et la méthode Klason. Les résultats étaient légèrement plus élevés selon cette dernière méthode. Jung et al. (1999) font d'ailleurs état de valeurs généralement deux à cinq fois plus élevées pour la lignine Klason que pour la lignine Van Soest.

Nous avons considéré les résultats obtenus par la méthode Van Soest pour deux raisons. La première est que cette méthode est la plus utilisée dans le domaine agronomique, ce qui permet une meilleure comparaison des résultats obtenus par la majorité des études recensées dans ce travail. Ensuite, la méthode de Klason est plutôt indiquée dans les analyses de matériaux comme le bois, les analyses sur les fourrages pouvant subir des contaminations avec des protéines (Jung et al., 1999). Par ailleurs, il est aussi possible que la méthode de Van Soest sous-estime les taux de lignine, suite à des pertes de lignine acido-soluble avec le détergent acide lui-même. Vu la grande diversité des molécules de lignine, il est de toute façon difficile de recommander une méthode unique pour en déterminer la teneur dans les composés (Jung et al., 1999).

Henriksen et Breland (1999) ont mesuré un taux de lignine dans du blé, de la paille d'orge et des fanes de pomme de terre, selon la méthode d'extraction de Van Soest.

Le taux de lignine rapporté par Coppens et al. (2007) a été déterminé sur de la paille de blé lors d'une thèse de doctorat réalisée par K. Oorts en 2006. La méthode utilisée n'a pas été précisée par Coppens et al. (2007).

Les valeurs obtenues par Bending et al. (1998) et Bending et al. (2002) l'ont été en suivant la même préparation des résidus que celle expliquée aux deux points précédents. Ensuite, la méthode de Van Soest a été appliquée pour déterminer la teneur en lignine.

Singh et al. (1996), dans une étude relative à la fermentation dans les ensilages, ont effectué des analyses sur des feuilles de betterave et de la paille de blé. A nouveau, la méthode de Van Soest a été appliquée. Ils n'ont toutefois pas précisé à quel stade de culture les matériaux végétaux avaient été prélevés. Nous avons supposé qu'ils l'avaient été à la récolte.

Les valeurs moyennes de teneur en lignine des résidus aériens que nous utiliserons seront de 9,4% ( $\pm$  39,3%); 7,45% ( $\pm$  12,8%) et 2,93% ( $\pm$  44,8%) pour le blé, la pomme de terre et la betterave respectivement.

#### **4.1.5.5. Taux de lignine dans les résidus racinaires (*Lignroot*)**

Les résultats de Bertrand et al. (2006), obtenus par les méthodes de Klason et Van Soest ont donné des résultats très proches, 17,3% et 17,8% respectivement. Ainsi, contrairement à ce qui avait été dit au point précédent, le taux de lignine mesuré était plus élevé selon cette dernière méthode.

Les taux de lignine mesurés par Van der Crift et al. (2001) ont été obtenus par la méthode de Klason pour des racines de fétuque (*Festuca ovina* et *Festuca rubina*), et, malgré que ce ne soit pas la même espèce végétale, donnent des résultats très proches de ceux obtenus par Bertrand et al. (2006).

Aucune étude n'a pu être trouvée à propos d'analyses de teneurs en composés pariétaux de racines structurales de betterave et de pomme de terre. Seules des études relatives à la composition de co-produits de l'industrie agricole (Serena et Bach Knudsen, 2007) fournissent des résultats d'analyses menées sur de la pulpe de betterave et de pomme de terre. Il est toutefois évident que les caractéristiques de ces co-produits industriels, bien que se référant aux espèces souhaitées, ne sont pas identiques à celles des racines structurales nécessaires pour paramétrer le modèle. Pour cette raison, il faut garder à l'esprit que ces valeurs ne conviennent pas très bien à notre cas. Les taux de lignine (déterminés par la

méthode de Klason) dans la pulpe de pomme de terre et de betterave étaient de 3,5% et 3,7% respectivement.

Ne disposant toutefois pas d'autres informations, nous adopterons ces deux valeurs de 3,5% et 3,7% pour la pomme de terre et la betterave respectivement. La moyenne des taux de lignine Klason dans les résidus racinaires de blé sera quant à elle estimée à 16,77% ( $\pm 3,9\%$ ). Nous émettons toutefois des réserves pour cette dernière valeur, puisqu'elle ne résulte pas d'investigations menées selon la même méthode que pour le taux de lignine dans les résidus aériens. Cependant, considérant que l'objectif premier de ce travail est de comprendre le fonctionnement du modèle et non de réaliser des simulations les plus réalistes possibles, nous pouvons admettre cette valeur.

#### 4.1.5.6. Contenu en lignine par rapport au contenu en carbone structural total dans les résidus aériens (*Lignll*)

Le calcul du rapport  $\frac{\text{lignine}}{\text{Carbone structural total}}$  pour les résidus aériens (*Lignll*) et racinaires (*Lignrl*) a été effectué de la manière suivante :

$$Lign_{xl} = \frac{\%lignine_x}{\%lignine_x + \%cellulose_x + \%hémicellulose_x} \quad \text{Équation 24}$$

Où :

- *x* représente les résidus aériens ou racinaires
- *%lignine* est le taux de lignine dans les résidus *x* [%MS]
- *%cellulose* est le taux de cellulose dans les résidus *x* [%MS]
- *%hémicellulose* est le taux d'hémicellulose dans les résidus *x* [%MS]

Les taux de lignine, cellulose et hémicellulose (Tableau 8) mesurés par Bertrand et al. (2006), Coppens et al. (2007), Henriksen et Breland (1999) et Singh et al. (1996) sont le résultat de l'application de la méthode d'extraction de Van Soest.

**Tableau 8 – Taux de lignine, cellulose et hémicellulose dans les résidus aériens des cultures, déterminés par la méthode Van Soest. Les valeurs sont exprimées en % de MS.**

Référence	Lignine	Cellulose	Hémicellulose
Bertrand et al., 2006 (Blé)	9,2	42,3	30,5
Coppens et al., 2007 (Blé)	9,1	51,7	34
Henriksen et Breland, 1999 (Blé)	6,3	41,2	32,4
Henriksen et Breland, 1999 (Pomme de terre)	6,5	27,5	10,4
Singh et al., 1996 (Betterave)	1,6	10,6	9,2

Le paramètre *lignll* prendra les valeurs 0,096 ( $\pm 17,3\%$ ) ; 0,146 et 0,075 pour le blé, la pomme de terre et la betterave respectivement. Nous ne disposons que d'une seule valeur pour la pomme de terre et la betterave respectivement, elles sont donc à prendre avec précaution.

#### 4.1.5.7. Contenu en lignine par rapport au contenu en carbone structural total dans les résidus racinaires (*Lignrl*)

Le paramètre *Lignrl* a été calculé de manière similaire au paramètre précédent (Equation 24). Les taux de lignine, cellulose et hémicellulose mesurés par Bertrand et al. (2006) sur des racines de blé ont été obtenus par la méthode de Van Soest (Tableau 9). La valeur de *Lignrl* calculée avec ces taux est la seule dont nous disposons pour la culture de blé et elle sera adoptée par la suite.

Pour la pomme de terre et la betterave, vu le manque d'informations déjà mentionné, nous avons dû considérer les valeurs provenant d'une analyse effectuée sur de la pulpe de tubercules de pomme de terre et sur de la pulpe de betterave (Serena et Bach Knudsen, 2007). Par ailleurs, les taux d'hémicellulose n'ont pas été déterminés par Serena et Bach Knudsen (2007), le calcul s'est donc uniquement basé sur les taux de lignine (méthode de Klason) et de cellulose (extraction par des acides) (Tableau 9).

**Tableau 9 - Taux de lignine, cellulose et hémicellulose dans les résidus racinaires des cultures, déterminés par la méthode d'extraction par des acides (sauf les valeurs marquées par \*). Les valeurs sont exprimées en % de MS.**

Référence	Lignine	Cellulose	Hémicellulose
Bertrand et al., 2006 (Blé)	17,8	35,8	36,8
Serena et Bach Knudsen, 2007 (Pomme de terre)	3,5*	20,2	-
Serena et Bach Knudsen, 2007 (Betterave)	3,7*	20,3	-

*Lignrl* prendra les valeurs de 0,197 ; 0,147 et 0,154 pour le blé, la pomme de terre et la betterave respectivement, sans que nous ayons une idée de la plage de variation de ce paramètre pour quelque culture que ce soit. De plus, nous insistons sur le fait que les valeurs proposées pour la pomme de terre et la betterave figurent ici par défaut d'informations plus appropriées.

#### 4.1.6. Conclusion

A l'issue de cette partie, les différents paramètres du modèle possèdent à présent des valeurs plausibles pour démarrer l'initialisation du modèle et une analyse de sensibilité (Tableau 4, Tableau 5 et Tableau 6).

A la vue des valeurs reprises au Tableau 7, des différences existent bel et bien entre les cultures sur le plan biochimique. Toutefois, la faible quantité d'informations récoltées pour certains paramètres en particulier (*Nroot*, *Lignroot*, *Lignll*, *Lignrl*) ne nous permet pas de comparer, entre les différentes cultures et de manière précise, les valeurs de chacun des paramètres. Pour pallier à cela, une recherche bibliographique plus poussée serait nécessaire ou encore, des analyses spécifiques sur les différents matériaux végétaux pourraient être menées. Une connaissance plus précise de ces paramètres serait de toute façon nécessaire pour produire des résultats réalistes lors de simulations de la respiration hétérotrophe.

Devant la plus faible quantité d'informations trouvées pour la betterave et la pomme de terre, les phases d'Initialisation du modèle et d'Analyse de sensibilité qui suivent seront menées en considérant les paramètres biochimiques propres à la culture de blé.

## 4.2. Initialisation des réservoirs de carbone

### 4.2.1. Introduction

L'objectif principal de cette partie du travail est d'obtenir des contenus en carbone stables dans tous les réservoirs du modèle. Cet aspect est primordial car cela nous permettra par la suite d'attester des effets des différents paramètres sur la réponse du modèle, sans que des effets inhérents à la dynamique interne du modèle n'interfèrent. Il faut toutefois être conscient que ces états stables ne sont pas nécessairement réalistes. Goidts et van Wesemael (2007) affirment en effet que les sols sont soumis à d'importantes perturbations suites aux modifications de leurs modes de gestion, ou encore aux variations climatiques, ce qui les empêche d'atteindre un état d'équilibre.

La phase d'initialisation doit aussi nous permettre d'affirmer que le modèle est indépendant des conditions initiales. En effet, l'état d'équilibre, pour des conditions de sol et de culture données, ne doit pas dépendre des contenus initiaux en carbone dans les pools.

### 4.2.2. Méthodes

La procédure d'initialisation a été réalisée en faisant tourner le modèle de manière à ce qu'il répète autant de fois que nécessaire le cycle de quatre années successives de données météorologiques journalières (point 3.2). La durée de la phase d'initialisation est déterminée par l'adoption d'un critère qui, une fois rempli, permettra au modèle de s'arrêter et de livrer les valeurs des contenus en carbone dans les différents réservoirs alors à l'équilibre.

Le critère retenu consiste à minimiser la différence quadratique moyenne (Root Mean Square Difference – RMSD) calculée entre les valeurs correspondantes de chaque pas de temps pour deux cycles successifs  $k-1$  et  $k$ . Les pools de carbone sont alors considérés stables lorsque :

$$RMSD \leq a \cdot \text{mean}(C_x^k)$$
$$\sqrt{\frac{\sum_i^n (C_{x_i}^k - C_{x_i}^{k-1})^2}{n}} \leq a \cdot \text{mean}(C_x^k)$$

Équation 25

Dans cette équation :

- $a$  est une valeur décidée arbitrairement qui fixe le seuil du critère.
- $\text{mean}(C_x^k)$  est la valeur moyenne du pool  $C_x$  durant le cycle  $k$ .
- $n$  est le nombre de différences calculées,
- $C_{x_i}^k$  est le contenu en carbone du pool  $C_x$  au jour  $i$  du cycle  $k$ ,
- $C_{x_i}^{k-1}$  est le contenu en carbone du pool  $C_x$  au jour  $i$  du cycle  $k-1$ .

La valeur de  $a$  a été fixée à 0,15%. Cette valeur peut paraître très restrictive mais en réalité, cela revient à admettre au maximum une différence de contenu en carbone de 0,1 gC/m<sup>2</sup> entre deux cycles successifs pour le pool le plus lent à se stabiliser (voir ultérieurement). La procédure d'initialisation a également été programmée de sorte que le modèle précise l'ordre de stabilisation des différents pools.

Deux séries de valeurs initiales des pools de carbone ont été utilisées dans la phase d'initialisation. Le premier set de valeurs se base sur des mesures de contenu en carbone organique du sol de Lonzée (G. Colinet, comm. pers.), dont la répartition entre les différents réservoirs du modèle s'est faite selon une méthode proposée dans le modèle DayCent (Parton et al., 1998). Ce premier ensemble de valeurs initiales sera appelé « Lonzée ». Il faut signaler que pour réaliser leur simulation au moyen de CENTURY, Kelly et al. (1997) avaient réparti le carbone au sein des pools de manière arbitraire avant de procéder à l'initialisation du modèle. « Toulouse » est le nom affecté à la deuxième série de valeurs initiales car ces valeurs nous ont été fournies par le Centre d'Etudes Spatiales de la Biosphère (CESBIO) de Toulouse (V. Le Dantec, comm. pers.). Les deux séries de valeurs initiales sont reprises au Tableau 10.

**Tableau 10 – Valeurs initiales des pools de carbone pour les deux séries.**

Pools	« Lonzée » (gC/m <sup>2</sup> )	« Toulouse » (gC/m <sup>2</sup> )
C1	279,77	422
C2top	322,51	403
C2sol	290,86	214
C3top	129	200*
C3sol	18,27	100*
C4	516	44
C5	644,73	35
C6top	139,74	28
C6sol	171,39	13
C7top	1720	2500*
C7sol	267,96	1000*
C8top	86	1200*
C8sol	322,77	500*
CTOT	4909	6659

Remarque: les valeurs marquées par un astérisque (\*) étaient originellement fixées à 290, 197, 3568, 2725, 1042 et 4536 pour les réservoirs *3top*, *3sol*, *7top*, *7sol*, *8top* et *8sol* respectivement. Cependant, les tentatives de stabilisation des pools avec ces valeurs-là se sont révélées infructueuses, le modèle ne parvenant pas à se stabiliser endéans des limites raisonnables (plus de 850 cycles étaient nécessaires). Nous avons donc adapté ces valeurs afin de permettre au modèle de satisfaire aux critères de stabilisation fixés dans des limites raisonnables. Ceci dit, ce nouveau set de valeurs « Toulouse » reste composé de valeurs totalement différentes de celles de la série « Lonzée », et une comparaison des résultats obtenus au départ des deux séries a bien été possible.

Nous avons de plus établi deux autres sets de valeurs initiales dérivés de la série « Lonzée », dans le but de vérifier l'indépendance de la stabilisation du modèle vis-à-vis des conditions initiales plus particulièrement par rapport à cette série de valeurs initiales. Ces deux séries supplémentaires se nomment « 0,8\*Lonzée » et « 1,2\*Lonzée », leurs valeurs étant fixées à 80% et 120% des valeurs de la série « Lonzée » respectivement.

Comme nous l'avons déjà mentionné, l'initialisation du contenu en carbone dans les réservoirs a été réalisée en considérant les paramètres biochimiques du blé.

### 4.2.3. Résultats et discussion

#### 4.2.3.1. Valeurs stables et robustesse du modèle par rapport aux conditions initiales

Les valeurs stables obtenues à l'issue de la phase d'initialisation sont consignées au Tableau 11, pour chacune des quatre séries de valeurs initiales.

**Tableau 11 – Contenus en carbone des pools stabilisés au jour 1 du dernier cycle de la phase de stabilisation. Comparaison des valeurs obtenues pour les différentes valeurs initiales considérées. Les valeurs contenues sous l'intitulé « Nombre de cycles » correspondent aux nombres de cycles nécessaires à la stabilisation de tous les pools lors de chaque simulation.**

Réservoirs	« Lonzée » (gC/m <sup>2</sup> )	« 0,8*Lonzée » (gC/m <sup>2</sup> )	« 1,2*Lonzée » (gC/m <sup>2</sup> )	« Toulouse » (gC/m <sup>2</sup> )
Pool 1	61,333	61,333	61,333	61,333
Pool 2top	36,676	36,676	36,676	36,676
Pool 2sol	15,386	15,386	15,386	15,386
Pool 3top	68,629	68,626	68,630	68,642
Pool 3sol	21,764	21,764	21,764	21,764
Pool 4	29,730	29,730	29,730	29,730
Pool 5	2,3908	2,3908	2,3908	2,3908
Pool 6top	0,2913	0,2913	0,2913	0,2913
Pool 6sol	0,0662	0,0662	0,0662	0,0662
Pool 7top	1141,6	1141,6	1141,6	1141,7
Pool 7sol	212,11	212,11	212,11	212,11
Pool 8top	394,89	392,80	396,01	404,69
Pool 8sol	120,43	120,42	120,43	120,43
Carbone total (CTOT)	2105,3	2103,2	2106,4	2115,2
<b>Nombre de cycles</b>	<b>549</b>	<b>504</b>	<b>582</b>	<b>625</b>

La comparaison de ces résultats montre que le modèle est tout à fait robuste par rapport aux valeurs initiales en ce qui concerne les pools *1*, *2top*, *2sol*, *3sol*, *4*, *5*, *6top*, *6sol* et *7sol* (valeurs identiques pour chaque pool au cours des quatre simulations). Le modèle se stabilise à des valeurs très légèrement différentes pour les réservoirs *3top*, *7top* et *8sol* (0,1‰ pour le pool *3top* et 0,04‰ pour les pools *7top* et *8sol*). Le pool *8top* affiche quant à lui des variations de 0,4% pour les simulations de type « Lonzée » et de 1,5% entre les séries « Lonzée » et « Toulouse ». En effet, notre critère de stabilisation est bel et bien rempli pour ce pool, mais sa vraie valeur d'équilibre se situe probablement entre les valeurs minimum et maximum observées. Cette valeur maximum de 1,5% est néanmoins très faible et nous pouvons raisonnablement admettre que la stabilisation du modèle est indépendante des conditions initiales.

### 4.2.3.2. Ordre de stabilisation des pools

L'ordre de stabilisation des différents réservoirs ainsi que le nombre de cycles nécessaires à leurs stabilisations respectives sont repris au Tableau 12.

**Tableau 12 – Récapitulatif de l'ordre de stabilisation des différents réservoirs de carbone pour la simulation « Lonzée ».**

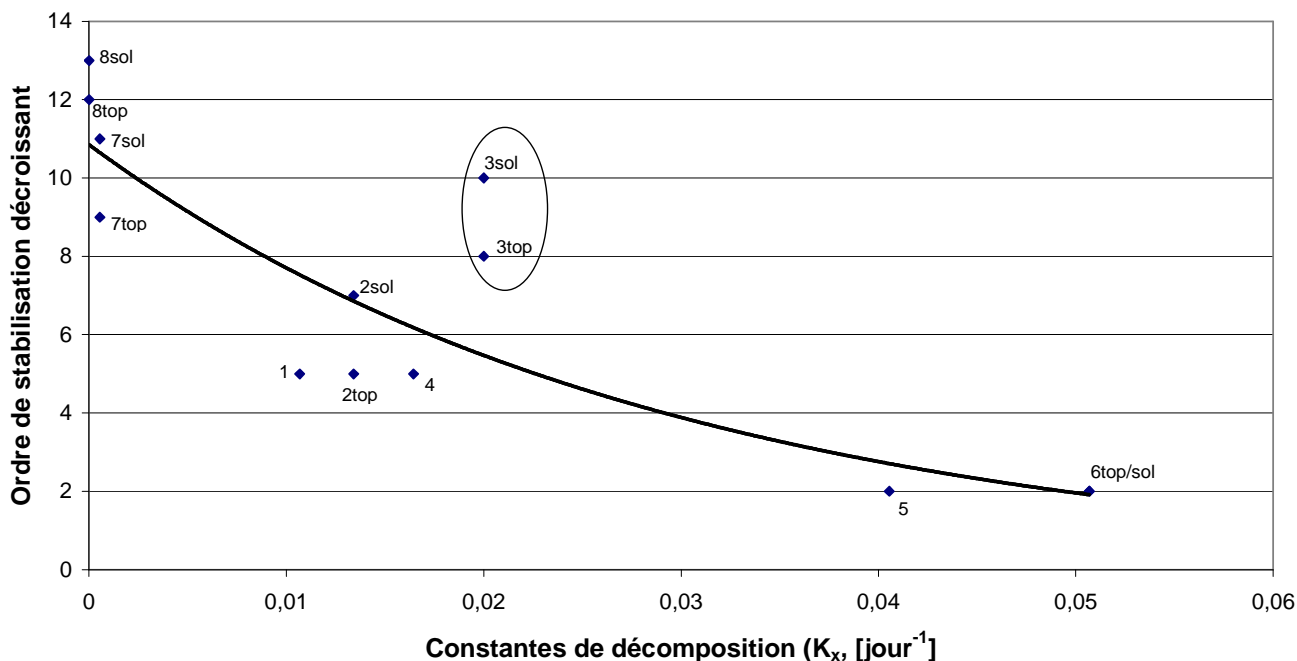
Ordre de stabilisation	Pools	Nombre de cycles nécessaires à la stabilisation
2	5	3
	6top	3
	6sol	3
5	1	4
	4	4
	2top	4
7	2sol	5
8	3top	31
9	7top	33
10	3sol	34
11	7sol	36
12	8top	469
13	8sol	549

Le nombre de cycles nécessaires à la stabilisation est indicatif, puisqu'il dépend des valeurs initiales imposées au modèle. En revanche, l'ordre de stabilisation des réservoirs ne dépend pas des conditions initiales, et est lié essentiellement à leurs constantes de décomposition  $K_x$  (Figure 7 et Tableau 13).

**Tableau 13 – Valeurs des constantes de décomposition des différents pools, classées par ordre décroissant.**

Réservoirs	$K_x [j^{-1}]$
Pool 6	0,05068
Pool 5	0,04055
Pool 3	0,02000
Pool 4	0,01644
Pool 2	0,01342
Pool 1	0,01068
Pool 7	0,00055
Pool 8	0,00001

## Relation entre l'ordre de stabilisation des pools et leurs constantes de décomposition



**Figure 7 – Mise en évidence du lien qui existe entre l'ordre de stabilisation des pools et leurs constantes de décomposition respectives.**

Cette figure montre que la stabilisation des réservoirs est plus rapide pour ceux qui possèdent les constantes de décomposition les plus élevées. La relation qui existe entre l'ordre de stabilisation et les constantes de décomposition est de type exponentiel. Toutefois, si nous admettons cette relation, les pools *3top* et *3sol*, dont la constante de décomposition est plus élevée que les pools *1*, *2* et *4*, devraient se stabiliser plus tôt que ces derniers. Or, nous avons montré (Tableau 12 et Figure 7) que ce n'était pas le cas. L'explication la plus probable réside dans le fait que les pools *3top/sol* sont en relation avec les réservoirs *7top/sol* et *8top/sol*, et que cela retarde la stabilisation effective des premiers. D'ailleurs, lorsque les pools *3top* et *3sol* ne sont pas pris en compte pour déterminer une courbe de régression, le coefficient de détermination ( $R^2$ ) augmente, passant de 82,6 à 92,5%.

Les réservoirs peuvent être regroupés en deux groupes caractérisés par des dynamiques de stabilisation relativement similaires:

- Groupe I : pools *5*, *6top*, *6sol*, *1*, *4*, *2sol* et *2top*
- Groupe II : pools *3top*, *3sol*, *7top*, *7sol*, *8sol* et *8top*.

Les réservoirs du groupe I sont uniquement sous l'influence des apports de litière aérienne ou souterraine, et possèdent des constantes de décomposition élevées. Ils gagnent ou perdent de la matière carbonée mais il n'existe aucune relation complexe de type feedback entre eux. Ce sont d'ailleurs essentiellement eux qui présentent des valeurs totalement stabilisées dans les différentes simulations (Tableau 11). En revanche, les pools du groupe II affichent des constantes de décomposition plus faibles (hormis le pool *3*, voir plus haut), échangent du carbone entre eux et sont également influencés par les pools du groupe I.

### 4.2.3.3. Stabilisation des taux de respiration

Le taux de respiration hétérotrophe total moyen (*RTOT*) se stabilise très tôt, en comparaison avec la stabilisation complète des réservoirs de carbone (Figure 8). Après une nette diminution jusqu'à 3 cycles de simulation (correspondant à la stabilisation des pools 5 et 6), *RTOT* diminue plus faiblement jusqu'à 60 cycles, pour ensuite augmenter très légèrement et se stabiliser à 549 cycles. Après 20 et 60 cycles, *RTOT* diffère respectivement de 0,25 et 0,03% par rapport à la valeur obtenue à stabilisation. Cette valeur stable vaut  $0,876 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ .

Evolution du taux de respiration au cours de la phase de stabilisation

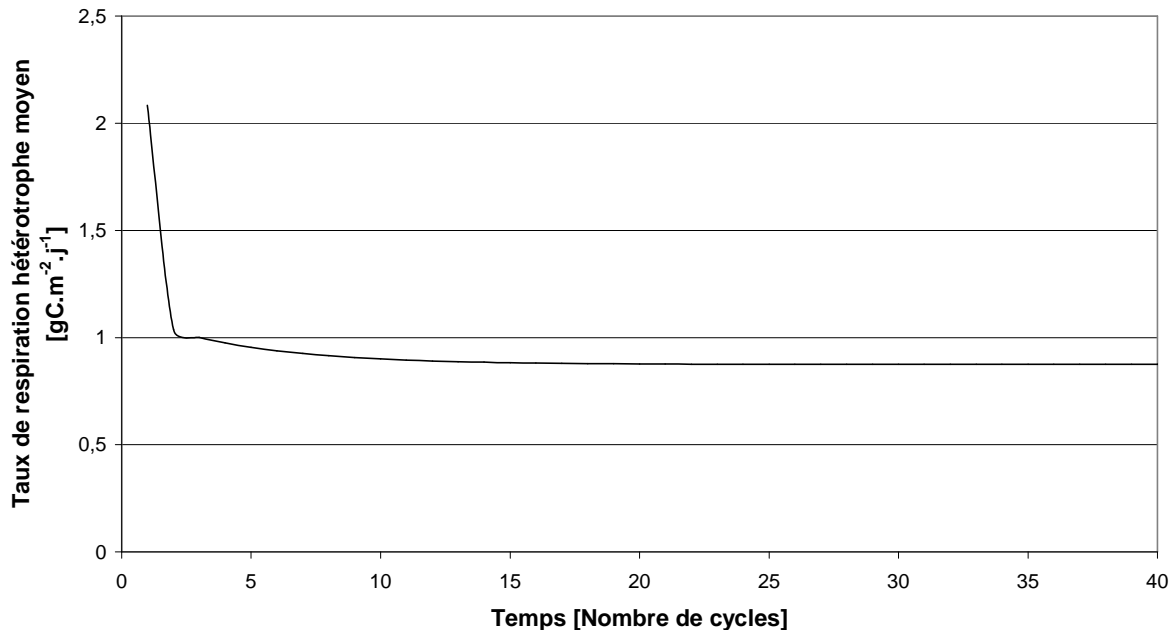


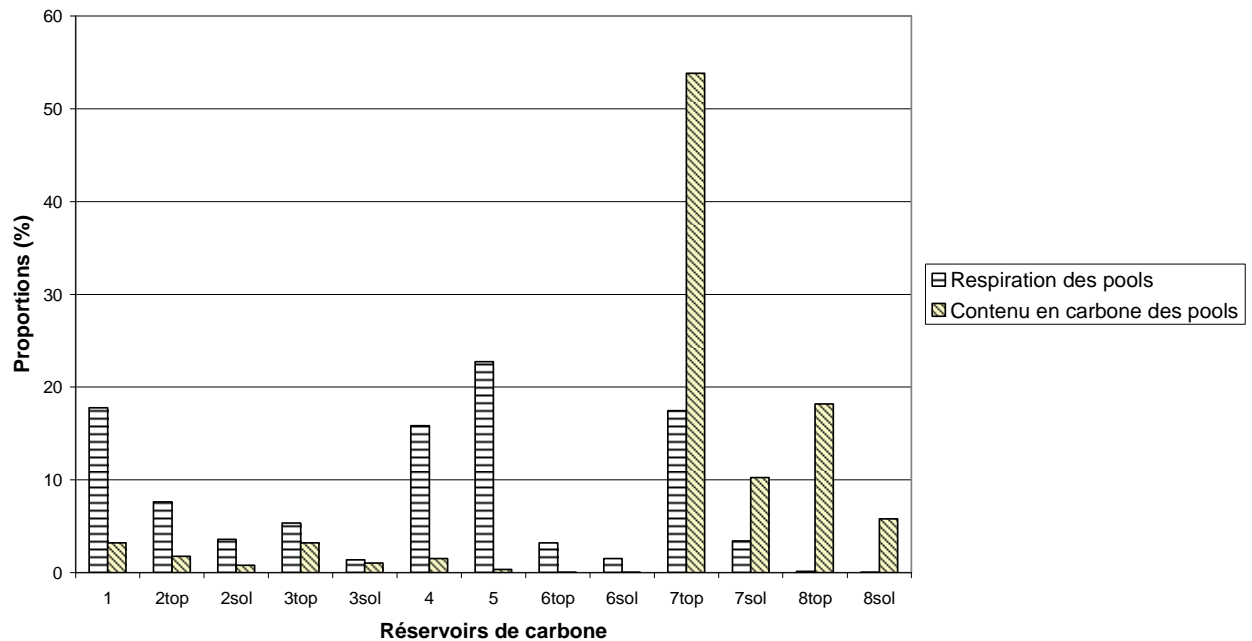
Figure 8 – Evolution de la respiration totale moyenne au cours des cycles de la phase d'initialisation.

### 4.2.3.4. Contribution des pools au contenu en carbone total du sol et à la respiration totale

La Figure 9 montre les proportions respectives des quantités de carbone de chaque pool, après stabilisation, par rapport au contenu en carbone total du sol, ainsi que celles des taux de respiration associés à chacun d'entre eux, par rapport à la respiration totale.

La contribution peu importante des pools passifs ( $\delta_{top}$  et  $\delta_{sol}$  dans notre cas) à la respiration totale est aussi mise en évidence par Ryan et Law (2005). On peut aussi observer que la contribution du carbone situé en profondeur (zone « sol ») à la respiration est plus faible que dans la zone supérieure du sol (zone « top »). Cela peut être dû, comme on peut l'observer à la Figure 9, à de plus faibles quantités de carbone dans ces pools. Toutefois, il semble qu'une plus grande proportion de carbone dans un réservoir n'entraîne pas nécessairement une contribution élevée de ce pool au taux de respiration totale. Comme nous l'avons déjà souligné, la dynamique de décomposition au sein des pools (au travers des constantes de décomposition  $K_x$ ) a un rôle important à jouer. Reichstein et al. (2003) affirment également qu'à côté de la quantité de carbone dans les sols, c'est essentiellement la dynamique de décomposition (*turnover*) qui détermine les variations de carbone dans le sol et la respiration.

### Contributions des réservoirs de carbone à la respiration totale et au contenu en carbone total du sol



**Figure 9 – Contribution des différents réservoirs à la respiration hétérotrophe totale et au contenu en carbone du sol.**

Par ailleurs, d'après Fontaine et al. (2007), les faibles taux de décomposition rencontrés en profondeur dans des sols bien drainés seraient dus au fait que les micro-organismes ont besoin de carbone fraîchement incorporé au sol comme source d'énergie pour assurer la transformation du carbone plus récalcitrant. Or, la matière fraîche est moins présente en profondeur. Cela pourrait aussi signifier que des pratiques culturales telles que le labour profond peuvent stimuler la décomposition de ce matériau carboné récalcitrant.

#### 4.2.4. Conclusion

A ce stade, nous avons montré que le modèle était indépendant des conditions initiales (Tableau 11) et nous avons déterminé les valeurs d'équilibre des taux de respiration et des contenus en carbone de chaque pool pour les conditions de culture et de sol envisagées. Celles-ci serviront de référence dans l'Analyse de sensibilité qui va suivre.

### 4.3. Analyse de sensibilité

#### 4.3.1. Introduction

L'objectif d'une analyse de sensibilité est d'identifier les paramètres importants d'un modèle. Cela consiste à évaluer l'impact sur les variables de sortie d'une modification d'un paramètre ou d'une variable de forçage. Le calcul de la sensibilité du modèle aux différents paramètres étudiés permet alors de les classer par ordre d'importance et, en liaison avec leurs plages de variation respectives, d'identifier les paramètres sur lesquels se focaliser. La définition de la sensibilité que nous avons utilisée est :

$$S = \frac{\frac{\Delta V_{out}}{V_{out}}}{\frac{\Delta P}{P}} = \frac{(V_{P+0,01P} - V_{P-0,01P})}{V_P} \cdot \frac{P}{(P+0,01P) - (P-0,01P)} \quad \text{Équation 26}$$

Où :

- $S$  est la sensibilité du modèle à l'égard du paramètre considéré [-];
- $\Delta P$  est la différence entre la valeur initiale du paramètre considéré augmentée de 1% ( $P+0,01P$ ) et la valeur initiale de ce paramètre diminuée de 1% ( $P-0,01P$ );
- $P$  est la valeur initiale du paramètre considéré;
- $\Delta V_{out}$  est la différence entre les valeurs de la variable de sortie obtenues en faisant tourner le modèle avec les valeurs ( $P+0,01P$ ) et ( $P-0,01P$ ) du paramètre considéré ;
- $V_{out}$  est la valeur de la variable de sortie obtenue lorsque le paramètre est à sa valeur initiale ( $V_P$ ).

Au moyen de cette équation, nous obtenons pour chaque paramètre une estimation de la pente de la courbe d'évolution de la variable de sortie en fonction de ce paramètre. Plus la valeur absolue de  $S$  est élevée plus la sensibilité du modèle à l'égard de ce paramètre est grande.

Les différents paramètres qui ont fait l'objet de cette analyse de sensibilité, ainsi que leurs plages de variation respectives, sont présentés au Tableau 14. Les valeurs de la dernière colonne du tableau ( $PV$ ) représentent l'écart maximum par rapport à la valeur moyenne de chaque plage de variation. Un paramètre requerra d'autant plus l'attention que sa plage de variation est large et/ou que le modèle y est sensible.

Nous avons choisi d'étudier la sensibilité du modèle en considérant qu'une culture de blé d'hiver se répétait chaque année de la rotation ; les paramètres biochimiques du blé d'hiver ont donc été utilisés. Comme nous l'avons déjà souligné, ce choix se justifie par le fait que le blé est la culture pour laquelle nous avons pu rassembler le plus d'informations. De plus, l'analyse de sensibilité aurait été biaisée si les valeurs des paramètres avaient changé d'année en année à cause de la rotation des cultures.

**Tableau 14 – Paramètres et variables de forçage sur lesquels l’analyse de sensibilité a porté. Ces valeurs sont valables pour une culture de blé d’hiver, en référence aux valeurs répertoriées au tableau 5 du chapitre « Initialisation des variables de forçage et des paramètres ». PV représente la variation au sein de la plage de chaque paramètre.**

<b>Variables de forçage / Paramètres</b>	<b>Signification</b>	<b>Plage de variation</b>	<b>PV [%]</b>
MBR	Quantité de résidus racinaires	[89,1 ; 99] [gC m <sup>-2</sup> ]	5,3
Litfall	Quantité de résidus aériens	[173,6 ; 221] [gC m <sup>-2</sup> ]	12
Nroot	Taux d’azote dans les résidus racinaires	[0,39 ; 0,52] [%MS]	14,3
Lignroot	Taux de lignine dans les résidus racinaires	[16 ; 17,3] [%MS]	3,9
Nlit	Taux d’azote dans les résidus aériens	[0,25 ; 0,8] [MS]	52,4
Lignlit	Taux de lignine dans les résidus aériens	[6,1 ; 14] [%MS]	39,3
Lignrl	Rapport lignine/carbone structural des résidus racinaires	0,197 [-]	-
Lignll	Rapport lignine/carbone structural des résidus aériens	[0,079 ; 0,1] [-]	11,7
Tb	Température optimale d’activité des micro-organismes	[25 ; 30] [°C]	9,1
h	Paramètre de l’exponentielle dans l’ Équation 8	[2,5 ; 4] [-]	23,1
Hu1	Paramètre 1 de l’ Équation 11	-	-
Hu2	Paramètre 2 de l’ Équation 11	-	-
H2O30	Quantité d’eau entraînée sous 30cm de profondeur	[1,4 ; 5,4] [cm mois <sup>-1</sup> ]	58,8

Les valeurs initiales des pools de carbone étaient les valeurs déterminées à l’issue de la phase d’initialisation, réalisée avec les valeurs initiales des paramètres et des variables de forçage (point 4.2). Le modèle a ensuite tourné successivement avec les valeurs de chacun des paramètres augmentées puis diminuées de 1%. Les variables de sortie que nous avons considérées étaient le contenu en carbone de chaque réservoir ( $C_x$ ), le contenu en carbone total du sol ( $CTOT$ ) et la respiration hétérotrophe totale ( $RTOT$ ).

La prédiction des réponses futures du cycle du carbone implique des études tant à long terme qu’à court terme (IPCC, 2001). Notre analyse de sensibilité a ainsi été menée de deux manières différentes, l’une en laissant tourner le modèle jusqu’à stabilisation des réservoirs (long terme), et l’autre en arrêtant la simulation après un cycle complet de données météorologiques, soit 4 ans (court terme).

Dans un premier temps, chaque paramètre a été étudié indépendamment des autres, hormis  $Tb$  et  $h$ , entre lesquels une relation a pu être mise en évidence. Nous avons dès lors calculé la sensibilité sur base de variations simultanées de ces deux paramètres, sans quoi les sensibilités à ces derniers auraient été surestimées. Le point 4.3.2 détaille le cheminement suivi et explicite les liens qui existent entre ces deux paramètres.

### 4.3.2. Relations entre les paramètres $T_b$ et $h$

L'Équation 8, qui régit l'effet de la température sur la respiration hétérotrophe dans le modèle, se comporte de la manière illustrée à la Figure 10 pour différentes valeurs de  $h$  fixées. Cela montre que la forme de cette courbe dépend tant des valeurs de  $T_b$  que de  $h$ , et que ces deux paramètres sont liés.

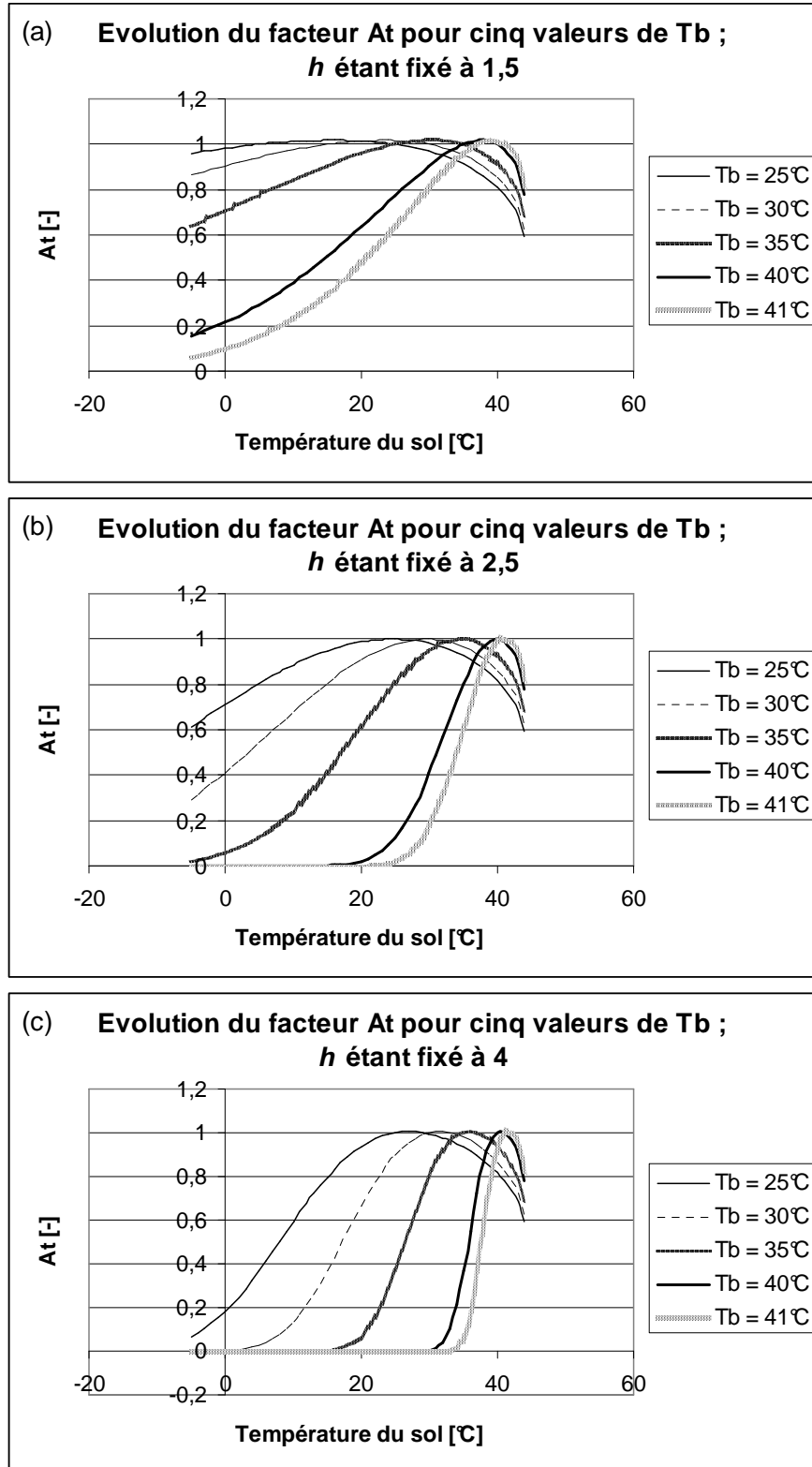
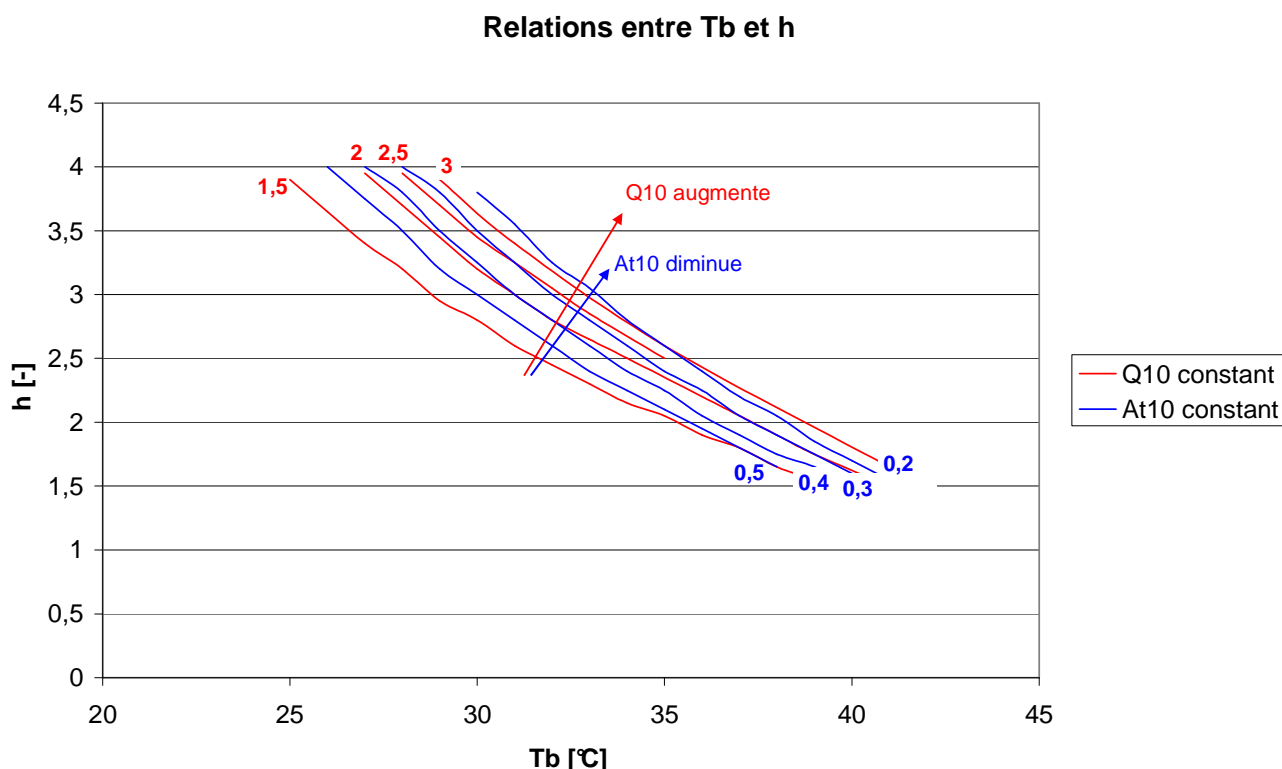


Figure 10 – Comparaison de différentes courbes d'évolution de  $A_t$  avec la température du sol, obtenues pour des valeurs de  $h$  variant de 1,5 à 4.

La Figure 10 montre aussi que les formes de certaines courbes ne sont pas réalistes (Ratkowsky et al., 1983), comme les courbes construites avec des couples  $(T_b, h)$  égaux à (25 ; 1,5), (30 ; 1,5), (35 ; 1,5) d'un côté et (40 ; 4), (41 ; 4) à l'autre extrême.

La notion de  $Q_{10}$  permet de relier les deux paramètres afin d'obtenir des courbes réalistes.

Nous avons précédemment considéré un  $Q_{10}$  de 2 pour pouvoir déterminer la valeur de  $h$  (point 4.1.4) sur base d'une valeur de  $T_b$  tirée de Pietikäinen et al. (2005). Il existe en réalité plusieurs couples  $(T_b, h)$  qui représentent un même  $Q_{10}$ . La Figure 11 montre que, pour un  $Q_{10}$  constant,  $T_b$  et  $h$  varient en sens opposés. L'hypothèse de la constance du  $Q_{10}$  est toutefois en proie à de nombreuses discussions, des variabilités temporelle et spatiale de ce facteur ayant été mises en évidence (Janssens et al., 2003 ; Curiel Yuste et al., 2004) (point 2.5).



Les  $Q_{10}$  de cette figure varient entre 1,5 et 3, ce qui correspond à une large plage de variation de ce facteur. Il est cependant intéressant de constater que les différentes courbes à  $Q_{10}$  constant sont très proches, la forme de la relation entre  $T_b$  et  $h$  ne dépendant pas du  $Q_{10}$  considéré.

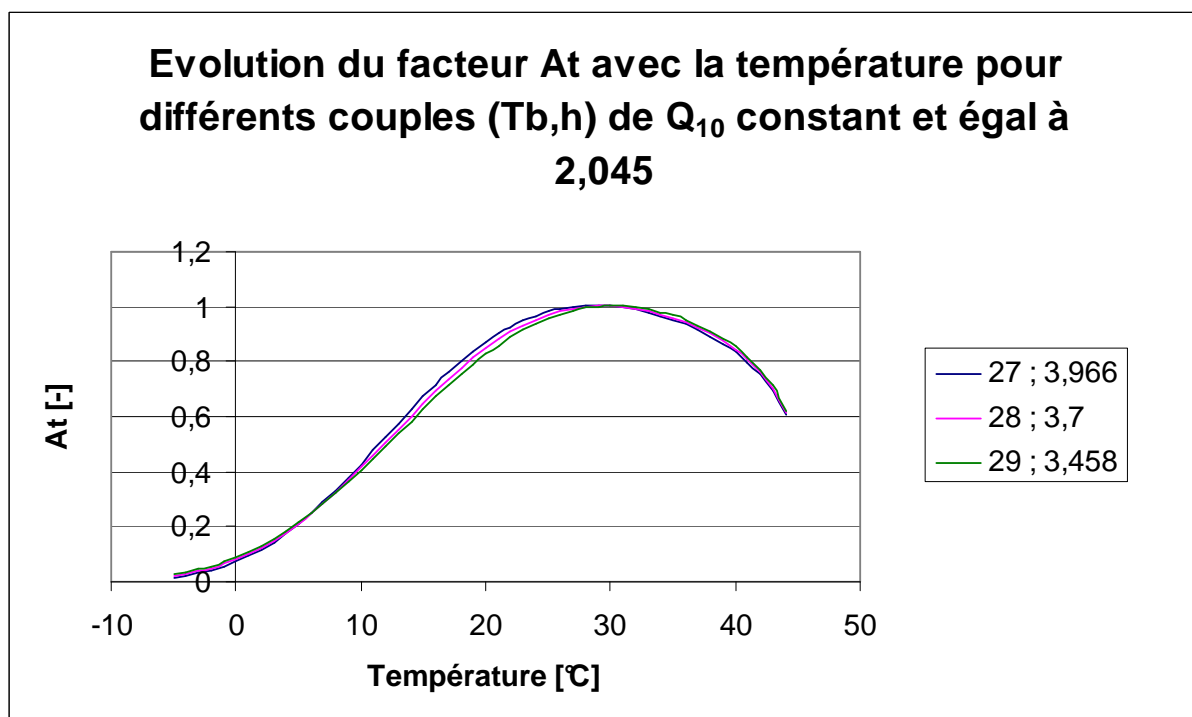
La Figure 11 montre aussi les couples  $(T_b, h)$  possibles pour différentes valeurs du facteur  $At$  (Équation 8) calculé à une température de sol de 10°C ( $At_{10}$ ). Ce facteur peut s'apparenter au  $R_{10}$  que l'on retrouve dans la littérature, mais représenterait ici uniquement le taux de respiration de la communauté microbienne à 10°C. On peut observer que les valeurs de  $T_b$  et  $h$  évoluent de manière très similaire (de type exponentiel) pour des  $Q_{10}$  et des  $At_{10}$  constants respectivement.

En revanche, ces deux facteurs évoluent en sens inverse. Ainsi, lorsque  $h$  et  $T_b$  augmentent tous les deux (la variation étant légèrement plus importante pour  $h$ ),  $Q_{10}$  augmente tandis que  $At_{10}$  diminue (Figure 11).

Par ailleurs, pour un  $Q_{10}$  constant, lorsque  $T_b$  augmente,  $At_{10}$  diminue. Cette diminution du facteur  $At$  entraîne, dans le modèle, une augmentation du contenu en carbone du sol. En d'autres termes, à  $Q_{10}$  constant, si les populations microbiennes deviennent plus efficaces à haute température ( $T_b$  augmente), la respiration aux températures de sol usuelles diminue et le contenu en carbone du sol augmente.

Pour l'analyse de sensibilité nous avons repris l'hypothèse d'un  $Q_{10}$  constant, égal à 2,045 et observé la réponse du modèle pour trois couples ( $T_b$ ,  $h$ ) menant à cette valeur de  $Q_{10}$  : (27 ; 3,966), (28 ; 3,7) et (29 ; 3,458).

La Figure 12 montre les évolutions du facteur  $At$  pour ces trois couples ( $T_b, h$ ).



**Figure 12 – Courbes d'évolution de  $At$  en fonction de la température, pour les trois couples ( $T_b, h$ ) utilisés dans l'analyse de sensibilité.**

La variation relative de  $T_b$  entre les couples mentionnés est de 6,8% et celle de  $h$  de -13,7%. Le calcul des sensibilités à  $T_b$  et  $h$  a ensuite été effectué séparément pour chaque paramètre, l'influence de la variation de l'autre paramètre étant prise en compte dans la variation des variables de sortie. Les valeurs obtenues représentent donc en quelques sorte les dérivées partielles du contenu en carbone total par rapport à  $T_b$  ou  $h$ .

### 4.3.3. Analyse à long terme

Le Tableau 15 reprend les différentes valeurs de sensibilité calculées pour chaque paramètre et pour chaque réservoir de carbone sur base du contenu en carbone dans chacun d'eux ( $C_x$ ), du contenu en carbone total du sol ( $CTOT$ ) et de la respiration totale moyenne ( $RTOT$ ). Les pools y ont été regroupés par zone de sol.

Le paramètre  $H2O30$  n'induit aucune sensibilité au modèle. Cela s'explique par le fait qu'il intervient dans le modèle sur une quantité de carbone qui représente une faible proportion par rapport à  $CTOT$  (Équations 23). De fait, la part de carbone non soluble perdue par lessivage est évaluée à  $0,58 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  dans le modèle, cette quantité de carbone représentant 0,16% de  $CTOT$ .

Les paramètres  $Tb$ ,  $h$  et  $Hu2$  sont les seuls à influencer toutes les variables de sortie. Et bien que  $Hu1$  soit, comme  $Tb$ ,  $h$  et  $Hu2$ , lié à une équation qui agit à tous les niveaux du modèle, il n'influence aucun des pools du sol profond. Cela peut sans doute s'expliquer par le fait qu'en profondeur l'humidité du sol est plus élevée qu'à la capacité au champ, et qu'alors, les valeurs de  $Aw$  ne sont pas affectées par une modification de  $Hu1$ .

Les pools  $3top$  et  $7top$  sont les seuls à être influencés par tous les paramètres. Cela rend bien compte des rôles centraux joués par ces pools dans le fonctionnement du modèle (point 3).

Les paramètres et variable de forçage qui se rapportent aux résidus aériens ( $Nlit$ ,  $Lignlit$ ,  $Lignll$  et  $Litfall$ ) n'influencent ni les pools qui reçoivent les résidus racinaires dans la zone 0-30cm (pools  $2top$  et  $6top$ ) ni les pools de la zone de sol en deçà de 30cm. Seuls les pools de surface ( $1$ ,  $4$  et  $5$ ) et les pools  $3top$  et  $7top$  (et  $8top$ , uniquement en réponse à  $Litfall$ ) sont affectés par ces paramètres. Cela s'explique par la structure du modèle (point 3). Similairement, les paramètres et variable de forçage  $Nroot$ ,  $Lignroot$ ,  $Lignrl$  et  $MBR$  n'ont pas d'effet sur le contenu en carbone des pools contenant des résidus aériens ( $1$ ,  $4$  et  $5$ ).

On observe également que les paramètres  $Lignll$  et  $Lignrl$ , qui se rapportent aux composants structuraux des parois végétales des résidus aériens et racinaires respectivement, n'affectent pas les pools métaboliques de ces résidus (pool 5 pour les résidus aériens et pool 6 pour les résidus racinaires).

Les sensibilités par rapport au carbone total ( $CTOT$ ) et à la respiration hétérotrophe totale ( $RTOT$ ) sont de signes opposés pour tous les paramètres biochimiques, et de même signe pour  $Litfall$ ,  $MBR$ ,  $Tb$ ,  $h$  et  $Hu2$ . Ainsi, pour les premiers, si  $RTOT$  augmente (diminue),  $CTOT$  diminue (augmente). En revanche, pour  $Litfall$  et  $MBR$ , ce serait plutôt une augmentation (diminution) de  $CTOT$  qui, à long terme, entraînerait une augmentation (diminution) de  $RTOT$ . Pour  $Tb$ ,  $h$  et  $Hu2$ , nous verrons que le schéma est différent à court terme, et que l'explication n'est pas similaire à celle de  $MBR$  et  $Litfall$ .

Il faut toutefois remarquer que  $RTOT$  n'a considérablement varié que sous l'effet de modifications des variables de forçage ( $S = 0,674$  pour  $Litfall$  et  $S = 0,291$  pour  $MBR$ ). Les autres valeurs de  $S$  variant entre 0,002 et 0,011 en valeur absolue. Cela peut s'interpréter de la manière suivante. Lorsque la qualité de la litière ou les conditions environnementales sont modifiées, les taux de respiration tendent à se rééquilibrer à long terme, pendant que le contenu en carbone du sol continue à évoluer. En revanche, dès que les quantités de résidus

sont modifiées, cela cause une augmentation (diminution) du contenu en carbone du sol, qui entraîne une augmentation (diminution) des taux de respiration.

Parmi les paramètres biochimiques, ce sont ceux liés aux résidus racinaires qui semblent avoir le plus de poids sur le contenu en carbone des pools qu'ils affectent. Les sensibilités à *Nroot* et *Lignroot* sont en effet plus élevées (en valeur absolue) que leurs correspondants respectifs de la litière aérienne pour les pools structural et métabolique des deux types de litière. Une plus grande importance des paramètres biochimiques sur la décomposition des résidus racinaires plutôt que sur celle des résidus aériens a été observée par Silver et Miya (2001).

Par ailleurs, les réservoirs métaboliques et structuraux des deux types de litière ne répondent pas de la même manière aux variations de certains paramètres biochimiques (*Nroot*, *Lignroot*, *Nlit*, *Lignlit*). En effet, les valeurs de sensibilité sont plus élevées pour les réservoirs de carbone métabolique racinaire ( $\delta_{top}$  et  $\delta_{sol}$ ) que pour les réservoirs de carbone structural racinaire ( $2_{top}$  et  $2_{sol}$ ). L'inverse est observé pour les résidus aériens, où le pool de carbone structural (*C1*) est plus affecté par une modification des paramètres cités plus haut que le pool de carbone métabolique (*C5*).

Cela peut s'expliquer en considérant les équations qui régissent la subdivision du carbone organique en ses fractions structurale (*FS*) et métabolique (*FM*) (Équation 15 et Équation 16), où le rapport *Lignine/N* des résidus a toute son importance. Une augmentation (diminution) du rapport *Lignine/N* entraîne une augmentation (diminution) de *FS* et une diminution (augmentation) de *FM* mais comme ce rapport est initialement environ deux fois plus élevé pour les résidus racinaires que pour les résidus aériens (*FS* est plus faible pour les résidus aériens), la fraction la plus affectée en valeur relative est *FS* pour les résidus aériens mais *FM* pour les résidus racinaires.

**Tableau 15 - Tableau récapitulatif des sensibilités (S) induites au modèle par chaque paramètre et pour chaque réservoir, dans le cas de l'analyse à long terme.**

<b>LONG TERME</b>		Nlit	Lignlit	Nroot	Lignroot	Lignll	Lignrl	Litfall	MBR	Tb	h	Hu1	Hu2	H2O30
Surface	C1	-0,668	0,668	0,000	0,000	0,380	0,000	1,000	0,000	0,819	-0,425	0,015	-0,094	0,000
	C4	-0,010	0,010	0,000	0,000	-0,050	0,000	0,999	0,000	0,827	-0,429	0,013	-0,082	0,000
	C5	0,548	-0,546	0,000	0,000	0,000	0,000	1,002	0,000	2,458	-1,274	0,019	-0,130	0,000
0-30cm	C2top	0,000	0,000	-0,793	0,793	0,000	0,660	0,000	0,964	0,610	-0,316	0,005	-0,046	0,000
	C6top	0,000	0,000	2,077	-2,077	0,000	0,000	0,000	0,961	1,813	-0,940	0,017	-0,120	0,000
	C3top	-0,008	0,008	0,045	-0,043	0,015	-0,046	0,338	0,582	0,637	-0,330	0,006	-0,083	0,000
	C7top	-0,018	0,018	-0,013	0,018	0,026	0,026	0,543	0,364	0,653	-0,338	0,009	-0,101	0,000
	C8top	0,000	0,000	-0,008	0,003	0,000	-0,001	0,018	-0,016	0,301	-0,156	0,000	-0,005	0,000
30cm +	C2sol	0,000	0,000	-0,793	0,793	0,000	0,708	0,000	0,949	0,747	-0,387	0,000	-0,016	0,000
	C6sol	0,000	0,000	2,115	-2,039	0,000	0,000	0,000	0,982	2,659	-1,378	0,000	-0,076	0,000
	C3sol	0,000	0,000	0,053	-0,051	0,000	-0,074	0,000	0,928	0,705	-0,365	0,000	-0,016	0,000
	C7sol	0,000	0,000	-0,038	0,045	0,000	0,071	0,000	0,912	0,713	-0,370	0,000	-0,012	0,000
	C8sol	0,000	0,000	0,017	-0,008	0,000	0,000	0,000	0,424	0,397	-0,206	0,000	0,008	0,000
CTOT		-0,026	0,026	-0,031	0,033	0,024	0,036	0,351	0,361	0,587	-0,304	0,005	-0,064	0,000
RTOT		0,006	-0,006	0,011	-0,006	-0,011	-0,006	0,674	0,291	0,003	-0,002	0,000	-0,011	0,000

**Tableau 16 - Tableau récapitulatif des sensibilités (S) induites au modèle par chaque paramètre et pour chaque réservoir, dans le cas de l'analyse à court terme.**

<b>COURT TERME</b>		Nlit	Lignlit	Nroot	Lignroot	Lignll	Lignrl	Litfall	MBR	Tb	h	Hu1	Hu2	H2O30
Surface	C1	-0,663	0,663	0,000	0,000	0,361	0,000	0,994	0,000	0,815	-0,422	0,015	-0,094	0,000
	C4	-0,008	0,008	0,000	0,000	-0,050	0,000	0,996	0,000	0,824	-0,427	0,013	-0,082	0,000
	C5	0,548	-0,546	0,000	0,000	0,000	0,000	1,002	0,000	2,458	-1,274	0,019	-0,130	0,000
0-30cm	C2top	0,000	0,000	-0,787	0,787	0,000	0,654	0,000	0,956	0,604	-0,313	0,005	-0,046	0,000
	C6top	0,000	0,000	2,077	-2,077	0,000	0,000	0,000	0,961	1,813	-0,940	0,017	-0,120	0,000
	C3top	-0,001	0,001	0,061	-0,060	0,006	-0,066	0,050	0,362	0,263	-0,136	0,006	-0,035	0,000
	C7top	-0,009	0,004	0,000	0,000	0,009	0,009	0,105	0,057	0,102	-0,053	0,009	-0,026	0,000
	C8top	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	-0,001	0,000	0,000	0,000
30cm +	C2sol	0,000	0,000	-0,786	0,786	0,000	0,705	0,000	0,942	0,742	-0,385	0,000	-0,016	0,000
	C6sol	0,000	0,000	2,115	-2,039	0,000	0,000	0,000	0,982	2,681	-1,389	0,000	-0,076	0,000
	C3sol	0,000	0,000	0,078	-0,078	0,000	-0,106	0,000	0,561	0,416	-0,216	0,000	-0,011	0,000
	C7sol	0,000	0,000	-0,005	0,005	0,000	0,014	0,000	0,141	0,105	-0,054	0,000	-0,005	0,000
	C8sol	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,002	-0,001	0,000	0,000	0,000
CTOT		-0,021	0,021	-0,019	0,019	0,017	0,019	0,104	0,085	0,134	-0,069	0,005	-0,024	0,000
RTOT		0,011	-0,011	0,011	-0,011	-0,011	-0,011	0,594	0,206	-0,122	0,063	0,000	0,006	0,000

Un classement des paramètres par ordre de sensibilité décroissante a été obtenu en considérant les valeurs calculées sur base de *CTOT* (Tableau 17).

**Tableau 17 – Classement des paramètres et variables de forçage par ordre de sensibilité décroissante pour l’analyse à long terme.**

Position	Paramètres	Sensibilité (S) [-]
1	Tb	0,587
2	MBR	0,361
3	Litfall	0,351
4	h	-0,304
5	Hu2	-0,064
6	Lignrl	0,036
7	Lignroot	0,033
8	Nroot	-0,031
9,5	Nlit	-0,026
	Lignlit	0,026
11	Lignll	0,024
12	Hu1	0,005
13	H2O30	0,000

*Tb*, *MBR*, *Litfall* et *h* se détachent des autres paramètres. *Hu2* s’intègre ensuite entre ce groupe et l’ensemble des paramètres biochimiques, qui affichent des sensibilités comprises entre 0,024 (*Lignll*) et 0,036 (*Lignrl*). Les caractéristiques racinaires ont plus d’importance sur la réponse du modèle que celles liées aux résidus aériens, comme nous l’avons déjà fait remarquer plus tôt.

### **Importance de la proportion de racines fines et grossières**

Lorsque la proportion de racines fines diminue, la quantité de carbone augmente légèrement dans les pools *3top*, *3sol*, *6top*, *6sol*, *8top*) et diminue dans les pools *2top*, *2sol*, *7top*, *7sol* et *CTOT*) (résultats non montrés). Par ailleurs, la respiration maximale augmente également et, le contenu en carbone total du sol diminue. Même si cette diminution est très faible (-0,4%) cela est en contradiction avec le fait généralement établi que le turnover (et donc l’activité respiratoire qui y est liée) des racines fines est plus élevé que celui des racines grossières (Silver et Miya, 2001).

Le problème vient apparemment du fait que lors de l’initialisation du modèle, nous avons considéré que les rapports *Lignine/N* étaient identiques pour les racines fines et grossières. Or, d’après Dornbush et al. (2002) et Silver et Miya (2001), les racines de plus large diamètre contiennent plus de cellulose et de lignine que les racines fines et se décomposent moins vite. Dès lors, en adoptant dans une autre simulation un rapport *Lignine/N* 1,7 fois plus élevé pour les racines grossières que pour les racines fines (Silver et Miya, 2001), nous avons obtenu que le contenu en carbone total du sol augmentait lorsque la proportion de racines grossières augmentait. Autrement dit, la respiration diminuait lorsqu’il y avait moins de racines fines, ce qui était conforme aux affirmations généralement établies.

Il faut toutefois préciser à nouveau que les changements de contenu en carbone du sol observés lorsque la répartition entre racines fines et grossières s’inverse ne sont pas très importants (0,6%). Dès lors, la proportion de racines fines et grossières semble avoir peu d’importance dans le modèle. En revanche, cette analyse-ci ne nous donne pas d’informations

quant à l'importance de la proportion des racines (fines et grossières) dans les deux horizons de sol, 0-30cm et + de 30cm de profondeur, qui n'a pas été testée ici.

#### 4.3.4. Analyse à court terme

De manière similaire à ce qui a été fait dans l'analyse à long terme, le Tableau 16 reprend les sensibilités calculées par rapport au contenu en carbone de chaque pool ( $C_x$ ), à la respiration totale ( $RTOT$ ) et au contenu en carbone total ( $CTOT$ ), pour chaque paramètre.

Pour les réservoirs 1, 2, 4, 5 et 6, les valeurs de  $S$  induites par chaque paramètre sont soit égales, soit légèrement (maximum 1%) plus faibles (en valeur absolue) qu'à long terme. Seul le paramètre  $Hu1$  induit exactement les mêmes variations chez toutes les variables de sortie.

En revanche, de très larges différences existent pour les pools 3, 7 et 8. En effet, pour ces pools, les sensibilités sont beaucoup plus élevées (en valeur absolue) à long terme qu'à court terme, pour la majorité des paramètres. Elles sont entre 1,4 fois (paramètre  $Hu2$ , pool  $7sol$ ) et 281 fois (paramètres  $Tb$  et  $h$ , pool  $8top$ ) plus grandes à long terme. Seuls les paramètres liés aux résidus racinaires ( $Nroot$ ,  $Lignroot$ ,  $Lignrl$ ) affichent des sensibilités plus élevées à court qu'à long terme, et ce, uniquement pour les réservoirs  $3top$  et  $3sol$ . Les augmentations de  $S$  les plus importantes entre le court terme et le long terme ont lieu dans les pools 7 et 8. Cette différence importante entre les résultats à court et long terme est due à la dynamique de stabilisation des réservoirs. Nous avons déjà montré (point 4.2) que les réservoirs 3, 7 et 8 mettaient plus de temps à stabiliser leur contenu en carbone que les autres pools.

Par ailleurs, les sensibilités à  $RTOT$  et  $CTOT$  sont de signes opposés pour tous les paramètres excepté  $MBR$  et  $Litfall$ . Par comparaison avec l'analyse à long terme sur ce point,  $Tb$ ,  $h$  et  $Hu2$  affichent en effet à court terme des sensibilités de signes opposés pour ces deux variables. Considérant uniquement les paramètres (et non  $Litfall$  et  $MBR$ ), il faut aussi noter qu'à long terme, les sensibilités par rapport à  $RTOT$  sont plus faibles en valeur absolue, tandis que celles calculées par rapport à  $CTOT$  sont plus élevées (Tableau 17 et Tableau 18). Cela laisse sous-entendre que les taux de respiration réagissent rapidement aux variations des paramètres, dictant alors les variations du contenu en carbone du sol. Ensuite,  $RTOT$  se stabilise, avant qu'un nouvel équilibre des pools soit atteint lui-même.

Tant à court qu'à long terme, pour chacun des paramètres (excepté la réponse à  $Nlit$  et  $Lignlit$  en surface), c'est le pool métabolique de chaque zone de sol ( $5$ ,  $6top$ ,  $6sol$ ) qui affiche la sensibilité la plus élevée. Ces pools, contenant du carbone hydrosoluble, non cellulosique et non ligneux, sont donc les plus sensibles à des variations des différents paramètres. Bertrand et al. (2006) soulignaient le fait que ces éléments carbonés étaient assimilés en premier par les micro-organismes. Des modifications de la qualité de la litière se répercutent ainsi de manière importante sur le contenu en carbone de ces pools.

Le classement des paramètres par sensibilité décroissante, par rapport à *CTOT*, est donné au Tableau 18 pour cette analyse à court terme.

**Tableau 18 - Classement des paramètres et variables de forçage par ordre de sensibilité décroissante pour l'analyse à court terme.**

Position	Paramètres	Sensibilité (S) [-]
1	Tb	0,134
2	Litfall	0,104
3	MBR	0,085
4	h	-0,069
5	Hu2	-0,024
6,5	Nlit	-0,021
6,5	Lignlit	0,021
9	Nroot	-0,019
9	Lignroot	0,019
9	Lignrl	0,019
11	Lignll	0,017
12	Hu1	0,005
13	H2O30	0,000

Par comparaison avec le Tableau 17, on peut observer que les paramètres et variables de forçage *Tb*, *Litfall*, *MBR*, *h* et *Hu2* sont également responsables des plus larges variations à court terme. Par ailleurs, l'influence des facteurs liés aux résidus aériens (*Litfall*, *Nlit*, *Lignlit*) est plus importante dans ce cas-ci qu'à long terme, où les paramètres liés aux résidus racinaires induisaient des sensibilités plus élevées.

#### 4.3.5. Paramètres prioritaires

En multipliant les valeurs de *S* des Tableau 17 et Tableau 18 par *PV* (Tableau 14), nous obtenons un classement final des paramètres qui indique quels sont ceux sur lesquels il faudrait se focaliser (Tableau 19).

**Tableau 19 – Classement des paramètres par importance globale dans le modèle.**

LONG TERME		COURT TERME	
Paramètres	S*PV [%]	Paramètres	S*PV [%]
h	-7,03	h	-1,6
Tb	5,35	Litfall	1,25
Litfall	4,22	Tb	1,22
MBR	1,91	Nlit	-1,12
Nlit	-1,37	Lignlit	0,84
Lignlit	1,03	MBR	0,45
Nroot	-0,44	Nroot	-0,27
Lignll	0,28	Lignll	0,19
Lignroot	0,13	Lignroot	0,07
Lignrl	0,00	Lignrl	0,00
Hu <sub>1</sub>	0,00	Hu <sub>1</sub>	0,00
Hu <sub>2</sub>	0,00	Hu <sub>2</sub>	0,00
H2O30	0,00	H2O30	0,00

De légères différences apparaissent dans les positions occupées par les paramètres entre les analyses à court et long termes.

Toutefois, les six premiers paramètres sont identiques dans les deux cas de figure : ceux liés à la température ( $h$  et  $Tb$ ), à la quantité de litière ( $Litfall$  et  $MBR$ ) et à la composition biochimique des résidus aériens ( $Nlit$  et  $Lignlit$ ) sont les plus importants du modèle. Nous émettons toutefois des réserves par rapport à ce classement pour  $Lignrl$ ,  $Hu1$  et  $Hu2$ , pour lesquels les plages de variations n'ont pu être réellement déterminées, principalement par manque d'informations disponibles. Quant à  $H2O30$ , sa position en fin de classement est causée par le manque d'influence qu'il exerce sur le modèle (valeurs de  $S$  nulles).

### **Tb et h**

L'analyse de sensibilité a permis de mettre en évidence l'importance du choix des valeurs des paramètres  $Tb$  et  $h$  (point 4.3.2 ; Tableau 19) et confirme ainsi le rôle joué par la température dans les processus de respiration hétérotrophe (Lloyd et Taylor, 1994 ; Hanson et al., 2000) et sur l'activité microbienne en particulier (Ratkowsky et al., 1983 ; Pietikäinen et al., 2005). Même si  $Tb$  a globalement plus d'influence que  $h$  sur la réponse du modèle (Tableau 17 et Tableau 18, la plus large plage de variation de ce dernier lui donne plus d'importance.

Par ailleurs, le recours à la notion de  $Q_{10}$  pour fixer la valeur de  $h$  par rapport à celle de  $Tb$  fait intervenir implicitement un paramètre extérieur au modèle (points 4.1.4 et 4.3.2), de base empirique. En ce sens, le caractère mécaniste du modèle n'est pas tout à fait respecté. Ceci dit, pour que l'Équation 8 garde une forme réaliste, c'est là le seul moyen que nous pouvons envisager tant que des informations plus précises sur l'activité biologique en relation avec la température ne nous seront pas connues.

### **Paramètres biochimiques**

La qualité de la litière, essentiellement au travers des paramètres  $Nlit$ ,  $Lignlit$ ,  $Nroot$  et  $Lignroot$ , influence la réponse du modèle, même si l'effet est moins important que celui des paramètres liés à la température ( $Tb$  et  $h$ ) ou à la quantité de résidus ( $MBR$  et  $Litfall$ ). Les plages de variation des paramètres biochimiques sont grandes, principalement pour les résidus aériens d'après notre recherche bibliographique (Tableau 14) et ce, alors que l'analyse de sensibilité a révélé une influence globalement plus importante des paramètres liés aux racines.

Les teneurs en azote des résidus de culture, en particulier, sont des facteurs importants dans les processus de minéralisation de l'azote et du carbone contenus dans la matière organique des sols (Bending et al., 1998). Les taux auxquels s'effectuent ces processus varient avec le type de culture et de résidus (aériens/racinaires). En effet, Bertrand et al. (2006), Bending et al. (1998) et Silver et Miya (2001) ont, parmi d'autres études, observé des taux de décomposition plus faibles pour des résidus racinaires que pour des résidus aériens. Cela s'explique par le fait que les premiers présentent des teneurs en lignine et des rapports C/N plus élevés (Puget et Drinkwater, 2001 ; Jalota et al., 2006 ; Johnson et al., 2007) et des taux de carbone hydrosoluble plus faibles (Bertrand et al., 2006) ou encore par la structure chimique des lignines de chaque partie végétale (feuille, tige, racine).

### **MBR et Litfall**

A côté des caractéristiques biochimiques, les propriétés physiques des résidus racinaires et la forme de protection qui leur est assurée par les communautés microbiennes rhizosphériques sont des atouts supplémentaires pour résister à la dégradation enzymatique (Bending et al., 1998). Tous ces éléments expliqueraient que nous observons une influence plus importante

des résidus racinaires (*MBR*) à long terme (Tableau 17) et des résidus aériens (*Litfall*) à court terme (Tableau 18).

Par ailleurs, nous avons considéré dans ce travail que la totalité des résidus aériens et racinaires, constituée de la biomasse végétale non exportée à la récolte, était apportée au sol en une seule fois à la récolte. Ce scénario, s'il est celui qui nous a semblé le plus réaliste, n'est toutefois pas rigoureusement exact puisque des feuilles et des racines meurent aussi en cours de culture. Toutefois, la quantité de litière apportée au sol en cours de culture reste très faible par rapport aux résidus de récolte.

Des différences existent entre les propriétés physiques et biochimiques des résidus aériens et racinaires. A côté de cela, la proportion des biomasses de ces deux entités pourrait varier dans le futur. En effet, à plus large échelle, et dans un contexte qui dépasse le cadre de ce travail, il est souvent reconnu que les parties racinaires des plantes vont prendre de l'importance sous l'influence de l'augmentation de la concentration en  $\text{CO}_2$  atmosphérique (phénomène connu sous le nom de *CO<sub>2</sub> fertilization*) (Norby et Cotrufo, 1998 ; Pritchard et Rogers, 2000 ; IPCC, 2007). Associées à cette augmentation de biomasse, des augmentations du turnover racinaire, de la longueur des racines fines, des taux de respiration de maintien et de croissance, des transferts de carbone aux organismes symbiotiques de la rhizosphère, des pertes sous formes d'exsudats et de cellules mortes sont aussi attendues (Darrah, 1996 ; Pregitzer et al., 2000 ; Pritchard et Rogers, 2000).

## 5. Conclusion et perspectives

---

Ce travail avait pour objectifs majeurs de situer et présenter la respiration hétérotrophe au sein de la problématique liée aux bilans en CO<sub>2</sub> des écosystèmes, et d'analyser la structure et les paramètres importants d'un modèle décrivant ce processus dans le cas d'un sol agricole.

Le modèle utilisé, dérivé de CENTURY, comporte un certain nombre de paramètres et de variables de forçage. La recherche bibliographique axée sur le blé, la pomme de terre et la betterave a permis d'évaluer les paramètres biochimiques de ces trois types de cultures et de constater la grande variabilité qui les caractérise (Tableau 7). Les valeurs récoltées étaient plus abondantes et se rapportaient de manière plus appropriée aux organes végétaux recherchés pour le blé, ce qui a conditionné notre choix de travailler avec cette culture dans la suite du travail.

La phase d'initialisation du modèle a montré que ce dernier était indépendant des conditions initiales de contenu en carbone dans les pools (Tableau 11). De plus, la dynamique de stabilisation des pools était essentiellement liée à la constante de décomposition de chacun d'entre eux ( $K_x$ ), une relation apparaissant entre l'ordre de stabilisation des réservoirs et leurs constantes de décomposition respectives (Figure 7).

Préalablement à l'analyse de sensibilité proprement dite, nous avons mis en évidence une relation entre les paramètres  $Tb$  (température optimale d'activité des micro-organismes) et  $h$ , tous deux faisant partie de l'équation qui régit l'effet de la température sur la respiration (Figure 11). Les valeurs de  $Tb$  et de  $h$  sont en effet liées l'une à l'autre par l'intermédiaire des facteurs  $Q_{10}$  et  $At_{10}$  (ce dernier étant assimilable au facteur  $R_{10}$  de la littérature). Dès lors, les sensibilités à  $Tb$  et à  $h$  ont été évaluées séparément pour chacun d'eux à l'issue de simulations dans lesquelles les deux avaient varié.

L'analyse de sensibilité du modèle a été menée à court terme (4 années de données météorologiques) et à long terme (jusqu'à obtenir un nouvel état d'équilibre) sur onze paramètres et les deux variables de forçage,  $Litfall$  et  $MBR$ , lesquelles sont les quantités de résidus aériens et racinaires respectivement. Les sensibilités ( $S$ ) induites par chaque paramètre à chaque pool du modèle ont été calculées sur base du contenu en carbone de chacun d'entre eux ( $C_x$ ).

Les valeurs de  $S$  calculées par rapport à  $C_x$  (Tableau 15 et Tableau 16) étaient très variables et quelques traits intéressants se sont dégagés. Notamment, chacune de ces sensibilités était plus faible à court terme qu'à long terme pour les réservoirs les plus lents à se stabiliser (pools actif (3), lent (7) et passif (8)). En surface (pools 1, 4, 5) et pour les pools les plus dynamiques du sol (2, 6), ces valeurs étaient identiques pour les deux analyses. Cela mettait une fois de plus en évidence l'importance de la dynamique de décomposition ( $K_x$ ) de chaque pool.

A côté de cela, seule une modification des quantités de résidus apportés au sol ( $MBR$  et  $Litfall$ ) conduisait à une variation importante de la respiration hétérotrophe totale ( $RTOT$ ) à long terme. La comparaison des valeurs de  $S$  obtenues à court et long terme suggérait en revanche qu'à court terme  $RTOT$  était très sensible aux variations des paramètres, avant de se stabiliser progressivement et de revenir à sa valeur initiale.

Ensuite, de tous les paramètres,  $Tb$  et  $h$  étaient ceux qui exerçaient la plus large influence, à la fois à court et long terme (Tableau 17 et Tableau 18), ce qui confirmait le rôle important joué par la température dans le processus de respiration hétérotrophe.

Par ailleurs, parmi tous les pools, seuls les réservoirs actif et lent du sol de surface (0-30cm de profondeur) étaient affectés par des variations de chacun des paramètres, témoignant des rôles centraux joués par ces pools dans le modèle.

L'influence du type de carbone (structural/métabolique) et du type de résidus (aériens/racinaires) sur le contenu en carbone des pools a également été constatée. En effet, les pools métaboliques de chaque zone de sol étaient les plus affectés par des variations des paramètres. Les paramètres biochimiques racinaires avaient plus d'influence à long terme alors qu'à court terme, ce sont les paramètres biochimiques des résidus aériens qui induisaient de plus larges variations de  $CTOT$ .

Finalement, les sensibilités calculées tant à court qu'à long terme sur base du contenu en carbone total du sol ( $CTOT$ ), combinées aux plages de variation des paramètres, nous ont permis de désigner les paramètres  $h$ ,  $Tb$ ,  $Nlit$  (teneur en azote des résidus aériens) et  $Lignlit$  (teneur en lignine des résidus aériens), ainsi que les variables de forçage  $MBR$  et  $Litfall$ , comme les éléments les plus importants du modèle (Tableau 19).

## **Perspectives**

A court terme, une meilleure connaissance des paramètres et variables de forçage considérés comme les plus importants à l'issue de notre analyse de sensibilité pourrait être atteinte au moyen d'analyses et d'expériences.

Les valeurs des paramètres  $Tb$  et  $h$  pourraient être affinées par des expériences menées en laboratoire, qui viseraient à étudier l'activité respiratoire de micro-organismes du sol sous différentes températures, de manière à déterminer la température à laquelle les taux de respiration sont les plus élevés. Par un cheminement inverse à celui entrepris dans ce présent travail, l'établissement de tels profils d'activité microbienne pourrait également nous permettre de nous rendre compte de la pertinence d'avoir eu recours au facteur  $Q_{10}$  dans ce travail.

Des analyses de teneurs en lignine, azote, cellulose et hémicellulose effectuées sur les résidus aériens et racinaires à la récolte permettraient de réduire l'incertitude entourant ces paramètres. Le moment où les analyses s'effectueraient est important car la composition biochimique des résidus végétaux évolue au cours de la saison de culture.

Il serait probablement intéressant d'envisager d'autres scénarios d'apports de résidus au sol, se basant notamment sur la production de biomasse au cours de la culture. Même si une certaine variabilité des quantités de résidus est normale d'année en année, à cause des conditions climatiques et des techniques de gestion des cultures, l'incertitude entourant les variables  $MBR$  et  $Litfall$  pourrait être réduite en utilisant des bacs à litière pour évaluer les résidus totaux au cours de la culture.

Toutefois, si cela est réalisable pour la litière aérienne, ce type de données est difficile à obtenir pour la litière racinaire sans recourir à des estimations comme celles obtenues grâce à la méthode de Baret et al. (1992) (point 4.1.3.1). De manière générale, il existe des moyens pour mieux observer le développement racinaire mais ils sont généralement lourds à mettre en

place, que ce soit par la réalisation de profils racinaires (Rob Groot et al., 1998), par le recours aux mini-rhizotrons (Van Noordwijk et al., 1994 ; Pritchard et Rogers, 2000) ou par des méthodes de marquage radiochimique. Les résultats ne sont d'ailleurs pas toujours à la hauteur des moyens déployés et leur interprétation peut être difficile.

Ensuite, des étapes de calibration et de validation du modèle sont à envisager. Des résultats de mesures de flux de CO<sub>2</sub> effectuées à Lonzée sur des zones dénuées de végétation pourraient être utilisés à ces fins.

A long terme, il s'agira d'intégrer ce modèle dans une structure plus complète qui, pour décrire la respiration du sol, englobera aussi la respiration autotrophe et la diffusion du CO<sub>2</sub> dans les sols. Entre temps, des améliorations pourront avoir été apportées au modèle de respiration hétérotrophe, notamment concernant la forme de la réponse à l'humidité.

Il pourrait également être intéressant d'étudier la respiration dans les trois types de cultures en place à Lonzée afin de comparer l'influence de la nature des cultures sur le processus. Toutefois, nous pourrions plutôt nous concentrer sur le blé, car la quantité plus importante d'études menées à propos de cette culture rendrait possibles des comparaisons de résultats.

## 6. Références bibliographiques

---

Amthor J.S. (2000). The Mc Cree – de Wit – Penning de Vries – Thornley Respiration Paradigms : 30 years later. *Annals of Botany* **86**: 1 – 20

Aon M.A., Cabello M.N., Sarena D.E., Colaneri A.C., Franco M.G., Burgos J.L., Cortassa S. (2001). I. Spatio-temporal patterns of soil microbial and enzymatic activities in an agricultural soil. *Applied Soil Ecology* **18** : 239 – 254

Aubinet M., Moureaux C., Bodson B., Dufranne D., Heinesch B., Suleau M., Vancutsem F., Vilret A. (2008). Carbon sequestration by a crop during a four year rotational cycle. Accepted moyennant révision par *Agricultural and Forest Meteorology*.

Baldock J.A. et Skjemstad J.O. (2000). Role of soil matrix and minerals in protecting natural organic materials against biological attack. *Organic Geochemistry* **31**: 697 – 710

Baret F., Olioso A., Luciani J.L. (1992). Root biomass fraction as a function of growth degree days in wheat. *Plant and Soil* **140** (1): 137 – 144

Batjes N.H. et Bridges E.M. (1992). A review of soil factors and processes that control fluxes of heat, moisture and greenhouse gases. Technical paper **23**, International Soil Reference and Information Centre, Wageningen.

Bending G.D., Turner M.K., Burns I.G. (1998). Fate of nitrogen from crop residues as affected by biochemical quality and the microbial biomass. *Soil Biology & Biochemistry* **30** (14): 2055 – 2065

Bending G.D. et Turner M.K.. (1999). Interaction of biochemical quality and particle size of crop residues and its effect on the microbial biomass and nitrogen dynamics following incorporation into soil. *Biology and Fertility of Soils* **29**: 319 – 327

Bending G.D., Turner M.K., Jones J.E. (2002). Interactions between crop residue and soil organic matter quality and the functional diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* **34**: 1073 – 1082

Berg B. et McLaugherty C. (2003). Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. In Yadav V. et Malanson G. (2007): Progress in soil organic matter research : litter decomposition, modelling, monitoring and sequestration. *Progress in Physical Geography* **31** (2): 131 – 154

Bertrand I., Chabbert B., Kurek B. et Recous S. (2006). Can the biochemical features and histology of wheat residues explain their decomposition in soil? *Plant and Soil* **281**: 291 – 307

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

Buckee G.K. (1994). Determination of total nitrogen in barley, malt and beer by Kjeldahl procedures and the Dumas combustion method: a collaborative trial. *Journal of the Institute of Brewing* **100** (2): 57 – 64

- Bunnell F.L., Tait D.E.N., Flanagan P.W., Van Cleve K. (1977). Microbial respiration and substrate weight loss – I : A general model of the influences of abiotic variables. *Soil Biology and Biochemistry* **9**: 33 – 40
- Burton W.G. (1989). The potato. Longman Scientific & Technical, 3<sup>ème</sup> édition, Harlow, UK.
- Cannell M.G.R. et Thornley J.H.M. (2000). Modelling the Components of Plant Respiration: Some Guiding Principles. *Annals of Botany* **85**: 45 – 54
- Carlyle J.C. et Ba Than U. (1988). Abiotic Controls of Soil Respiration Beneath an Eighteen-Year-Old Pinus Radiata Stand in South-Eastern Australia. *The Journal of Ecology* **76** (3):654 – 662
- Coleman K. et Jenkinson D.S. (1999). RothC-26.3. A model for the turnover of carbon in soil. Model Description and windows users guide, IACR Rothamsted, 46p.
- Coleman K., Jenkinson D.S., Crocker G.J., Grace P.R., Klír J., Körschens M., Poulton P.R., Richter D.D. (1997). Simulating trends in soil organic carbon in long-term experiments using RothC-26.3. *Geoderma* **81**: 29 – 44
- Coppens F., Garnier P., Findeling A., Merckx R., Recous S. (2007). Decomposition of mulched versus incorporated crop residues: Modelling with PASTIS clarifies interactions between residue quality and location. *Soil Biology and Biochemistry* **39**: 2339 – 2350
- Curiel Yuste J., Janssens I.A., Carrara A., Ceulemans R. (2004). Annual  $Q_{10}$  of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology* **10**: 161 – 169
- Darrah P. (1996). Rhizodeposition under ambient and elevated  $CO_2$  levels. *Plant and Soil* **187**: 265 – 275
- Dautrebande S. (2003). Bases physiques de l'Hydrologie. Notes de cours, FUSAGx, Gembloux.
- Davidson E.A., Verchot L.V., Cattânio J.H., Ackerman I.L., Carvalho J.E.M. (2000). Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry* **48**: 53 – 69
- Davidson E.A., Janssens I.A., Luo Y. (2005). On the variability of respiration in terrestrial ecosystems : moving beyond  $Q_{10}$ . *Global Change Biology* **11**: 1 – 11
- Del Grosso S., Ojima D., Parton W., Mosier A., Peterson G., Schimel D. (2002). Simulated effects of dryland cropping intensification on soil organic matter and greenhouse gas exchanges using the DAYCENT ecosystem model. *Environmental Pollution* **116**: S75 – S83
- Dittmer H.J. (1937). A Quantitative Study of the Root Hairs of a Winter Rye Plant (*Secale Cereale*). *American Journal of Botany* **24** (7): 417 – 420
- Dornbush M.E. et al. (2002). Quantifying Fine-Root Decomposition : An Alternative to Buried Litterbags. *Ecology* **83** (11): 2985 – 2990

- Drinkwater L.E., Wagoner P., Sarrantonio M. (1998). Legume-based cropping systems have reduced carbon and nitrogen losses. *Nature* **396**: 262 – 265
- Dufranne D. (2007). « Suivi de l'évolution de la biomasse et des flux de CO<sub>2</sub> d'une culture de pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.) », Mémoire de Fin d'Etudes : Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux. 76p.
- Dufrêne E., Davi H., François C., le Maire G., Le Dantec V., Granier A. (2005). Modelling carbon and water cycles in a beech forest – Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling* **185**: 407 – 436
- Fang C. et Moncrieff J.B. (1999). A model for soil CO<sub>2</sub> production and transport 1 : Model development. *Agricultural and Forest Meteorology* **95** : 225 – 236
- Fang C., Smith P., Smith J.U., Moncrieff J.B. (2005). Incorporating microorganisms as decomposers into models to simulate soil organic matter decomposition. *Geoderma* **129**: 139 – 146
- Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. et al. (1980). A biochemical Model of Photosynthetic CO<sub>2</sub> Assimilation in Leaves of C<sub>3</sub> Species. *Planta* **149** : 78 – 90
- Fontaine S., Barot S., Barré P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C. (2007). Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* **450**: 277 – 281
- Franko U., Oelschlägel B., Schenk S. (1995). Simulation of temperature-, water- and nitrogen dynamics using the model CANDY. *Ecological Modelling* **81**: 213 – 222
- Franko U., Crocker G.J., Grace P.R., Klír J., Körschens M., Poulton P.R., Richter D.D. (1997). Simulating trends in soil organic carbon in long-term experiments using the CANDY model. *Geoderma* **81**: 109 – 120
- Gifford R.M. (2001). Plant respiration. NEE workshop proceedings 18-20 Avril 2001.
- Gifford R.M. (2003). Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. *Functional Plant Biology* **30**: 171 – 186
- Gilmanov T.G., Parton W.J., Ojima D.S. (1997). Testing the Century ecosystem level model on data sets from eight grassland sites in the former USSR representing a wide climatic / soil gradient. *Ecological Modelling* **96**: 191 – 210
- Goering H.K. et van Soest P.J. (1970). Forage Fibre Analyses (Apparatus, Reagents, Procedures, and Some Applications). In: Henriksen T. M. et Breland T. A. (1999). Decomposition of crop residues in the field: evaluation of a simulation model developed from microcosm studies. *Soil Biology and Biochemistry* **31**: 1423 – 1434
- Goidts E. et van Wesemael B. (2007). Regional assessment of soil organic carbon changes under agriculture in Southern Belgium (1955 – 2005). *Geoderma* **141**: 341 – 354

- Grigera M.S., Drijber R.A., Wienhold B.J. (2007). Redistribution of crop residues during row cultivation creates a biologically enhanced environment for soil micro-organisms. *Soil and Tillage Research* **94** : 550 – 554
- Han G., Zhou G., Xu Z., Yang Y., Liu J., Shi K. (2007), Biotic and abiotic factors controlling the spatial and temporal variation of soil respiration in an agricultural ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* **39**:418 – 425
- 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
- Henriksen T.M. et Breland T.A. (1999). Decomposition of crop residues in the field: evaluation of a simulation model developed from microcosm studies. *Soil Biology and Biochemistry* **31**: 1423 – 1434
- Houghton R.A. (2005). Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology* **11**: 945 – 958
- Huang P.-M., Wang M.-K., Chiu C.-Y. (2005). Soil mineral – organic matter – microbe interactions: Impacts on biogeochemical processes and biodiversity in soils. *Pedobiologia* **49**: 609 – 635
- IPCC WG1 AR4 report (2007). Chapter 7: Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry.
- Irvine J., Law B.E., Kurpius M.R. (2005). Coupling of canopy gas exchange with root and rhizosphere respiration in a semi-arid forest. *Biogeochemistry* **73**: 271 – 282
- Jalota R.K., Dalal R.C., Harms B.P. (2007). Effects of Litter and Fine Root Composition on Their Decomposition in a Rhodic Paleustalf under Different Land Uses. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* **37**: 1859 – 1875
- Jassal R.S. et Black T.A. (2004). Estimating heterotrophic and autotrophic soil respiration using small-area trenched plot technique: Theory and practice. *Agricultural and Forest Meteorology* **140**: 193 – 202
- Janssens I.A., Lankreijer H., Matteucci G., Kowalski A.S., Buchmann N., Epron D., Pilegaard K., Kutsch W., Longdoz B., Grünwald T., Montagnani L., Dore S., Rebmann C., Moors E.J., Grelle A., Rannik Ü, Morgenstern K., Oltchev S., Clement R., Gudmundsson J., Minerbi S., Berbigier P., Ibrom A., Moncrieff J., Aubinet M., Bernhofer C., Jensen N.O., Vesala T., Granier A., Schulze E.-D., Lindroth A., Dolman A.J., Jarvis P.G., Ceulemans R., Valentini R. (2001). Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology* **7**: 269 – 278
- Janssens I.A., Dore S., Epron D., Lankreijer H., Buchmann N., Longdoz B., Brossaud J., Montagnani L. (2003). In: Valentini R. (Ed.), Fluxes of carbon, water and energy of European forests. *Ecological Studies* **163**. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 233 – 253

- Jensen L.S., Mueller T., Nielsen N.E., Hansen S., Crocker G.J., Grace P.R., Klír J., Körschens M., Poulton P. R. (1997). Simulating trends in soil organic carbon in long-term experiments using the soil – plant – atmosphere model DAISY. *Geoderma* **81**: 5 – 28
- Johnson J.M.-F., Barbour N.W., Weyers S.L. (2007). Chemical composition of crop biomass impacts its decomposition. *Soil Science Society of America Journal* **71**: 155 – 162
- Jung H.-J.G., Varel V.H., Weimer P.J., Ralph J. (1999). Accuracy of Klason lignin and Acid Detergent lignin methods as assessed by bomb calorimetry. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* **47**: 2005 – 2008
- Kelly R.H., Parton W.J., Crocker G.J., Grace P.R., Klír J., Körschens M., Poulton P.R., Richter D.D. et al. (1997). Simulating trends in soil organic carbon in long-term experiments using the CENTURY model. *Geoderma* **81**: 75 – 90
- Keough C. (2008). CENTURY 4.0 to DAYCENT 4.5. Présentation Power Point fournie avec les fichiers exécutables de DAYCENT.
- Kirschbaum M.U.F. (1995). The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic storage. *Soil Biology and Biochemistry* **27** (6): 753 – 760
- Lloyd J. et Taylor J.A. (1994). On the Temperature Dependence of Soil Respiration. *Functional Ecology* **8** (3): 315 – 323
- Lohila A., Aurela M., Regina K., Laurila T. (2003). Soil and total ecosystem respiration in agricultural fields: effect of soil and crop type. *Plant and Soil* **251**: 303 – 317
- Masereel P. et Dautrebande S. (1995). Modélisation de l'évolution des profils hydriques sous froment en région limoneuse. *Bull. Rech. Agron. Gembloux* **30**(4) : 353 – 372.
- Metherell A.K., Harding L.A., Cole C.V., Parton W.J.. (1993). CENTURY soil organic matter model environment. Technical Documentation, Agroecosystem Version 4.0. Great Plains System Research Unit Technical Report No. 4. USDA-ARS.
- Moureaux C., Debacq A., Bodson B., Heinesch B., Aubinet M. (2006). Annual net ecosystem carbon exchange by a sugar beet crop. *Agricultural and Forest Meteorology* **139**: 25 – 39
- Moyano F. E., Kutsch W. L., Schulze E.-D. (2007). Response of mycorrhizal, rhizosphere and soil basal respiration to temperature and photosynthesis in a barley field. *Soil Biology and Biochemistry* **39**: 843 – 853
- Norby R. J. et Cotrufo M. Francesca (1998). A question of litter quality. *Nature* **396**: 17 – 18
- Qin R., Stamp P., Richner W. (2004). Root development : Impact of Tillage on Root Systems of Winter Wheat. *Agronomy Journal* **96** : 1523 – 1530
- Panikov N. S. (1999). Understanding and prediction of soil microbial community dynamics under global change. *Applied Soil Ecology* **11**: 161 – 176

- Parton W. J., Schimel D. S., Cole C. V. et Ojima D. S. (1987). Analysis of Factors Controlling Soil Organic Matter Levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of America Journal* **51**: 1173 – 1179
- Parton W.J., Stewart J.W.B., Cole C.V. (1988). Dynamics of C, N, P and S in Grassland Soils : A Model. *Biogeochemistry* **5**(1): 109 – 131
- Parton W.J., Hartman M., Ojima D., Schimel D. (1998). DAYCENT and its land surface submodel: description and testing. *Global and Planetary Change* **19**: 35 – 48
- Perrin D. (2005). Flux de respiration de sols forestiers : analyse et modélisation à différentes échelles spatiales et temporelles. Thèse de Doctorat en Environnement, FUSAGx, Gembloux, Belgique. 222p.
- Petersen B.M., Olesen J.E., Heidmann T. et al. (2005). CN-SIM – A model for the turnover of soil organic matter. I. Long-term carbon and radio-carbon development. *Soil Biology and Biochemistry* **37**: 359 – 374
- Pietikäinen J., Pettersson M., Bååth E. (2005). Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates. *FEMS Microbiology Ecology* **52**: 49 – 58
- Pregitzer K. S. (2000). Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist* **147**: 105 – 115
- Prescott L.M., Harley J.P., Klein D.A. (1995). Microbiologie . Traduit de l'anglais par C.-M. Bacq-Calberg, J. Coyette, P. Hoet et M. Nguyen-Distèche, DeBoeck, Bruxelles.
- Pritchard S. G. et Rogers H. H. (2000). Spatial and temporal deployment of crop roots in CO<sub>2</sub>-enriched environments. *New Phytologist* **147**: 55 – 71
- Puget P. et Drinkwater L. E. (2001). Short-Term Dynamics of Root-Derived Carbon from a Leguminous Green Manure. *Soil Science Society of America Journal* **65**:771 – 779
- Pumpanen J., Ilyesniemi H., Hari P. (2003). A Process-Based Model for Predicting Soil Carbon Dioxide Efflux and Concentration. *Soil Science Society of America Journal* **67**: 402 – 413
- Rahn C. R. et Lillywhite R. D. (2001). A study of the quality factors affecting the short-term decomposition of field vegetable residues. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **82**: 19 – 26
- Ratkowsky D.A., Lowry R.K., McMeekin T.A., Stokes A.N., Chandler R.E. (1983). Model for Bacterial Culture Growth Rate Throughout the Entire Biokinetic Temperature Range. *Journal of Bacteriology* **154** (3): 1222 – 1226
- 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
- Reichstein M., Rey A., Freibauer A., Tenhunen J., Valentini R., Banza J., Casals P., Cheng Y., Grünzweig J.M., Irvine J., Joffre R., Law B.E., Loustau D., Miglietta F., Oechel W.,

- Ourcival J.-M., Pereira J.S., Peressotti A., Ponti F., Qi Y., Rambal S., Rayment M., Romanya J., Rossi F., Tedeschi V., Tirone G., Xu M., Yakir D. (2003). Modelling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochemical Cycles* **17** (4): 1104
- Richardson A. D., Braswell B.H., Hollinger D.Y., Burman P., Davidson E.A., Evans R.S., Flanagan L.B., Munger J.W., Savage K., Urbanski S.P, Wofsy S.C. (2006). Comparing simple respiration models for eddy flux and dynamic chamber data. *Agricultural and Forest Meteorology* **141** : 219 – 234
- Rob Groot J.J., Traoré M., Koné D. (1998). Description du système racinaire de trois espèces fourragères en zone soudano-sahélienne : *Andropogon gayanus*, *Vigna unguiculata* et *Stylosanthes hamata*. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* **2** (2) : 106 – 119
- Ryan M.G. et Law B.E. (2005). Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry* **73** : 3 – 27
- Sagnier C. (2007). « Variabilité spatio-temporelle de la respiration du sol sur des agrosystèmes ». Mémoire M2 Recherche: CESBIO, Toulouse, France. 22p.
- Schlentner R. E. et Van Cleve K. (1985). Relationships between CO<sub>2</sub> evolution from soil, substrate temperature, and substrate moisture in four mature forest types in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* **15**: 97 – 106
- Scott R.K. et Jaggard K.W. (1993). Crop physiology and anatomy. In: Vilret A. (2005). « Suivi de l'évolution de la capacité photosynthétique et de la biomasse d'une culture de betteraves (*Beta vulgaris* L.) », Mémoire de Fin d'Etudes : Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.
- Serena A. et Bach Knudsen K. E. (2007). Chemical and physicochemical characterisation of co-products from the vegetable food and agro-industries. *Animal Feed Science and Technology* **139**: 109 – 124
- Silver W. L. et Miya R. K. (2001). Global patterns in root decomposition : comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia* **129**: 407 – 419
- Singh K., Honig H., Wermke M., Zimmer E. (1996). Fermentation pattern and changes in cell wall constituents of straw – forage silages, straws and partners during storage. *Animal Feed Science Technology* **61**: 137 – 153
- Suleau M., Debacq A., Moureaux C., Aubinet M. et al. (2008). Soil respiration responses of a winter wheat crop to climate and phenology. En préparation.
- Stehfest E., Heistermann M., Priess J.A., Ojima D.S., Alcamo J. (2007). Simulation of global crop production with the ecosystem model DAYCENT. *Ecological Modelling* **209**: 203 – 219
- Taylor B.R., Parkinson D., Parsons W.F.J. (1989). Nitrogen and Lignin Content as Predictors of Litter Decay Rates : A Microcosm Test. *Ecology* **70** (1): 97 – 104
- Tian G., Brussaard L., Kang B.T., Swift M.J. (1997). Soil Fauna-mediated Decomposition of Plant Residues under Constrained Environmental and Residue Quality Conditions. In:

Cadisich G. et Giller K. E. (eds), Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition. CABI Publishing, Wallingford, pp. 125 – 134

Tourneur D. (2006). « Contribution à l'élaboration du bilan carboné d'une culture de froment d'hiver (*Triticum aestivum* sp.) : suivi du développement et de la biomasse », Mémoire de Fin d'Etudes : Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux. 76p.

Trumbore S. (2006). Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges. *Global Change Biology* **12**: 141 – 153

Tuomi M., Vanhala P., Karhu K., Fritze H., Liski J. (2008). Heterotrophic soil respiration – Comparison of different models describing its temperature dependence. *Ecological modelling* **211** : 182 – 190

Vamerali T., Ganis A., Bona S. et Mosca G. (2003). Fibrous root turnover and growth in sugar beet (*Beta vulgaris* var. *saccharifera*) as affected by nitrogen shortage. *Plant and Soil* **255**: 169 – 177

Van der Crift T. A. J., Gioacchini P., Kuikman P. J., Berendse F. (2001). Effects of high and low fertility plant species on dead root decomposition and nitrogen mineralisation. *Soil Biology and Biochemistry* **33**: 2115 – 2124

Van Noordwijk M., Brouwer G., Koning H., Meijboom F. W., Grzebisz W. (1994). Production and decay of structural root material of winter wheat and sugar beet in conventional and integrated cropping systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **51**: 99 – 113

Vilret A. (2005). « Suivi de l'évolution de la capacité photosynthétique et de la biomasse d'une culture de betteraves (*Beta vulgaris* L.) », Mémoire de Fin d'Etudes : Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux. 72p.

Yadav V. et Malanson G. (2007). Progress in soil organic matter research : litter decomposition, modelling, monitoring and sequestration. *Progress in Physical Geography* **31** (2): 131 – 154

Yamaguchi J. (2002). Measurement of Root Diameter in Field-Grown Crops under a Microscope without Washing. *Soil Science and Plant Nutrition* **48** (4): 625 – 629

Wang H., Curtin D., Jame Y.W., McConkey B.G., Zhou H.F. (2002). Simulation of soil carbon dioxide flux during plant residue decomposition. *Soil Science Society of America Journal* **66**: 1304 – 1310

Wang W.J., Baldock J.A., Dalal R.C., Moody P.W. (2004). Decomposition dynamics of plant materials in relation to nitrogen availability and biochemistry determined by NMR and wet-chemical analysis. *Soil Biology and Biochemistry* **36**: 2045 – 2058

Wardle D.A. et Lavelle P. (1997). Linkages between Soil Biota, Plant Litter Quality and Decomposition. In: Cadisich G. et Giller K. E. (Eds), Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition. CABI Publishing, Wallingford, pp. 107 – 124

Williams J.R., Jones C.A., Dyke P.T. (1984). A modelling approach to determine the relationship between erosion and soil productivity. *Transactions of the ASAE* **27** : 129 –144

Ågren G.I. et Wetterstedt J.Å.M. (2007). What determines the temperature response of soil organic matter decomposition? *Soil Biology and Biochemistry* **39**: 1794 – 1798

## Liste des figures

---

- Figure 1 – Représentation des principaux flux de carbone dans un écosystème. L'abréviation « SOM » vaut pour « Soil Organic Matter », et les composantes autotrophe et hétérotrophe de la respiration du sol s'intitulent « Root respiration » et « Litter and SOM decomposition » respectivement. (D'après Trumbore, 2006). \_\_\_\_\_ 2
- Figure 2 – Comparaison des formes des différentes courbes de réponse de la respiration du sol à la température. \_\_\_\_\_ 11
- Figure 3 – Comparaison des trois types de courbes de réponse à l'humidité présentées. \_\_\_\_\_ 13
- Figure 4 – Illustration des flux de carbone entre les différents pools dans le modèle Century (d'après Metherell et al., 1993). \_\_\_\_\_ 17
- Figure 5 – Diagramme des flux de carbone et d'azote dans le modèle DAYCENT. \_ 19
- Figure 6 – Représentation schématique des relations entre les différents compartiments du modèle. \_\_\_\_\_ 23
- Figure 7 – Mise en évidence du lien qui existe entre l'ordre de stabilisation des pools et leurs constantes de décomposition respectives. \_\_\_\_\_ 48
- Figure 8 – Evolution de la respiration totale moyenne au cours des cycles de la phase d'initialisation. \_\_\_\_\_ 49
- Figure 9 – Contribution des différents réservoirs à la respiration hétérotrophe totale et au contenu en carbone du sol. \_\_\_\_\_ 50
- Figure 10 – Comparaison de différentes courbes d'évolution de  $A_t$  avec la température du sol, obtenues pour des valeurs de  $h$  variant de 1,5 à 4. \_\_\_\_\_ 53
- Figure 11 – Relations entre les paramètres  $T_b$  et  $h$ , sur base des facteurs  $Q_{10}$  et  $At_{10}$ . 54
- Figure 12 – Courbes d'évolution de  $A_t$  en fonction de la température, pour les trois couples ( $T_b, h$ ) utilisés dans l'analyse de sensibilité. \_\_\_\_\_ 55

## Liste des tableaux

---

- Tableau 1 – Données d'entrée du modèle dans les trois zones de sol. \_\_\_\_\_ 22
- Tableau 2 – Récapitulatif des facteurs  $P_j$  à attribuer aux différents facteurs  $F_j$  (colonnes) pour le calcul des variations de contenu en carbone des réservoirs  $dC_x$  (lignes). Le tableau illustre les relations entre les pools de la zone de surface (1, 4 et 5) et les pools de la zone « top ». A l'exception des facteurs marqués d'un astérisque (\*), les facteurs sont identiques pour la zone « sol ». \_\_\_\_\_ 27
- Tableau 3 – Valeurs des constantes de décomposition des différents pools. \_\_\_\_\_ 28
- Tableau 4 – Récapitulatif des valeurs des paramètres liés au site de Loncée et aux équations du modèle. \_\_\_\_\_ 30
- Tableau 5 – Valeurs des variables de forçage du modèle. \_\_\_\_\_ 31
- Tableau 6 – Valeurs des paramètres biochimiques pour chaque culture. \_\_\_\_\_ 32
- Tableau 7 – Récapitulatif des différentes valeurs recensées au travers de la recherche bibliographique sur les paramètres biochimiques des cultures. \_\_\_\_\_ 39
- Tableau 8 – Taux de lignine, cellulose et hémicellulose dans les résidus aériens des cultures, déterminés par la méthode Van Soest. Les valeurs sont exprimées en % de MS. \_ 42
- Tableau 9 - Taux de lignine, cellulose et hémicellulose dans les résidus racinaires des cultures, déterminés par la méthode d'extraction par des acides (sauf les valeurs marquées par \*). Les valeurs sont exprimées en % de MS. \_\_\_\_\_ 43
- Tableau 10 – Valeurs initiales des pools de carbone pour les deux séries. \_\_\_\_\_ 45

- Tableau 11 – Contenus en carbone des pools stabilisés au jour 1 du dernier cycle de la phase de stabilisation. Comparaison des valeurs obtenues pour les différentes valeurs initiales considérées. Les valeurs contenues sous l’intitulé « Nombre de cycles » correspondent aux nombres de cycles nécessaires à la stabilisation de tous les pools lors de chaque simulation. \_\_\_\_\_ 46
- Tableau 12 – Récapitulatif de l’ordre de stabilisation des différents réservoirs de carbone pour la simulation « Lonzée ». \_\_\_\_\_ 47
- Tableau 13 – Valeurs des constantes de décomposition des différents pools, classées par ordre décroissant. \_\_\_\_\_ 47
- Tableau 14 – Paramètres et variables de forçage sur lesquels l’analyse de sensibilité a porté. Ces valeurs sont valables pour une culture de blé d’hiver, en référence aux valeurs répertoriées au tableau 5 du chapitre « Initialisation des variables de forçage et des paramètres ». PV représente la variation au sein de la plage de chaque paramètre. \_\_\_\_\_ 52
- Tableau 15 - Tableau récapitulatif des sensibilités (S) induites au modèle par chaque paramètre et pour chaque réservoir, dans le cas de l’analyse à long terme. \_\_\_\_\_ 58
- Tableau 16 - Tableau récapitulatif des sensibilités (S) induites au modèle par chaque paramètre et pour chaque réservoir, dans le cas de l’analyse à court terme. \_\_\_\_\_ 58
- Tableau 17 – Classement des paramètres et variables de forçage par ordre de sensibilité décroissante pour l’analyse à long terme. \_\_\_\_\_ 59
- Tableau 18 - Classement des paramètres et variables de forçage par ordre de sensibilité décroissante pour l’analyse à court terme. \_\_\_\_\_ 61
- Tableau 19 – Classement des paramètres par importance globale dans le modèle. 61