

# Micro-Organismes et Matière Organique du Sol (modèle MOMOS)

## Bilan de 20 ans de modélisation basée sur le traçage isotopique *in situ*

M. Pansu<sup>(1)</sup>, L. Sarmiento<sup>(2)</sup> et P. Bottner

*In memoriam* Pierre Bottner, CEFE-CNRS, U. de Montpellier, France, décédé le 15 octobre 2006.

1 UMR Eco&Sols IRD-CIRAD-INRA-Supagro, U. de Montpellier, France,

2 ICAE, U. de Los Andes, Mérida, Venezuela

### RÉSUMÉ

Outils prévisionnels de la durabilité des écosystèmes et du changement global, les modèles à compartiments permettent de prédire les flux échangés entre matières organiques d'origine végétale ou microbienne du sol ainsi que les transferts vers la phase minérale en direction de l'atmosphère, la biosphère et l'hydrosphère. Sous l'hypothèse du mélange parfait, les traceurs isotopiques permettent la mesure de ces flux avec une valeur initiale connue du contenu de chaque compartiment. La technique d'enfouissement de résidus marqués *in situ* en sac poreux en échange avec les matières non marquées et sous les conditions réelles d'évolution des sols avec enregistrement météorologique et modélisation complémentaire de l'état hydrique, s'avère particulièrement précise et riche en informations. Elle a été appliquée au Venezuela et en Bolivie avec des mesures de transfert  $^{14}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$  dans la phase minérale et la biomasse microbienne. Dans des milieux de haute montagne peu perturbés par l'homme, cinq modèles à compartiments incluant une proposition précédente du modèle MOMOS et le modèle RothC ont pu être calibrés sur les données isotopiques et soumis à une analyse de sensibilité. L'étude a conduit à la nouvelle version du modèle MOMOS (Micro-Organismes et Matière Organique du Sol, *Modelling Organic transformations by Micro-Organisms of the Soil*) centrée sur le fonctionnement microbien : (i) définition d'un nouveau mécanisme régulant la respiration microbienne, (ii) mortalité microbienne débutant les processus d'humification et (iii) croissance microbienne régulée par l'assimilation de matières labiles et stables d'origine végétale et microbienne. MOMOS présente aussi la particularité d'être régi par sept taux cinétiques optimaux (pour un facteur de réponse à la température et l'humidité = 1, dimension  $\text{t}^{-1}$ ) excluant tout autre type de paramètre. Ces taux étant tous liés à la température et l'humidité du sol, le modèle apparaît particulièrement sensible aux changements climatiques. D'autres liaisons pour sa généralisation ont été proposées avec la qualité des intrants et les propriétés du sol. Les traceurs et la modélisation ont permis de quantifier *in situ* la déposition de C par mortalité et exsudation racinaire et le renouvellement de C du sol induit par ces apports. En couplage avec des modèles d'eau du sol et de production végétale, MOMOS permet de comprendre et prévoir la restitution de la fertilité azotée par la jachère, émergeant ainsi comme un outil prévisionnel essentiel de la durabilité des écosystèmes. Le modèle calibré

sur deux systèmes de montagne a été validé sur six écosystèmes très contrastés d'un gradient altitudinal tropical. Il est maintenant établi que pour des apports de qualité égale, les seules variables régulant la dynamique de décomposition sont la température, l'humidité et le taux de respiration microbienne ( $k_{\text{resp}}$ ) liés aux propriétés du sol. Des relations de pédo-transfert, calculées depuis les huit sites d'étude, sont proposées pour relier  $k_{\text{resp}}$  soit à la texture soit au pH du sol. L'outil est ainsi disponible pour des approches cartographiques à l'échelle régionale s'intégrant à la prévision du changement global.

### Mots clés

Modélisation, fonctionnement microbien, traceurs isotopiques, changement global, agronomie durable.

### SUMMARY

#### **MODELLING ORGANIC TRANSFORMATIONS BY MICRO-ORGANISMS OF SOILS (MOMOS MODEL): result of 20 years of modelling based on in situ isotopic tracers.**

The compartment models appear as a useful tool to predict the sustainability of ecosystems and global change. They allow simulating the exchanged flows between soil organic materials of plant and microbial origin as well as the transfers through the mineral phase toward the atmosphere, biosphere and hydrosphere. Under the hypothesis of well-mixed reservoirs, isotopic tracers enable the measurement of these flows, knowing the initial value of each compartment. The technique of burying labelled materials in porous soil bags in contact with in situ materials in real conditions of soil evolution together with daily climatic recording, appears particularly rich and accurate. It was applied in Venezuela and Bolivia with measurements of  $^{14}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  transfers in mineral phase and into the microbial biomass. Five compartment models, including one previous version of MOMOS and Roth-C, have been calibrated using isotopic data from high mountain environments, poorly perturbed by human activities. Each model was also subjected to a sensitivity analysis. Finally, this study enabled to propose the new version of MOMOS (Modelling Organic transformations by Micro-Organisms of the Soil, Micro-Organismes et Matière Organique du Sol) that is centred on microbial functioning: (i) definition of a new mechanism to describe microbial respiration, (ii) humification processes beginning by microbial mortality, (iii) microbial growth regulated by assimilation of labile and stable organic matters of plant and microbial origin. MOMOS is controlled by only seven optimal kinetic rates (for optimal temperature and soil moisture, response function = 1, dimension  $t^{-1}$ ) excluding other type of parameters. All these rates being bound to soil temperature and moisture, the model appears particularly sensitive to climate change. Other equations have been proposed for model generalization, binding quality of organic input and soil texture. Tracers and modelling enabled to quantify in situ C deposition by roots (mortality and exudation) and resulting C turnover in soil. In coupling with soil water and production models, MOMOS enabled to understand and modelling the processes of recovering nitrogen fertility by fallow systems, emerging as an essential predictive tool of the sustainability of ecosystems. After calibration on the two mountain sites, the model has been validated on six much contrasted ecosystems of an altitudinal gradient. For inputs of equal quality, this study evidence that the only variables regulating the dynamic of decomposition are climate and microbial respiration rate ( $k_{\text{resp}}$ ) bound to soil properties. For model generalization, relationships of soil transfer, calculated from the eight studied sites, are proposed to link  $k_{\text{resp}}$  to soil texture or soil pH. The modelling tool is now available for its use at plot scale as well as to scale up at regional scale and to be integrated into global change studies.

### Key-words

Modelling, microbial functioning, isotopic tracers, global change, sustainable agronomy.

### RESUMEN

#### **MICRO-ORGANISMOS Y MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO (MODELO MOMOS): balance de 20 años de modelización basada en el marcaje isotópico in situ.**

Herramienta para la evaluación de la sostenibilidad agrícola y del cambio global, los modelos de compartimientos permiten la predicción de los flujos entre la materia orgánica del suelo de origen vegetal o microbiano y las transferencias hacia la fase mineral en dirección de la atmósfera, la biosfera y la hidrosfera. Bajo la hipótesis de la mezcla perfecta, los trazadores isotópicos permiten la medición de estos flujos conociendo el contenido inicial de cada compartimiento. La técnica de enterrar residuos marcados in situ en bolsitas porosas, en contacto con materiales no marcados y bajo condiciones reales de evolución del suelo, con registros meteorológicos y modelización complementaria del estado hídrico, se presenta como particularmente precisa y rica en información. Esta técnica ha sido aplicada en Venezuela y Bolivia con mediciones periódicas de las transferencias de  $^{14}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  hacia las fases minerales y a la biomasa microbiana. En los ambientes de alta montaña tropical poco perturbados por el hombre, cinco modelos de compartimientos, incluyendo una versión precedente de MOMOS y el modelo Roth-C, pudieron ser calibrados utilizando los datos isotópicos y sometidos a un análisis de sensibilidad. El estudio condujo a la nueva versión del modelo MOMOS (Micro-Organismos y Materia Orgánica del Suelo) centrado en el funcionamiento microbiano: (i) definición de un nuevo mecanismo de regulación de la respiración microbiana, (ii) la mortalidad microbiana como inicio del proceso de

humification y iii) el crecimiento microbiano regulado por la asimilación de materiales lábiles y estables de origen vegetal y microbiano. MOMOS presenta también la particularidad de estar regulado por siete tasas cinéticas definidas en condiciones óptimas (con un factor de respuesta a la temperatura y la humedad = 1, dimensión  $t^{-1}$ ) excluyendo cualquier otro tipo de parámetro. Estando todas las tasas reguladas por la temperatura y la humedad del suelo el modelo adquiere una sensibilidad particular para el análisis de los cambios climáticos. Para la generalización del modelo se proponen ecuaciones que relacionan diferentes parámetros del modelo con la calidad de las entradas y las propiedades del suelo. Los trazadores y la modelización permitieron cuantificar in situ la deposición de C por la mortalidad y la exudación de las raíces y el recambio de C inducido por estos aportes. El modelo, calibrado en dos sistemas de montaña, fue validado en seis ecosistemas muy contrastantes en un gradiente altitudinal tropical. En la actualidad queda establecido que para aportes de igual calidad, las únicas variables que regulan la dinámica de la descomposición son la temperatura, la humedad y la tasa de respiración microbiana ( $k_{resp}$ ), esta última determinada por las propiedades del suelo. Se proponen ecuaciones de pedotransferencia calculadas a partir de los ocho sitios estudiados para relacionar  $k_{resp}$  con la textura o el pH del suelo. La herramienta está actualmente disponible para su aplicación tanto a escala de parcela como a escala regional y para integrarla en la previsión del cambio global. Acoplado con modelos del agua en el suelo y de producción vegetal, MOMOS permite comprender y predecir la recuperación de la fertilidad nitrogenada en sistemas con periodos de descanso, surgiendo como una herramienta que puede ser de gran utilidad en la evaluación de la sostenibilidad de los ecosistemas.

### Palabras clave

Modelización, funcionamiento microbiano, trazadores isotópicos, cambio global, agricultura sostenible.

## INTRODUCTION

Les progrès de la physico-chimie analytique appliquée à l'étude du sol (Pansu et Gautheyrou, 2003; 2006), spécialement dans le domaine de l'analyse du carbone (Lal *et al.*, 2001) et les méthodes analytiques modernes de spatialisations (Chaplot *et al.*, 2001) ont permis des avancées importantes dans la connaissance des bilans organiques des sols terrestres. Par exemple, un bilan des contenus organiques et potentiels de stockage du C a été publié pour la France (Arrouays *et al.*, 2002) et pour le Brésil (Bernoux *et al.*, 2002; General coordination on global climate change, 2004). Ces méthodes ont l'intérêt de fournir un bon état des lieux mais ne permettent d'apprécier une dynamique que pour les sites où l'on dispose de données étalées dans le temps. Elles ne permettent pas l'accès à des études prévisionnelles de simulations selon plusieurs scénarii de gestion. Enfin elles ne renseignent pas sur les mécanismes régissant les transferts entre les compartiments organiques vivants, débris et métabolites dans le sol. La modélisation de bilans à partir des flux d'entrée et de sortie est une voie indispensable pour l'appréciation des dynamiques. Ainsi Hénin et Dupuis (1945) prédisaient l'évolution du carbone du sol par la différence entre entrée et sortie organique, une fraction  $k_1$  de l'entrée étant incorporée (coefficient isohumique) et une fraction  $k_2$  de l'humus étant minéralisée (taux de minéralisation). Ce modèle a été très utilisé, par exemple par Pieri (1989) pour les terres de

savane subsaharienne. Il demeure d'actualité pour les premières approximations. Cependant, l'estimation des coefficients  $k_1$  et  $k_2$  est fortement sujette à caution car elle fournit des valeurs moyennes sur des groupes de composés extrêmement divers, tels que hydrosolubles et lignine à l'entrée, polysaccharides microbiens et acides humiques en sortie. Le modèle de Hénin *et al.* (1959) était une première tentative de pallier ces insuffisances, mais il est resté longtemps une proposition théorique avant d'être validé par des essais de laboratoire (Pansu et Sidi, 1987) et de terrain (Andren et Katterer, 1997).

Le modèle Roth-C a été proposé par Jenkinson et Rayner (1977) pour décrire la dynamique de la matière organique du site expérimental de Rothamsted (Angleterre) en intégrant de nombreuses données disponibles, certaines depuis plus d'un siècle. Il instituait une première prise en compte simultanée du fonctionnement de cinq compartiments organiques: matières labiles et stables des apports, biomasse microbienne, matières humifiées labiles et stables. De nombreuses propositions de modèles à compartiments ont alors suivi, accompagnées marginalement d'autres approches telles que celles de Bosatta et Ågren (1985) ou Gignoux *et al.* (2001). Ces modèles à compartiments, dans lesquels se situe notre travail, sont maintenant les plus utilisés dans la prédiction de la dynamique de décomposition organique, partie essentielle du cycle du carbone et de l'azote. Ils fonctionnent avec deux groupes de paramètres (Manzoni and Porporato, 2007). Le premier groupe

rassemble des constantes de vitesse ou taux de décomposition par unité de temps du compartiment. Par analogie avec des lois de la cinétique chimique et biologique, ces constantes peuvent être liées à la température et à l'humidité du sol pour prendre en compte l'influence climatique. Le second groupe rassemble des fractions de partage des flux ( $r$  selon Manzoni and Porporato, 2007) à l'entrée des compartiments. Ces paramètres  $r$  sont plus mal définis, ils sont parfois appelés facteurs d'efficacité ou rapport du taux de carbone synthétisé dans un compartiment au taux de carbone brûlé comme source énergétique pour cette synthèse. La justification des valeurs attribuées aux paramètres  $r$  est souvent absente ou imprécise.

Si la biomasse microbienne (BM) est toujours considérée comme l'acteur de la décomposition, on peut distinguer les modèles qui la prennent en compte explicitement comme un ou plusieurs compartiments, et ceux qui ne la prennent en compte qu'indirectement dans la valeur des constantes de vitesse de décomposition. L'existence d'un ou plusieurs compartiments de BM et celle de paramètres  $r$  apparaissent donc une voie possible de classification des modèles de la littérature (tableau 1). Notre recherche expérimentale des deux dernières décennies s'est inscrite dans le constat qu'aucun des modèles proposés ne se rattachait vraiment à l'image communément admise du cycle organique: (i) la biomasse végétale est alimentée par le gaz carbonique atmosphérique et l'azote minéral du sol lors du processus de photosynthèse, (ii) cette biomasse restitue C et N au sol selon deux voies: par exsudation de métabolites labiles et par sénescence de nécromasse labile et stable, (iii) les sorties des divers compartiments d'origine végétale ou microbienne alimentent BM, (iv) la respiration microbienne alimente le puits de CO<sub>2</sub> vers l'atmosphère, (v) la mortalité microbienne produit des métabolites à nouveau consommés par BM ou stabilisés dans l'humus.

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à la dynamique globale du cycle C selon des modèles à deux, trois (Pansu et Sidi, 1987) puis cinq compartiments (Sallih et Pansu, 1993) et à la dynamique du cycle N (Pansu *et al.*, 1998). Les données expérimentales et les modèles nous ont aussi permis de quantifier une dynamique de la stabilité structurale (Sidi *et al.*, 1991) et de la capacité d'échange cationique (Pansu et de Boissezon, 1990) liée à celle des matières organiques, puis de modéliser la rhizodéposition en conditions contrôlées (Bottner *et al.*, 1999). Dans un deuxième temps, nous avons précisé la partie entrée des matières organiques du modèle (Transformation des Apports Organiques, modèle TAO) selon leurs caractéristiques biochimiques pour les transformations des formes du carbone (TAO-C; Thuriès *et al.*, 2001; Thuriès *et al.*, 2002) et de l'azote (TAO-N; Pansu et Thuriès, 2003; Pansu *et al.*, 2003).

Une fois résolu ce problème des dynamiques de Transformation des Apports Organiques d'origine végétale, la troisième étape de notre recherche résumée ci-dessous visait à préciser:

1 - les mécanismes de transfert entre compartiments organiques

d'origine microbienne par comparaison de justesse et de sensibilité de cinq alternatives de modèles;

2- l'influence du climat sur le fonctionnement microbien,

3 - l'influence du mode d'occupation du sol sur l'activité microbienne,

4 - l'influence de la qualité des intrants sur les processus de décomposition,

5 - l'influence du type de sol sur les dynamiques microbiennes,

6 - la quantification relative des types d'apports végétaux par sénescence ou exsudation,

7 - les mécanismes de restauration de la fertilité azotée par la jachère en relation avec l'activité microbienne.

Enfin, il était nécessaire de valider sur d'autres sites expérimentaux les propositions établies sur les sites de calibration de haute altitude où le fonctionnement microbien était supposé peu perturbé par l'action humaine. Par contraste, les parcelles de validation provenaient de milieux très divers d'un large gradient altitudinal. Si le modèle TAO avait pu être proposé d'après des données obtenues en conditions contrôlées sur des apports non marqués, les traceurs isotopiques <sup>14</sup>C et <sup>15</sup>N ont été les outils de choix pour ces études *in situ* plus complexes concernant les processus microbiens. L'article ci-dessous s'organise donc en:

- une partie « matériels et méthodes » résumant les expérimentations, sites, usage des traceurs isotopiques *in situ*, principaux outils de calcul et de contrôle statistique,
- un résumé de nos principaux résultats sur les 7 points présentés ci-dessus de la troisième étape de notre recherche expérimentale (pour la plupart déjà publiés individuellement plus en détail dans des revues internationales),
- un extrait de résultats en cours de publication plus complète concernant la calibration du modèle

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Sites expérimentaux

La base des études de calibration conduites essentiellement au Venezuela et plus ponctuellement en Bolivie depuis une vingtaine d'années a eu aussi une motivation environnementale et agroécologique. Elles ont été encadrées dans plusieurs projets de coopération bilatérale entre la France et le Venezuela et dans un projet européen concernant la puna de Bolivie et le paramo du Venezuela. Le système de référence utilisé dans un premier temps a été le paramo vénézuélien, relativement moins anthropisé que les systèmes de basse altitude, et dans lequel la modélisation du fonctionnement microbien lié au cycle du carbone et de l'azote présentait un intérêt théorique important. La puna bolivienne a été sélectionnée comme un autre système de montagne comparable au paramo en termes de température et systèmes de culture mais avec des caractéristiques très différentes en matière de séquestration du carbone: un climat beaucoup plus sec, des

**Tableau 1** - Nombre de paramètres  $r$  de partage des flux et de compartiments biomasse microbienne (BM) associés à quelques modèles usuels de la littérature.

**Table 1** - Number of  $r$  parameters for flow fractionations and of microbial biomass compartments associated to some usual models of literature data.

Modèle	Références	Nombre de $r$	Nombre de compart. BM	Pseudo-compartiments microbiens
Roth-C	Jenkinson et Rayner, 1977; Jenkinson, 1990	2	1	
Turnover through MB	Van Veen <i>et al.</i> , 1985	6	1	
Hurley pasture	Thornley et Verberne, 1989	4	1	
MOMOS 1	Sallih et Pansu, 1993	3	1	
Candy	Franko <i>et al.</i> , 1995	1	1	
Physical protection	Hassink et Whitmore, 1997	3	1	
Stics	Brisson <i>et al.</i> , 1998	4	1	
Daisy	Hansen <i>et al.</i> , 1991	3	2	
Century	Parton <i>et al.</i> , 1987	6	0	1 (Sol actif)
Ncsoil	Molina <i>et al.</i> , 1983	4	0	2 (Pool I labile; pool 2 resistant)
DNDC	Li <i>et al.</i> , 1994	4	2	
Continuous quality	Bosatta and Ågren, 1985		0	
Somm	Chertov et Komarov, 1997		0	
ITE forest	Thornley, 1991		0	
Camfor	Brack et Richards, 2002		0	
Mean residence time	Saggar <i>et al.</i> , 1996	0	1	
Exoenzyme activity	Schimmel et Weintraub, 2003	0	1	

sols pauvres en matière organique et moins acides que ceux du paramo (tableau 2).

La ceinture altitudinale Andine au-dessus de la ligne forestière entre 3000 et 4800 m d'altitude sous les conditions humides de sa partie Nord est constituée par le paramo, un écosystème de type alpin s'étendant au Venezuela, Colombie et Equateur. Le paramo est caractérisé par des sols riches en matière organique, ce qui explique probablement sa bonne résistance aux dégradations érosives malgré l'usage de surfaces cultivées sur fortes pentes (Llambi and Sarmiento, 1998; Sarmiento, 2000; Abadín *et al.*, 2002; Poulenard *et al.*, 2003). Une gestion conservatoire très suivie est fondamentale dans ces montagnes. Elles constituent les sources supérieures de captation d'eau et leur dégradation aurait des effets négatifs sur le cours inférieur très peuplé des

rivières jusque dans les plaines des forêts humides tropicales comme El Vigia au Venezuela ou les savanes saisonnières des Llanos à Barinas. Les sols du paramo séquestrent une quantité importante de carbone sur une profondeur de 0,5 à 1 mètre jouant par là un rôle bénéfique à l'échelle régionale sur le bilan global du carbone et il est important de bien comprendre les mécanismes de cette séquestration (Van Noordwijk *et al.* 1998; Niklaus and Falloon 2006). Ils abritent les seuls systèmes tropicaux soumis à stress cryothermiques dont la biodiversité est exceptionnelle (Vuilleumier et Monasterio, 1986). Ces systèmes fertiles sont assez largement occupés traditionnellement par des jachères longues pâturées de 7 à 10 ans alternant avec deux ans de culture de pomme de terre suivis d'un an de céréales. Ils sont actuellement soumis à transformation accélérée à agriculture

**Tableau 2** - Caractéristiques des parcelles des expériences de calibration.**Table 2** - Characteristics of the plots of the calibration experiment.

Sites	Gavidia (paramo vénézuélien)	Patacamaya (puna bolivienne)
Localisation	Parc national Sierra Nevada Merida	Altiplano central
Coordonnées	8°40' N; 70°55' W	17°15' S; 67°57' W
Altitude	3400 m	3789 m
Système de culture	Jachère longue pâturée (7 à 10 ans) alternant avec de courtes périodes de culture de pomme de terre (2 ans) et de céréales	Jachère longue pâturée (7 à 8 ans) alternant avec de courtes périodes de culture de pomme de terre (2 à 3 ans) et de céréales ou quinoa
Précipitation (mm)	1329	370
T moyenne (°C)	8,5	8,7
T min mensuelle (°C)	5	0,2
T max mensuelle (°C)	9	17,2
Nom du sol (WRB)	Regosol	Arenosol
Nom du sol (USA soil Taxonomy)	Humitropept	haplic xerosol
Profondeur du sol (cm)	70	30
Taux de cailloux (couche 0-10 cm, v/v)	0,26 ± 0,07	0,20 ± 0,14
Structure du sol	Poudreuse (à sec) et massive (humide)	Particulaire
Texture du sol	Argilo-limoneux, pierreux	Sableux, pierreux
Sable (%)	54 ± 4	79 ± 8
Limon (%)	31 ± 1	15 ± 4
Argile (%)	15 ± 5	6 ± 1
pH (H <sub>2</sub> O)	4,5 ± 0,2	6,6 ± 0,4
C (%)	9,9 ± 0,8	0,5 ± 0,2
N (%)	0,65 ± 0,15	0,06 ± 0,03
C:N ratio	15,3 ± 3,7	7,6 ± 4,9
HCC ( <i>humidité volumique à la capacité au champ</i> )	0,52 ± 0,04	0,35 ± 0,04
HPF ( <i>humidité volumique au point de flétrissement</i> )	0,28 ± 0,01	0,06 ± 0,01

intensifiée avec un recul des zones de jachère (Hofstede *et al.*, 2002). En ce sens, les modèles constituent un outil irremplaçable de compréhension du renouvellement de la fertilité par la jachère et de prévision des risques liés à l'intensification de leur gestion. Le modèle mis au point sur le paramo et la puna a ensuite été validé dans différents écosystèmes très variés d'un gradient altitudinal vénézuélien. Les expériences de validation utilisaient

le même type standard de paille marquée et étaient établies sur un large gradient altitudinal vénézuélien comprenant divers types d'écosystèmes et de sols (*tableau 3*).

## Incubations *in situ* avec traceurs isotopiques $^{14}\text{C}$ et $^{15}\text{N}$

Les expériences utilisaient comme matériau de référence marqué une ancienne variété de blé de printemps (Florence Aurore) obtenue au Cefe-Cnrs de Montpellier (France) par croissance en conditions contrôlées de marquage  $^{14}\text{CO}_2$  atmosphérique et  $^{15}\text{N}$  de la solution du sol (Pansu *et al.* 2004; 2007; Bottner *et al.*, 2006). Le but de l'expérimentation était d'étudier les transformations *in situ* des matériaux marqués mélangés à du sol dans des sacs poreux enfouis superficiellement dans la couche arable 5-10 cm où l'activité biologique était supposée maximale. Pour chaque parcelle expérimentale, un échantillon de sol provenant de la couche 0-10 cm était homogénéisé et séché à l'air, puis divisé en 40 sous-échantillons de 150 g. Une quantité précise de paille marquée était mélangée à chaque sous-échantillon (Pansu *et al.*, 2004; 2007; Bottner *et al.*, 2006).

Le mélange sol-paille était ensuite placé dans des sacs polyester 10 x 8 cm scellés de maille 1 mm sur la face supérieure (pour permettre la pénétration des racines et de la faune) et 0,5 mm sur la face inférieure (pour éviter les pertes de matériau à l'échantillonnage). Les sacs étaient placés horizontalement dans la couche 5-10 cm et couverts avec la couche 0-5 cm. Comme le sol avait été séché à l'air, il était humidifié (poids d'eau pour amener l'humidité à la moitié de l'eau utile du sol) par pulvérisation d'eau après mise en place des sacs. Les expériences s'étendaient sur deux ans ou plus selon l'altitude. Neuf échantillonnages (plus l'échantillon initial) étaient effectués au cours du temps sur cette période d'incubation avec 4 répétitions à chaque échantillonnage.

Pour les expériences de calibration des modèles, les variables testées pour leur influence sur les mécanismes de transformation  $^{14}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$  étaient:

- la qualité de la paille marquée apportée: deux types de pailles étaient utilisés: (N+) riche en N de rapport C:N=26,8 obtenue par croissance à la concentration non diluée de nutriments et récoltée au début du mûrissement de l'épi, (N-) matériau pauvre en N de rapport C:N= 130 obtenu par croissance sur une solution nutritive diluée et récoltée à complet mûrissement des épis;
- le temps de jachère lié à l'évolution possible du potentiel de décomposition des micro-organismes: parcelles de 2 ans et 7 ans de jachère;
- le climat et le type de sol: pour cela des expériences étaient conduites simultanément sur la puna de l'altiplano Bolivien, avec des conditions de température et type d'occupation des sols proche du paramo Vénézuélien mais avec une pluviométrie et un type de sol très différents (tableau 2).

## Mesures

Sur chaque site, les données climatiques journalières des stations climatiques les plus proches ont été collectées: températures minimale et maximale de l'air, pluviométrie et radiation ainsi que pour certains sites pression de vapeur et vitesse du vent.

A chaque échantillonnage, le sol de chaque sac était homogénéisé, et quatre sous-échantillons de 5 g étaient séchés à 105°C pour la mesure d'humidité, d'autres sous-échantillons étaient prélevés pour les analyses de:

- biomasse microbienne BM-C et BM- $^{14}\text{C}$  (4 répétitions de terrain 2 répétitions analytiques),
- BM-N et  $^{15}\text{N}$  (4 répétitions de terrain),
- C total et  $^{14}\text{C}$  total du sol (4 x 8 répétitions),
- N total et  $^{15}\text{N}$  total (4 x 2 répétitions).

La BM était mesurée selon la méthode de fumigation-extraction (Brookes *et al.*, 1985) avec 20 g de sol et 150 mL de

**Tableau 3** - Parcelles des expériences de validation.

**Table 3** - Plots of the validation experiments.

Site	Ecosystème typique	Altitude m	Température moyenne annuelle °C	Pluviométrie annuelle mm	Type de sol (WRB)
El Vigia	forêt tropicale humide	65	27,4	1826	Inceptisol
Barinas	savane saisonnière	165	26,4	1462	Alfisol
Tovar	forêt saisonnière de montagne	780	23,0	1112	Mollisol
Mérida	forêt à nuage	1800	17,4	1992	Inceptisol
Gavidia (autre parcelle que calibration)	paramo andin	3400	8,9	1305	Inceptisol
El Banco	paramo d'altitude	3968	5,5	790	Entisol

solution d'extraction  $K_2SO_4$  0,5 mol L<sup>-1</sup>. <sup>14</sup>C était mesuré sur les extraits par comptage à scintillation liquide (Tricarb 500, Packard), N et <sup>15</sup>N étaient mesurés par la méthode Kjeldahl et le couplage CHN/spectrométrie de masse (Finnigan delta S). Le facteur correctif pour l'estimation BM-C  $k_{EC}$  était 0,45 (Joergensen, 1996), et pour le N  $k_{EN}$  était 0,54 (Joergensen and Mueller, 1996). Le C et <sup>14</sup>C totaux du sol étaient mesurés au Carmographe 12A (Wösthoff) couplé avec un comptage à scintillation (Bottner et Warembourg, 1976). N et <sup>15</sup>N totaux étaient mesurés par couplage CHN/ spectrométrie de masse.

Les analyses biochimiques de la paille apportée étaient réalisées par la méthode de van Soest *et al.* (1991) et les analyses totales de C et <sup>14</sup>C, N et <sup>15</sup>N étaient effectuées selon les mêmes procédures que pour les échantillons de sols.

## Outils de calcul

Quatre types de modèles étaient développés ou utilisés dans ces études :

- modèle SAHEL de gestion de l'eau du sol (Penning de Vries *et al.*, 1989), basé sur deux versions de calcul de l'évapotranspiration potentielle selon les données climatiques disponibles, une version simplifiée utilisant les données de température maximale et minimale journalières, une version plus élaborée prenant en plus en compte la vitesse du vent et la pression de vapeur d'eau (FAO, 1998). Il était calibré sur les mesures d'humidité des échantillons des sacs et utilisé en couplage avec tous les autres modèles de l'expérimentation.
- modèle LINTUL de production de pomme de terre adapté et calibré par K. Metsellaar, (Programme Européen Tropandes, U. Wageningen, Pays-Bas, comm. pers.) avec la prise en compte des résultats de Hijmans *et al.* (2003).
- modèle FAPROM de production primaire des jachères (Martineau et Saugier, 2006; 2007),
- modèle de décomposition MOMOS dont nous détaillons ci-dessous les étapes et résultats de sa mise au point comparative, et de son calibrage lié au climat, au mode d'occupation du sol, à la qualité des apports organiques et aux propriétés du sol.

Tous les modèles étaient programmés sur la plateforme VENSIM (Ventana Systems, Inc., Belmont, MA 02178, USA, <http://www.vensim.com>) Les comparaisons de variance utilisaient les tests classiques de Cochran, Hartley et de l'étendue. Les erreurs standard moyennées et intervalles de confiance des mesures étaient calculés d'après les résidus des analyses de variance. Les comparaisons de justesse entre modèles utilisaient des tests F sur les sommes de carrés des résidus entre valeurs mesurées et prédites. Les tests de robustesse utilisaient des analyses de sensibilité à la variation des paramètres (Monte-Carlo simulations).

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Définition et calibration du modèle MOMOS

#### Etude comparative

La *figure 1* extraite de Pansu *et al.* (2004) montre les cinq versions du modèle MOMOS qui ont pu être comparées en utilisant (i) les données d'évolution des traceurs isotopiques totaux, (ii) les données concernant le transfert des traceurs dans le compartiment microbien, (iii) des analyses de sensibilité de la réponse des modèles à des variations sur les paramètres d'entrée. La partie gauche des cinq modèles de la *figure 1* programmant la répartition de la nécromasse NC dans un compartiment labile VL et stable VS était gérée par nos études antérieures de laboratoire ayant abouti à la proposition du modèle TAO-C (Thuriès *et al.*, 2002). Dans l'étude décrite ici, il s'agissait de proposer le diagramme de flux le plus adapté à la prédiction des échanges entre les compartiments microbiens (BM) ou d'origine microbienne: humus H, humus labile HL, humus stable HS, représentés dans la partie droite des 5 schémas conceptuels de la *figure 1*. La valeur initiale de ces compartiments est égale à 0 dans nos expérimentations, celle du compartiment nécromasse végétale NC étant égale à la quantité de traceurs <sup>14</sup>C et <sup>15</sup>N apportée.

Nous avons proposé antérieurement le modèle MOMOS-2 (*figure 1*) pour la prédiction du cycle C (Sallih et Pansu, 1993) et N (Pansu *et al.*, 1998) à partir d'études de traceurs isotopiques en conditions contrôlées de laboratoire. MOMOS-2 nous a servi de base de départ pour cette étude en conditions naturelles au Venezuela. Il décrit le flux de matières d'origine végétale se répartissant dans :

- un compartiment microbien BM pour une fraction  $P_{MB}$ ,
- un compartiment humifié labile HL pour une fraction  $P_{HL}$ ,
- un compartiment humifié stable pour une fraction  $P_{HS}$ ,
- une perte par minéralisation en  $CO_2$ -<sup>14</sup>C pour le carbone de la fraction complémentaire  $1 - P_{MB} - P_{HL} - P_{HS}$

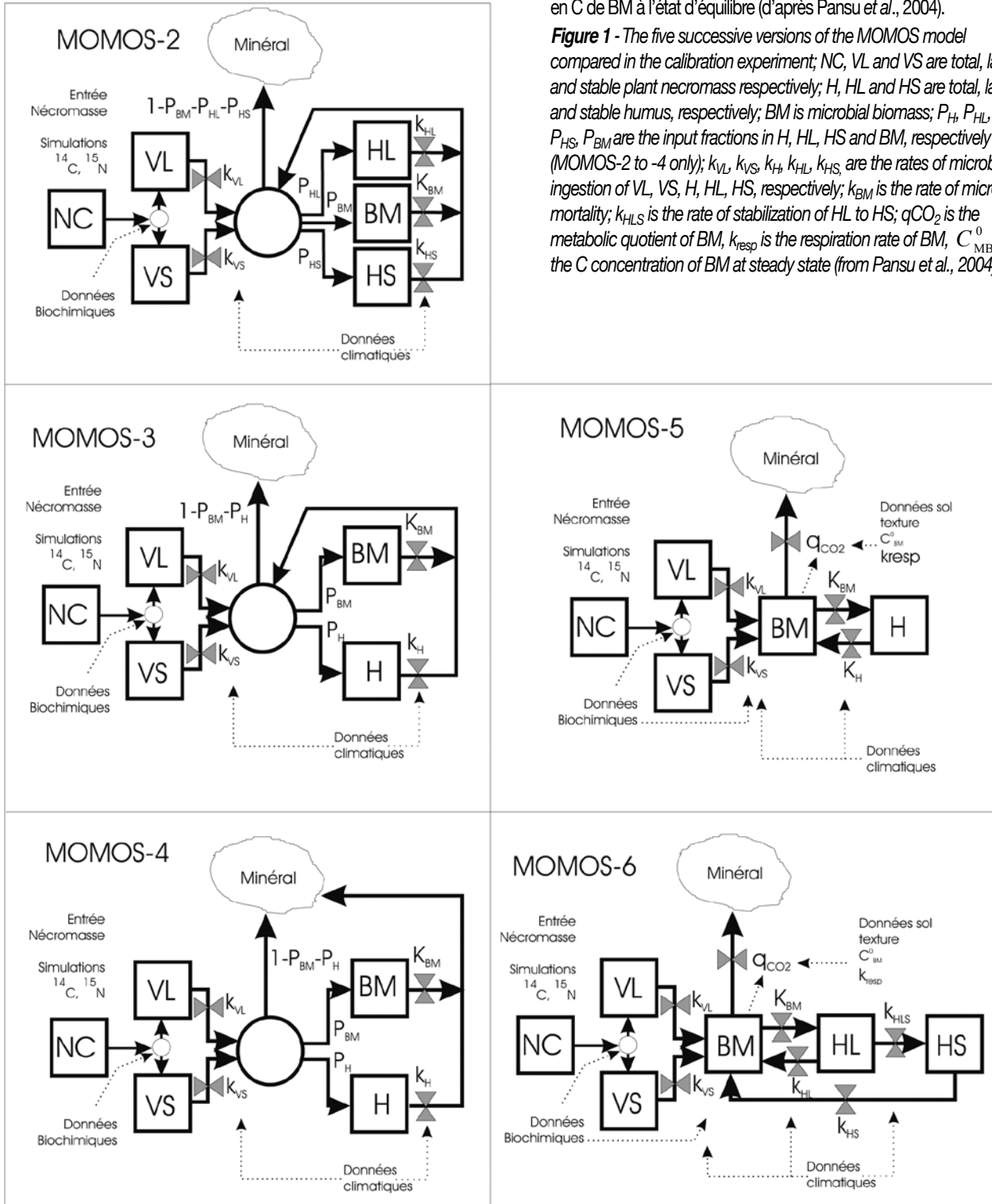
MOMOS-2 comportait donc 8 paramètres dont 5 taux de décroissance du premier ordre  $k_{VL}$ ,  $k_{VS}$ ,  $k_{MB}$ ,  $k_{HL}$ ,  $k_{HS}$  (dimension t<sup>-1</sup>) liés à la température et l'humidité par des lois découlant de la cinétique chimique et 3 paramètres adimensionnels de type r (cf. introduction ci-dessus) de partage des flux:  $P_{MB}$ ,  $P_{HL}$ ,  $P_{HS}$ .

Dans un deuxième temps, nous nous sommes interrogés sur la validité d'une simplification de MOMOS-2 en MOMOS-3 dans les conditions expérimentales de terrain. MOMOS-3 propose un regroupement des compartiments humifiés labile HL et stable HS en un seul compartiment humique H. Sa formulation est équivalente à celle du modèle Roth-C (Jenkinson, 1990).

Dans un troisième temps, nous avons testé la validité d'une simplification de MOMOS-3/Roth-C en MOMOS-4 (*figure 1*) selon un diagramme de flux supprimant le renouvellement à partir de la décomposition des matières microbiennes.



**Figure 1** - Les cinq versions comparées du modèle MOMOS dans l'expérience de calibration ; NC, VL et VS représentent respectivement la nécromasse végétale totale, labile et stable ; H, HL et HS représentent respectivement l'humus total, labile et stable ; BM représente la biomasse microbienne ;  $P_H, P_{HL}, P_{HS}, P_{BM}$  sont les fractions d'entrée dans les compartiments respectifs H, HL, HS et BM (MOMOS-2 à -4 uniquement) ;  $k_{VL}, k_{VS}, k_H, k_{HL}, k_{HS}$  sont les taux d'assimilation microbienne des compartiments respectifs VL, VS, H, HL, HS ;  $k_{BM}$  est le taux de mortalité microbienne ;  $k_{HLS}$  est le taux de stabilisation de HL en HS ;  $qCO_2$  est le quotient métabolique de BM ;  $k_{resp}$  est le taux de respiration de BM ;  $C_{MB}^0$  est la concentration en C de BM à l'état d'équilibre (d'après Pansu et al., 2004).



**Figure 1** - The five successive versions of the MOMOS model compared in the calibration experiment; NC, VL and VS are total, labile and stable plant necromass respectively; H, HL and HS are total, labile and stable humus, respectively; BM is microbial biomass;  $P_H, P_{HL}, P_{HS}, P_{BM}$  are the input fractions in H, HL, HS and BM, respectively (MOMOS-2 to -4 only);  $k_{VL}, k_{VS}, k_H, k_{HL}, k_{HS}$  are the rates of microbial ingestion of VL, VS, H, HL, HS, respectively;  $k_{BM}$  is the rate of microbial mortality;  $k_{HLS}$  is the rate of stabilization of HL to HS;  $qCO_2$  is the metabolic quotient of BM,  $k_{resp}$  is the respiration rate of BM,  $C_{MB}^0$  is the C concentration of BM at steady state (from Pansu et al., 2004).

Dans un quatrième temps, nous avons testé une reformulation plaçant la biomasse microbienne BM au centre du diagramme de flux. Dans MOMOS-5 (*figure 1*), BM croît par ingestion de débris végétaux labiles VL (taux d'ingestion  $k_{VL}$ ) et stables VS (taux d'ingestion  $k_{VS}$ ) ainsi que de produits humifiés H (taux d'ingestion  $k_H$ ). BM décroît par mortalité (taux de mortalité  $k_{BM}$ ) et surtout par respiration selon une loi que nous avons proposée pour modéliser le quotient respiratoire microbien  $q_{CO_2}$  en le reliant aux variations de BM (la respiration des microorganismes augmente proportionnellement à leur croissance) et au taux de respiration  $k_{resp}$  (dimension  $t^{-1}$ ), introduisant par là un terme de non linéarité (Manzoni et Porporato, 2007) non préjudiciable à la linéarité effective des prédictions (Corstanje and Lark, 2008).

Enfin, dans un cinquième temps, nous avons proposé une complexification de MOMOS-5 en MOMOS-6 exprimant une lente transformation de l'humus labile HL en humus stable HS régi par un taux de stabilisation  $k_{HLS}$ , assumant pour ce seul processus une origine chimique plutôt que microbienne.

Du point de vue de leur formulation mathématique, MOMOS-5 et MOMOS-6 ont la particularité originale de n'avoir qu'un seul type de paramètres: des constantes de vitesses du premier ordre liées au climat et autres conditions environnementales. Les autres paramètres adimensionnels de partage des flux de MOMOS-2 à MOMOS-4 (et plus généralement de tous les autres modèles à compartiments de la littérature, cf. paramètres  $r$  en introduction ci-dessus) ne sont pas nécessaires dans MOMOS-5 et -6.

### Choix du modèle

La première étape des simplifications proposées qui consistait à réduire le nombre de compartiments (MOMOS-2 à -3) et à supprimer un processus de recyclage (MOMOS-3 à -4) a été validée car elle ne modifiait pas significativement la justesse des prédictions aussi bien pour  $^{14}C$  et  $^{15}N$  totaux que pour  $^{14}C$  et  $^{15}N$  microbiens. L'étape suivante était centrée sur les processus associés à l'activité microbienne considérée comme le compartiment-clé des transformations organiques. Elle a pu être validée en montrant une nouvelle dynamique de fonctionnement de ce compartiment microbien (*figure 2*) prédisant nos données plus précisément (*test F*, cf. *Outils de calcul ci-dessus*) que les autres modèles testés. Cette nouvelle dynamique apparaît plus en accord avec les connaissances actuelles de l'écologie microbienne: brusque pic d'augmentation quantitative de la biomasse microbienne avec l'assimilation des composés labiles de l'apport, décroissance rapide de ce pic du fait de l'activité accrue de la respiration microbienne. Au contraire dans les versions MOMOS-2 à -4 comme dans d'autres modèles précédents de la littérature, le maximum de transfert  $^{14}C$  vers le compartiment microbien était modélisé à seulement deux ou trois mois après le début d'incubation soit bien après la disparition des composés labiles de l'apport. Par quoi une telle croissance tardive pourrait-elle être alimentée? Utilisant seulement des constantes de vitesse liées à la température et l'humidité du sol,

MOMOS-5 et -6 apparaissent comme particulièrement sensibles au changement climatique. En outre, les analyses de sensibilité ont montré que les prédictions MOMOS-2 à -4 fluctuent largement avec de faibles variations imposées aux valeurs des paramètres  $r$  ( $P_{MB}$ ,  $P_{HL}$ ,  $P_{HS}$ ) de partage des flux absents des versions MOMOS-5 et -6. Ces paramètres de partage étant des constantes non liées aux variables environnementales, notre étude met en doute l'utilité réelle de ce type de modèles dans les programmes de changement global. Hormis le fait qu'aucun paramètre de partage de flux n'est utilisé dans MOMOS-5 et -6, les analyses de sensibilité ont montré une robustesse satisfaisante des prédictions total- $^{14}C$  et  $^{15}N$  et BM- $^{14}C$  et  $^{15}N$  à des fluctuations imposées aux constantes de vitesse. Dans cette expérience de calibration, les deux versions MOMOS-5 et -6 permettaient une amélioration significative de la prédiction de nos données expérimentales. L'amélioration des prédictions MOMOS-6 par rapport à MOMOS-5 n'était pas significative sur des incubations de deux ans, mais ce modèle a pourtant été proposé pour prédire les transformations à plus long terme prenant en compte les lentes transformations moléculaires des composés humiques dans les processus de séquestration du carbone. La *figure 3* représente le nouveau modèle MOMOS en couplage avec le modèle d'eau du sol SAHEL et le modèle de production des jachères FAPROM.

### Influence du climat sur les processus microbiens

Cette influence est prise en compte par le calcul d'un facteur multiplicatif journalier  $f(T)f(\theta)$  de tous les paramètres du modèle.  $f(T)$  est le facteur multiplicatif de température ici assimilé à la loi exponentielle:

$$f(T) = Q_{10}^{(T - T_{opt})/10}$$

où  $T$  est la température du sol (couche 0-10 cm) assimilée à la température de l'air,  $T_{opt}$  est la température de décomposition optimale,  $Q_{10}$  est le taux d'accroissement quand  $T$  augmente de 10 °C;  $f(\theta)$  est la fonction de correction d'humidité standardisée par la capacité maximale de rétention d'eau du sol (Water holding capacity WHC):

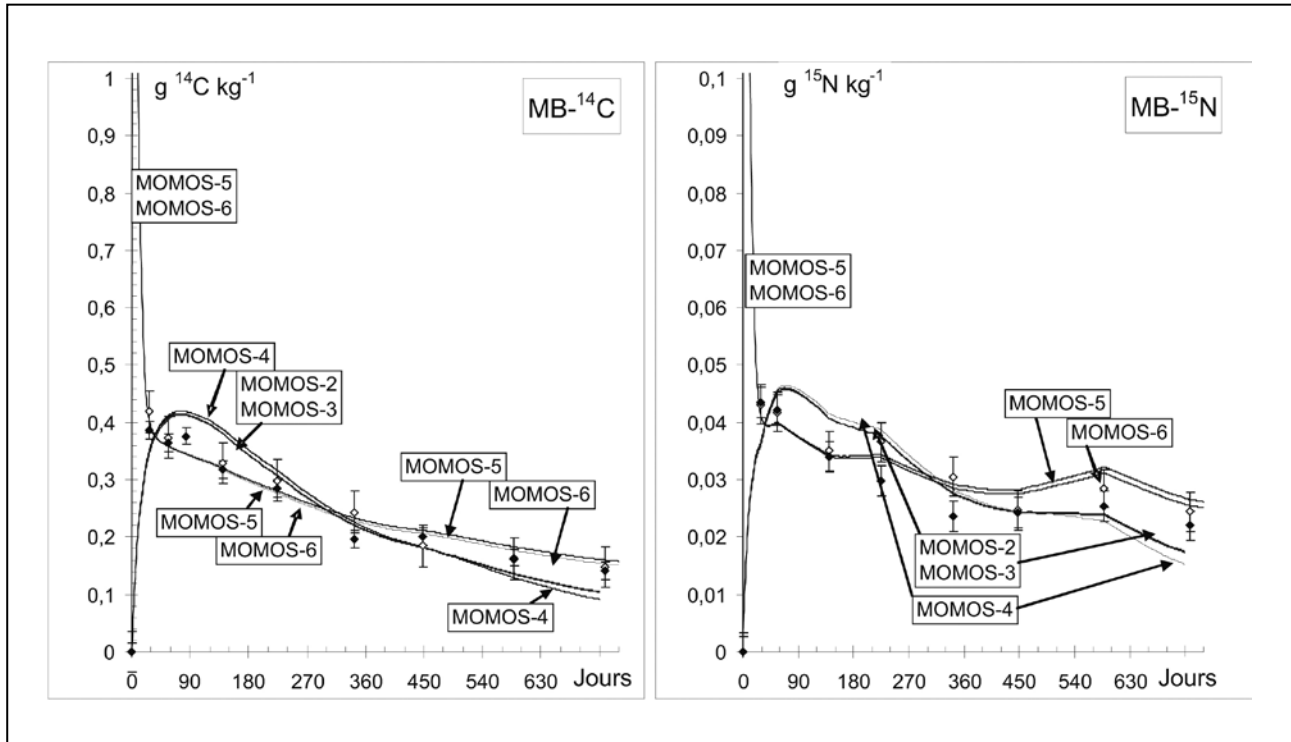
$$f(\theta) = \frac{\theta}{WHC}$$

L'humidité du sol  $\theta$  était prédite par le modèle Sahel (Penning de Vries *et al.* 1989). La justification du choix de ces fonctions de correction de température et d'humidité est discutée dans Pansu *et al.* (2009b).

La *figure 4* montre l'influence du climat sur les processus de décomposition dans les deux sites de calibration du paramo vénézuélien et de la puna bolivienne. Le facteur correctif global  $f(T)f(\theta)$  varie entre 0 (où les processus de transformation sont

**Figure 2** - Prédictions des modèles (lignes) et données mesurées de  $BM^{-14}C$  et  $-^{15}N$  pour deux séries de données expérimentales de l'expérience de calibration dans le paramo Vénézuélien (points  $\blacklozenge$  = jachère d'un an,  $\diamond$  = jachère de 7 ans) avec intervalles de confiance à 95 % (9 échantillonnages 4 répétitions de terrain); d'après Pansu *et al.* (2004).

**Figure 2** - Model predictions (lines) and measured values of  $BM^{-14}C$  and  $-^{15}N$  in two series of experimental data of the calibration experiment in the Venezuelan paramo (points  $\blacklozenge$  = one year fallow plot,  $\diamond$  = 7 year fallow plot) with 95 % confidence intervals (9 sampling occasions 4 field replicates); from Pansu *et al.* (2004).



entièrement stoppés) et 1 (où les processus sont à leur vitesse maximale). Quasi quotidiennement, le facteur correctif est plus proche de 1 dans le paramo humide que dans la puna où une valeur très faible du facteur dans les longs hivers secs de cet écosystème, bloque pratiquement tous les processus de décomposition. D'un point de vue strictement climatique, la minéralisation devrait donc être plus faible dans la puna que dans le paramo. Or, c'est l'inverse qui est observé: les sols sableux de la puna sont très pauvres en carbone (de l'ordre de 0,5 % C) alors que les sols du paramo sont organiques et stockent environ 10 % de C. Il fallait donc rechercher un autre facteur susceptible d'inverser cet effet climatique en terme de séquestration du C.

### Influence de l'état d'occupation du sol et de la qualité de l'apport sur les processus de décomposition

Dans les deux systèmes Bolivien et Vénézuélien, il n'a pas été détecté d'influence significative du temps de jachère sur les processus de décomposition, comme on peut le voir sur l'exemple

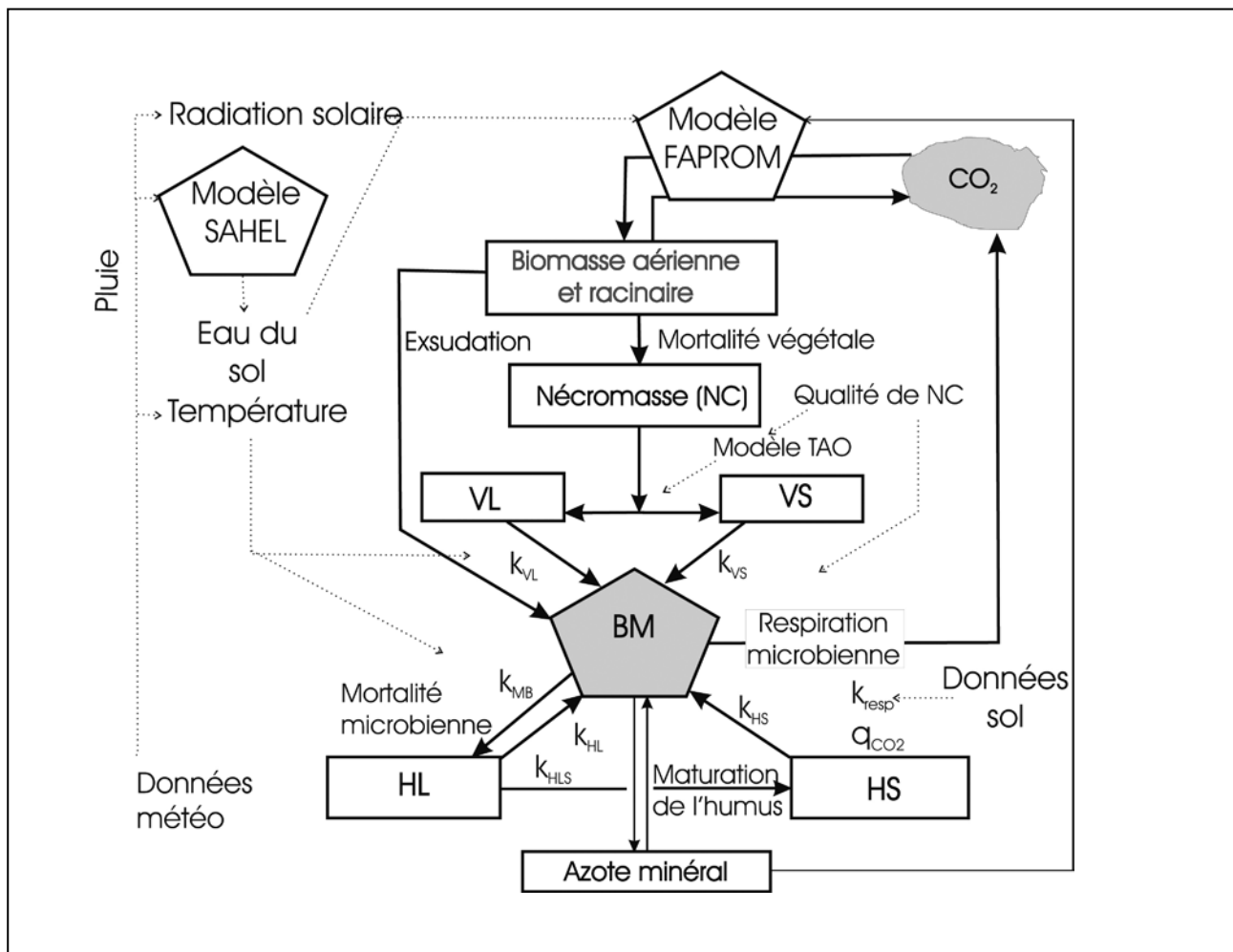
de la *figure 5* représentant l'évolution du <sup>15</sup>N total (minéralisation accrue entre 60-270 jours d'incubation dans le cas de la jachère jeune de la puna, mais valeurs non significativement différentes aux autres temps) et du rapport <sup>14</sup>C/<sup>15</sup>N total. On peut donc dire que le potentiel de décomposition ne varie pas significativement avec les changements de la biodiversité microbienne dans ces systèmes.

Par contre, on note une nette influence de la qualité de la paille apportée (*figure 5*) et des relations ont été proposées (Bottner *et al.*, 2006) liant:

- composition biochimique et fraction stable de l'apport (Thuriès *et al.*, 2002);
  - rapport C:N de l'apport et taux d'alimentation microbienne des compartiments végétaux;
  - rapport C:N de l'apport et taux de mortalité microbienne.
- L'ensemble des relations est résumé dans le *tableau 4*.

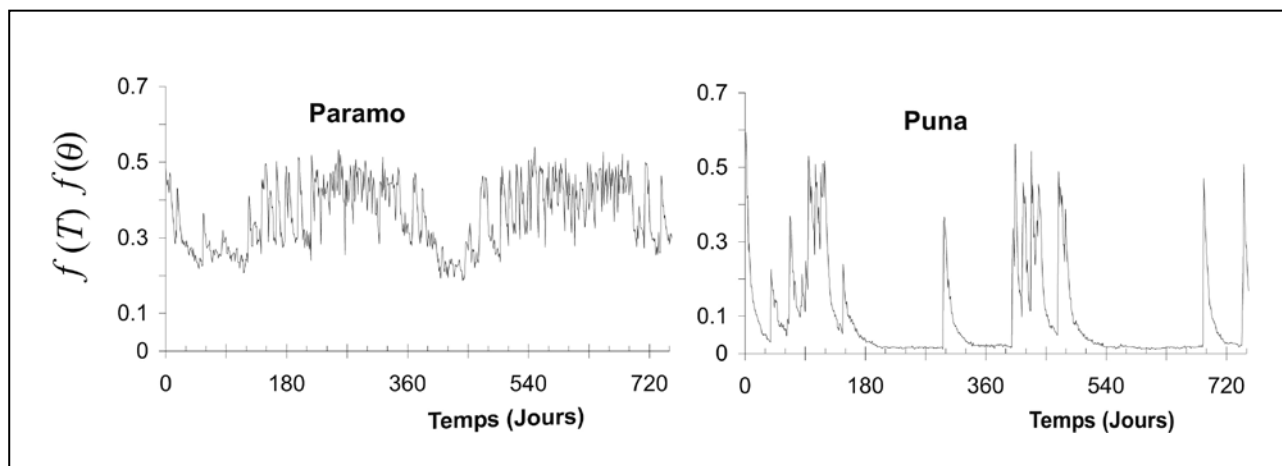
**Figure 3** - Le modèle proposé MOMOS ici couplé avec les modèles d'eau du sol SAHEL et le modèle de production végétale des jachères FAPROM (Pansu et al., 2009a); VL, VS représentent respectivement la nécromasse végétale (NC) labile et stable; HL et HS représentent l'humus labile et stable; BM représente la biomasse microbienne;  $q_{CO_2}$  est le quotient métabolique de BM;  $k_{resp}$  est le taux de respiration de BM;  $C_{MB}^0$  est la concentration en C de BM à l'état d'équilibre;  $k_{BM}$  est le taux de mortalité de BM;  $k_{VL}$ ,  $k_{VS}$ ,  $k_{HL}$ ,  $k_{HS}$  sont les taux d'ingestion respectifs par BM de VL, VS, HL et HS;  $k_{HLS}$  est le taux de stabilisation de HL en HS. Le partage de NC en VL et VS est régulé par le modèle TAO (Transformation des Apports Organiques, Thuriès et al., 2002).

**Figure 3** - The proposed model MOMOS here coupled with the soil water model SAHEL and the fallow production model FAPROM (Pansu et al., 2009a); VL, VS are the labile and stable plant necromass (NC), respectively; HL and HS are the labile and stable humus, respectively; BM is the microbial biomass;  $q_{CO_2}$  is the metabolic quotient of BM,  $k_{resp}$  is the respiration rate of BM,  $C_{MB}^0$  is C concentration of BM at steady state,  $k_{BM}$  is the mortality rate of BM;  $k_{VL}$ ,  $k_{VS}$ ,  $k_{HL}$ ,  $k_{HS}$  are the microbial ingestion rates of VL, VS, HL and HS, respectively;  $k_{HLS}$  is the stabilization rate of HL to HS. Split of NC to VL and VS is regulated by the TAO model (Transformation of Added Organic matters, Thuriès et al., 2002).



**Figure 4** - Influence du climat sur les processus de décomposition dans le paramo vénézuélien et la puna bolivienne (Pansu *et al.*, 2007) ; en ordonnée évolution journalière du facteur climatique global (température et humidité du sol,  $f(T)f(\theta)$  du tableau 4) agissant sur tous les paramètres du modèle MOMOS.

**Figure 4** - Influence of climate on the decomposition processes in the Venezuelan paramo and the Bolivian puna (Pansu *et al.*, 2007); y-axis shows daily evolution of the global climatic factor (temperature and soil moisture,  $f(T)f(\theta)$  of table 3) acting on all parameters of the MOMOS model.



### Influence du type de sol sur la respiration microbienne

Différents essais d'optimisation ont montré que le seul paramètre permettant d'expliquer les différences observées entre les taux de carbone des sites du paramo et de la puna était le taux optimal (pour un facteur correctif d'humidité et de température égal à 1) de respiration microbienne  $k_{resp}$  optimisé plus de deux fois plus élevé dans la puna que dans le paramo. Bien que les facteurs climatiques soient beaucoup moins favorables à la décomposition dans la puna que dans le paramo (*figure 4*), dès qu'un peu d'eau est disponible les microorganismes y respirent mieux et minéralisent plus de carbone. Ceci est illustré par la prédiction journalière par MOMOS du quotient respiratoire de la biomasse microbienne qui peut prendre des valeurs très faibles en période sèche mais aussi des valeurs trois fois plus élevées que celle du paramo lorsque de l'eau est disponible (*figure 6*). De cette expérience de calibration, Pansu *et al.* (2006) proposaient une équation de liaison entre  $k_{resp}$  et le taux de fraction fine 0-20 mm du sol (*tableau 4*).

### Prédiction du renouvellement de C par les apports racinaires

Ce travail a nécessité un couplage entre MOMOS et FAPROM (*figure 3*), un modèle mis au point pour estimer la production primaire de jachère du paramo vénézuélien (Martineau et Saugier 2006; 2007). FAPROM prédit la production de biomasse, de

nécromasse sur pied et les entrées de C dans le sol depuis les nécromasses et l'exsudation racinaire. Il s'agissait de préciser trois nouvelles hypothèses (Pansu *et al.*, 2009a):

(1) la valeur des paramètres MOMOS (*tableau 4*) calibrée sur les transformations  $^{14}C$  pouvait être utilisée pour prédire les transformations du C total,

(2) ces prédictions pouvaient permettre de quantifier par simulation le stockage et le renouvellement de C par les nouveaux apports  $^{12}C$  des racines en contact avec les matériaux marqués des sacs de sol,

(3) les apports racinaires pouvaient être partagés (i) en mortalité racinaire dirigée vers les compartiments VL et VS, (ii) en exsudation racinaire modélisée comme source d'énergie immédiatement disponible pour le compartiment microbien BM.

Ces trois hypothèses ont été validées à l'exception de (2) dans le cas du sol humifère du paramo pour lequel l'amélioration des prédictions du C microbien ou total par l'apport racinaire n'était pas significative. Par contre, dans la puna, les prédictions étaient significativement améliorées par introduction des apports racinaires (*figure 7*). La méthode constitue donc, pour les sols où les stocks de C ne sont pas trop élevés, un nouvel outil prévisionnel d'estimation *in situ* des apports racinaires même en l'absence d'un modèle de production. Des voies de recherche ont été indiquées pour améliorer son applicabilité et sa précision. Ce travail a permis de prédire des temps de renouvellement de la moitié des compartiments labiles BM et HL d'environ 2 ans pour la puna et 35-80 ans pour le paramo. Les temps correspondants de renouvellement de la moitié du compartiment stable HS ont

**Tableau 4** - Les paramètres du modèle MOMOS et leurs liaisons proposées à la calibration avec le climat, la qualité des apports et la texture des sols.

**Table 4** - The parameters of the MOMOS models and their proposed bound at calibration to climate, quality of inputs and soil texture.

Paramètre MOMOS jour-1	Définition du paramètre	Valeurs et relations proposées	Définition des relations
$k_{VL}$	Taux d'assimilation de VL par BM	$f(T)f(\theta) \text{ MAX}(0,65-0,0019\eta_{NC}, 0,1)$	Climat ( $f(T)f(\theta)$ ) et rapport C:N de la nécromasse ( $\eta_{NC}$ )
$k_{VS}$	Taux d'assimilation de VS par BM	$f(T)f(\theta) \text{ MAX}(0,0037-0,000026\eta_{NC}, 0,00005)$	Climat et rapport C:N de la nécromasse
$k_{MB}$	Taux de mortalité de BM	$f(T)f(\theta) \text{ MIN}(0,42 -0,0012\eta_{NC}, 0,8)$	Climat et rapport C:N de la nécromasse
$k_{HL}$	Taux d'assimilation de HL par BM	0,05 $f(T)f(\theta)$	Climat
$k_{HS}$	Taux d'assimilation de HS par BM	0,00005 $f(T)f(\theta)$	Climat
$k_{resp}$	Taux de respiration de BM	$f(T)f(\theta) \text{ MAX}(0,127-0,0021F, 0,01)$	Climat et fraction 0-20 $\mu\text{m}$ du sol (F)
$k_{HLS}$	Taux de maturation de l'humus	0,0003 $f(T)f(\theta)$	Climat

pu être estimés à 300-500 ans pour la puna et 800-900 ans pour le paramo.

### Modélisation de la restauration de la fertilité azotée par la jachère

MOMOS peut être couplé avec divers modèles de production agricole ou naturelle ainsi qu'à divers modèles de physique et d'eau du sol. A titre d'exemple, le couplage *figure 3* de MOMOS avec FAPROM (production primaire des jachères) et SAHEL (eau du sol) permet la prédiction simultanée de l'évolution des divers compartiments organiques dans la litière, la couche 0-10 cm (labourée à l'araire lors des mises en culture) et de 3 couches plus profondes du sol. La *figure 8* représente la modélisation de la récupération de la fertilité azotée par la jachère prédite essentiellement par l'accumulation progressive d'azote dans le compartiment métabolites microbiens labiles HL. La litière et les diverses couches de sol appauvries lors de l'utilisation agricole réaccumulent progressivement des métabolites microbiens HL pour atteindre un maximum vers 7 à 8 ans de mise en jachère. Ce maximum prédit d'accumulation est le temps de jachère effectivement pratiqué dans les systèmes de culture traditionnels du paramo. L'enfouissement de la litière à la mise en culture (labour à l'araire) procure un apport supplémentaire d'azote dans la couche 0-10 cm. L'ensemble des réserves azotées décroît ensuite progressivement durant la phase ultérieure de mise en culture.

### Validation du modèle MOMOS

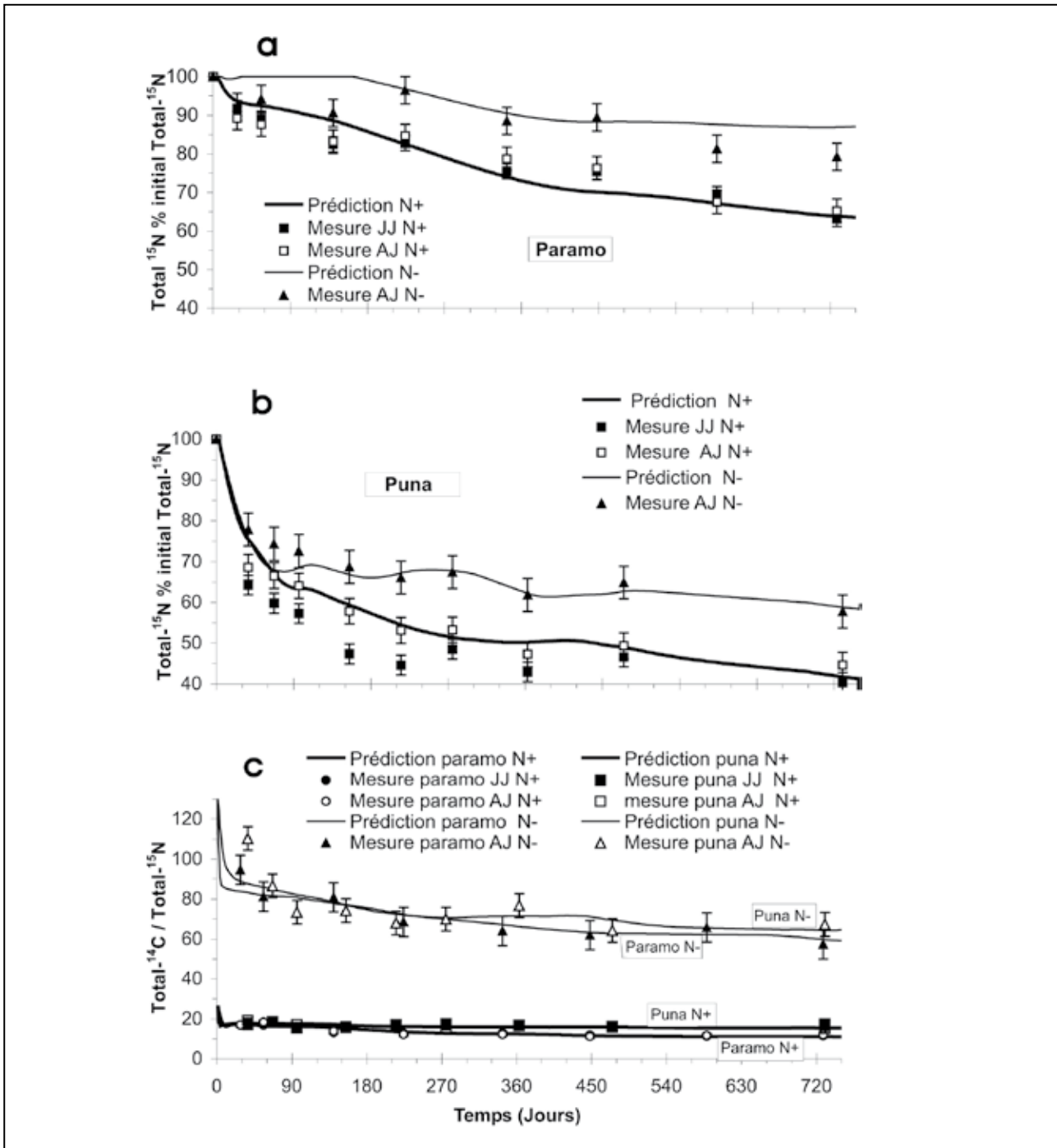
Ce travail a permis de valider les observations sur les différences de respiration microbienne entre les sites vénézuélien et bolivien d'altitude de l'expérience de calibration. Dans les six sites de l'expérience de validation (*cf. Sites d'étude ci-dessus*) pour une même qualité de matériel végétal marqué apporté, le modèle MOMOS a pu être appliqué en gardant constante la valeur optimale de tous les paramètres obtenus dans l'expérience de calibration et en changeant seulement :

- le facteur journalier de correction climatique,
- la valeur du taux optimal de respiration  $k_{resp}$

A titre d'exemple, la *figure 9* présente l'application du modèle aux données climatiques, de respiration microbienne et de transformation des formes du C pour le site de plaine de savane des llanos de Barinas, sous des conditions climatiques, pédologiques et d'occupation du sol particulièrement éloignées de celle des systèmes de montagne utilisés pour la calibration. De nouvelles fonctions de pédo-transfert sont proposées (Pansu *et al.*, 2009b) pour lier  $k_{resp}$  et les propriétés physico-chimiques du sol.

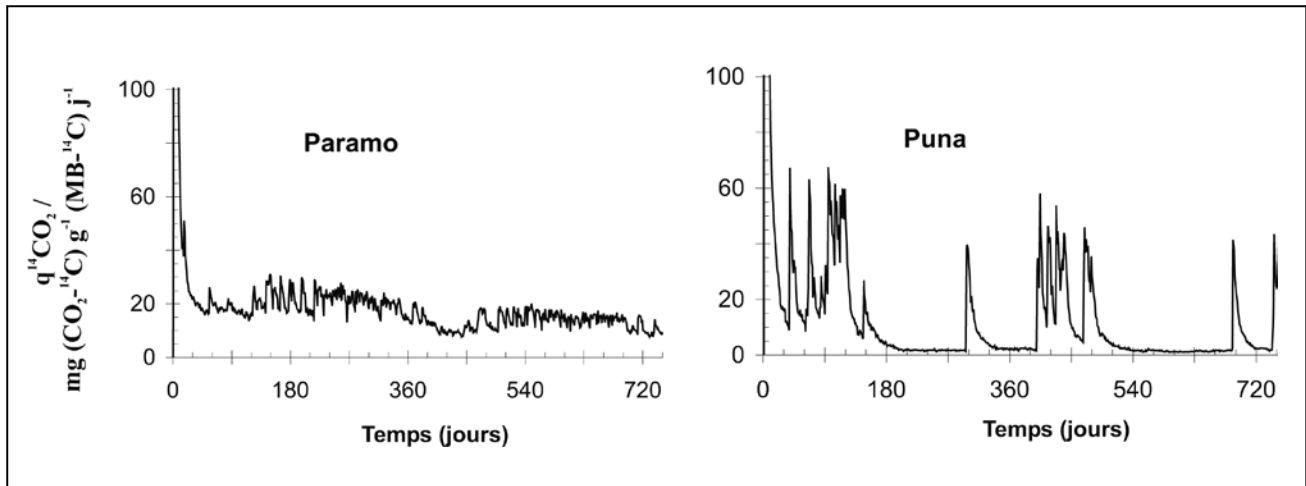
**Figure 5** - Influence du mode d'occupation du sol et de la qualité de l'apport sur la décomposition (Bottner *et al.*, 2006) : exemple des valeurs mesurées (points avec barres de déviation standard moyenne) et prédites du  $^{15}\text{N}$  total- en % du  $^{15}\text{N}$  total initial pour les expériences (a) du paramo Vénézuélien (b) de la puna Bolivienne ; (c) évolution du rapport  $^{14}\text{C}$  total: $^{15}\text{N}$  total pour les deux expériences, N+ et N- représentent les matériels végétaux respectivement riche et pauvre en N; JJ la parcelle de jachère jeune de 2 ans; AJ la parcelle de jachère ancienne de 7 ans.

**Figure 5** - Influence of the fallow age and of the quality of added material on the decomposition (Bottner *et al.*, 2006) : example of measured (points with bars of pooled standard deviations) and predicted values of total- $^{15}\text{N}$  in % of total initial  $^{15}\text{N}$  for experiments of (a) the Venezuelan paramo (b) the Bolivian puna ; (c) evolution of the total- $^{14}\text{C}$ : total- $^{15}\text{N}$  ratio for the two experiments, N+ and N- represent the N rich and N poor plant materials, respectively; JJ the 2 years young fallow plot; AJ the 7 years old fallow plot.



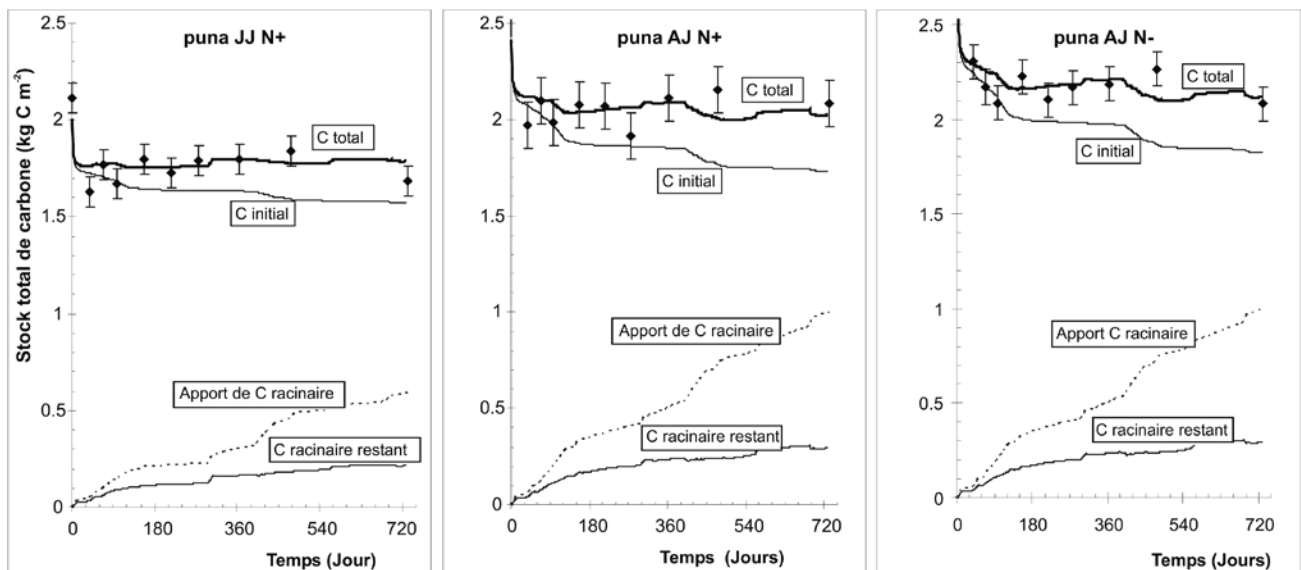
**Figure 6** - Influence du type de sol sur la respiration microbienne (Pansu *et al.*, 2007) : évolution journalière du quotient respiratoire de la biomasse microbienne  $^{14}\text{C}$  dans les deux écosystèmes du paramo vénézuélien et de la puna bolivienne.

**Figure 6** - Influence of the soil type on microbial respiration (Pansu *et al.*, 2007): daily evolution of the respiratory quotient of the  $^{14}\text{C}$  microbial biomass in the two ecosystems of the Venezuelan paramo and the Bolivian puna.



**Figure 7** - Valeurs observées (points avec intervalles de confiance à 95 %) et prédites (lignes) du C total dans les trois parcelles de l'expérience de calibration de la puna bolivienne (Pansu *et al.*, 2009a) : JJ représente la parcelle de jachère jeune (2 ans), AJ celle de l'ancienne jachère (8 ans), N+ la paille riche en N, et N- la paille pauvre en N. Prédiction MOMOS de l'évolution avec et sans apport racinaire résultant de la transformation MOMOS des apports de C par mortalité et exsudation racinaires simulées par FAPROM.

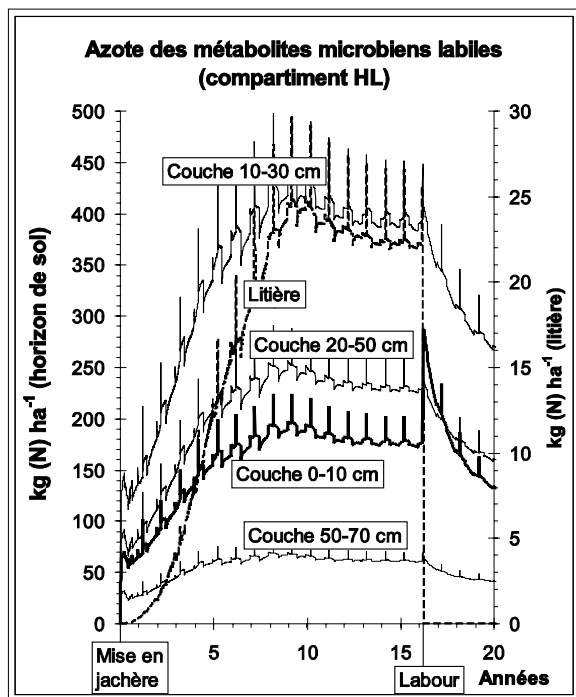
**Figure 7** - Measured (points with 95 % confidence intervals) and predicted values (lines) of total C in the three plots of the calibration experiment of the Bolivian puna (Pansu *et al.*, 2009a) : JJ represents the young fallow plot (2 years), AJ the old fallow plot (8 years), N+ the N rich added material, N- the N poor material. MOMOS predictions of C evolution with and without adding organic material resulting from the MOMOS transformation of C inputs by root mortality and root exudation simulated by FAPROM.





**Figure 8** - Simulation de la restauration de la fertilité azotée par (i) les métabolites microbiens labiles (compartiment HL) accumulés durant les années de jachère, et (ii) l'enfouissement de biomasse végétale par le labour à l'araire à la mise en culture dans le paramo vénézuélien.

**Figure 8** - Simulation of the recovery of N fertility by (i) the labile microbial metabolites (HL compartment) accumulated during the years of fallow, and (ii) entering the soil of plant biomass by swing plough at preparing land for cultivation in the Venezuelan paramo.



## CONCLUSIONS

Ce travail de modélisation était basé sur des expériences d'incubation *in situ* utilisant des traceurs isotopiques  $^{14}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$  conduites au Venezuela et partiellement en Bolivie ces dernières décennies sur des programmes de recherche Européens et Franco-Vénézuéliens. Il s'est avéré très riche en résultats scientifiques, les traceurs fournissant une image du système global (hypothèse du mélange parfait) avec des valeurs initiales connues du contenu de chaque compartiment. Il a permis en particulier de proposer MOMOS (Micro-organismes et Matière Organique du Sol, *Modelling Organic transformations by Micro-Organisms of the Soil*), premier modèle de décomposition réellement basé sur le fonctionnement de la biomasse microbienne: son alimentation par les compartiments végétaux et humifiés, sa respiration régissant l'échange de  $\text{CO}_2$  du sol

vers l'atmosphère et sa mortalité, point de départ des principaux processus d'humification. MOMOS est également le premier modèle dont les paramètres sont uniquement des taux de décroissance du premier ordre tous liés à la température et à l'humidité du sol, ce qui le rend particulièrement sensible aux changements climatiques. Des relations sont proposées pour relier le modèle aux données météorologiques, à la qualité des apports et au type de sol. Les traceurs isotopiques et la modélisation ont permis de proposer un outil original de quantification *in situ* des apports de C racinaire au sol et des taux de renouvellement des compartiments humifiés labile et stable par ces apports. En couplage avec des modèles de production végétale, MOMOS a permis de prédire la restauration de la fertilité par les systèmes de jachère, émergeant ainsi comme un outil prévisionnel de premier plan de la durabilité des systèmes de culture et des risques liés à leur intensification. Etabli à l'origine à partir d'expériences de calibration conduites sur deux systèmes d'altitude, le paramo Vénézuélien et la puna Bolivienne, le modèle a pu être validé par des données de traceurs isotopiques conduites sur un transect altitudinal Vénézuélien allant de 65 à 3968 m d'altitude et comportant une grande variété de climats, d'écosystèmes et de sols. Il est maintenant prouvé que le seul paramètre reliant les processus de décomposition aux conditions édaphiques est le taux de respiration microbienne du sol. Les travaux en cours permettent de préciser cette relation faisant de MOMOS un outil incontournable pour la prévision du changement global.

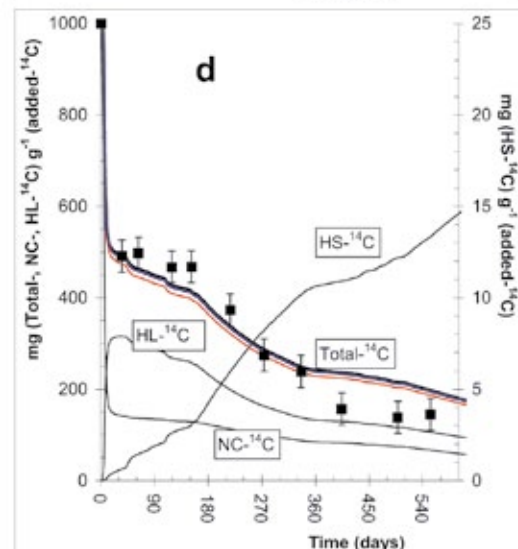
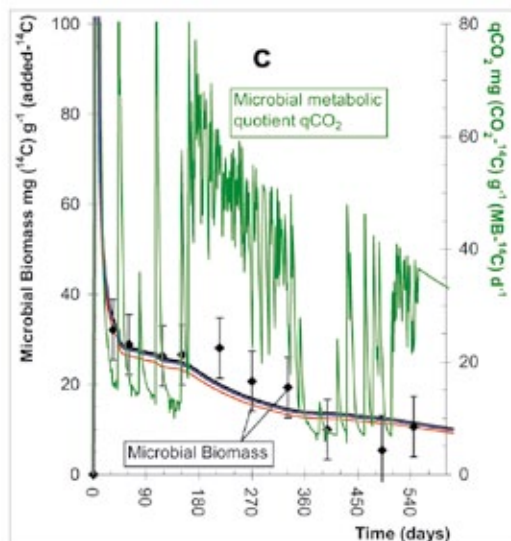
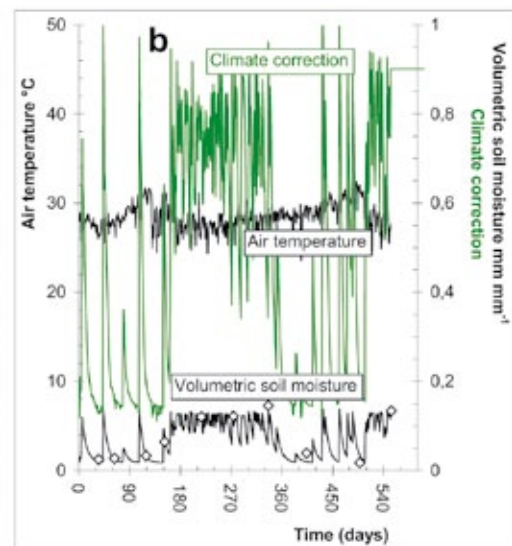
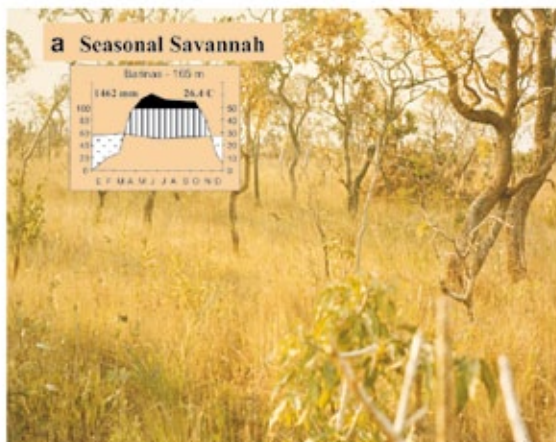
## REMERCIEMENTS

Dans sa partie Franco- ou Européo-Vénézuélienne, ce travail a reposé successivement sur un programme bilatéral PICS-Ecologie (TRANSALT, CNRS France-CONICIT Venezuela), un programme Européen INCO-DC (TROPANDES, CNRS et Université d'Orsay, France, Université de Wageningen, Pays-Bas, CSIC-HAG Santiago de Compostelle, Espagne, ICAE-ULA Mérida, Venezuela, Université de La Paz, Bolivie) et un programme bilatéral ECOS-Nord (ECOS V07A01, IRD Montpellier France, ICAE Mérida, Venezuela). Nous remercions Bernard Saugier et Michele Ataroff, coordinateurs Français et Vénézuélien du programme TRANSALT, ainsi que Tarcy Carballas (CSIC-HAG), coordinatrice du programme TROPANDES, le programme ECOS étant coordonné par les auteurs. Merci à Manuel Martin (INRA Orléans, France) et Bernard Nicolardot (AgroSup Dijon, France) pour la lecture constructive de ce manuscrit. Enfin nous dédions ce document à Pierre Bottner (CEFE-CNRS), spécialiste des traceurs isotopiques, décédé le 15 octobre 2006, en mémoire de son esprit pionnier empreint d'une grande rigueur scientifique, de tolérance et d'amabilité.

**Figure 9** - Exemple de dynamique simultanée du climat, de la respiration microbienne et des changements organiques dans le sol de la savane saisonnière tropicale (llanos) de Barinas (d'après Pansu et al., 2009b) :  
 (a) végétation naturelle et climat typiques de ce site,  
 (b) dynamique journalière de la température et de l'humidité du sol (◊ donnée mesurée, 4 répétitions, -- prédiction modèle SAHEL) durant l'expérience de validation ; dynamique journalière du facteur correctif climatique (agissant sur les paramètres MOMOS),  
 (c) dynamique journalière mesurée (points avec intervalles de confiance à 95 %) et prédite de la biomasse microbienne et du quotient respiratoire microbien, les lignes noires et vertes sont les valeurs prédites avec la valeur optimisée du taux de respiration microbienne ( $k_{resp}$ ), la ligne rouge est la valeur prédite avec  $k_{resp}$  estimé par la fonction de pédotransfert basée sur la texture du sol, la ligne bleue est la valeur prédite avec  $k_{resp}$  estimé par la fonction de pédotransfert basée sur le pH du sol,  
 (d) dynamique journalière mesurée (points avec intervalles de confiance à 95 %) et prédite du  $^{14}C$  total et de sa répartition dans les compartiments nécromasse végétale NC, humus labile HL et humus stable HS ; voir c pour la signification des couleurs.

**Figure 9** - Example of simultaneous dynamics of climate, microbial respiration and organic changes in soil of the tropical seasonal savannah (llanos) of Barinas :

(a) typical vegetation and climate,  
 (b) measured and modelled air temperature, volumetric soil moisture (◊ measured data 4 replicates, -- SAHEL prediction) and corresponding climate correction (green line) acting on the MOMOS model  
 (c) measured (points with 95 % confidence interval's) and modeled (lines) microbial biomass and its metabolic quotient, black and green lines are predicted values using optimized respiration rate ( $k_{resp}$ ), red line is predicted value using  $k_{resp}$  estimated by the pedotransfer function based on soil texture, blue line is predicted value using  $k_{resp}$  estimated by the pedotransfer function based on soil pH.  
 (d) measured (points with 95 % confidence interval's) and modelled carbon mineralization (Total- $^{14}C$ ) and transfers from necromass compartments (NC- $^{14}C$ ) to labile (HL- $^{14}C$ ) and stable (HS- $^{14}C$ ) microbial metabolite compartments of the MOMOS model; see (c) for meaning of line colors.



## BIBLIOGRAPHIE

- Abadín J., González-Prieto S. J., Sarmiento L., Villar M. C. et Carballas T., 2002 - Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 1739-1748.
- Andren O. et Katterer T., 1997 - ICBM: The introductory carbon balance model for exploration of soil carbon balances. *Ecological Applications* 7, 1226-1236.
- Arrouays D., Balesdent J., Germon J.C., Jayet P.A., Soussana J.F. et Stengel P., 2002 - Contribution à la lutte contre l'effet de serre. Stocker du carbone dans les sols agricoles de France ?, Rapport d'expertise collective, INRA, Orléans, 332 p.
- Bernoux M., Carvalho M.C.S. Volkoff, B. et Cerri C.C., 2002 - Brazil's soil carbon stocks. *Soil Science Society of America Journal*, 66, 888-896.
- Bosatta E. et Ågren G.I., 1985 - Theoretical analysis of decomposition of heterogeneous substrates. *Soil Biology & Biochemistry*, 17, 601-610.
- Bottner P, Pansu M, Sarmiento L, Hervé D, Callisaya-Bautista R et Metselaar K, 2006 - Factors controlling decomposition of soil organic matter in fallow systems of the high tropical Andes: a field simulation approach using <sup>14</sup>C and <sup>15</sup>N labelled plant material. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 2162-2177
- Bottner P. et Warembourg F., 1976 - Method for simultaneous measurement of total and radioactive carbon in soils, soil extracts and plant materials. *Plant and Soil* 45, 273-277.
- Bottner P., Pansu M. et Sallih Z., 1999 - Modelling the effect of active roots on soil organic matter turnover. *Plant and Soil* 216, 15-25.
- Brack C.L. et Richards G.P., 2002 - Carbon accounting model for forests in Australia. *Environmental Pollution* 116, 187-194.
- Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M.H., Ruget F., Nicoulaud, B., Gate, P., Devienne-Barret, F., Antonioletti, R., Durr, C., Richard, G., Baudoin, N., Recous, S., Tayot, X., Plenet, D., Cellier, P., Machet, J.M., Meynard, J.M. et Delécolle, R., 1998 - STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parametrization applied to wheat and corn. *Agronomie* 18, 311-346.
- Brookes P. C., Landman A, Pruden G et Jenkinson D. S., 1985 - Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 17, 837-842.
- Chaplot V., Bernoux M., Walter C., Curmi P. et Herpin U., 2001 - Soil carbon storage prediction in temperate hydromorphic soils using a morphologic index and digital elevation model. *Soil Science*, 166, 48-60.
- Chertov O.G. et Komarov A.S., 1997 - SOMM: A model of soil organic matter dynamics. *Ecological Modelling* 94, 177-189.
- Corstjanje R. et Lark R.M., 2008 - On effective linearity of soil process models. *European Journal of Soil Science* 59, 990-999.
- FAO (1998). Crop evapotranspiration. Guidelines for computing crop water requirements. Irrigation and drainage paper 56.
- Franko U., Oelschlägel B. et Schenk S., 1995 - Simulation of temperature-, water- and nitrogen dynamics using the model CANDY. *Ecological modelling* 81, 213-222.
- General Coordination on Global Climate Change, 2004 - Brazil's Initial National Communication to the United Framework Convention on Climate Change, Ministry of Science and Technology, Brasilia, 275 p.
- Gignoux J. Abbadie L., Hall D., House J., Masse D. et Nacro H.B., 2001 - Design and test of a generic cohort model of soil organic matter decomposition: the SOMKO model. *Global Ecology and Biogeography* 10, 639-660.
- Hansen, S., Jensen, H.E., Nielsen, N.E. et Svendsen, H., 1991 - Simulation of nitrogen dynamics and biomass production in winter wheat using the Danish simulation model DAISY. *Fertilizer Research* 27, 245-259.
- Hassink J. et Whitmore A.P., 1997 - A model of the physical protection of organic matter in soils. *Soil Science Society of America Journal* 61, 131-139.
- Hénin S. et Dupuis M., 1945 - Essai de bilan de la matière humique du sol. *Annales Agronomiques - France*, 15, 17-29.
- Hénin S., Monnier G. et Turc L., 1959 - Un aspect de la dynamique des matières organiques du sol. *Compte rendu de l'académie des sciences - France*, 248, 138-141.
- Hijmans R.J, Condori B et Carrillo R, 2003 - A quantitative and constraint-specific method to assess the potential impact of new agricultural technology: the case of frost resistant potato for the Altiplano (Peru and Bolivia) *Agricultural systems* 76, 895-911.
- Hofstede R., Coppus R., Mena-Vásconez P., Segarra P., Wolf J. et Sevink, J., 2002 - El estado de conservación de los páramos de pajonal en el Ecuador. *Ecotropicos* 15, 3-18.
- Jenkinson D.S. et Rayner J.H., 1977 - The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classical experiments. *Soil Science* 123, 298-305.
- Jenkinson D.S., 1990 - The turnover of organic carbon and nitrogen in soil, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B. 329, 361-368.
- Joergensen R G., 1996 - The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: Calibration of the k(EC) value. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 25-31.
- Joergensen R. G. et Mueller, T., 1996 - The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: Calibration of the k(EN) value. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 33-37.
- Lal R., Kimble J.M., Follet R.F. et Stewart B.A., 2001 - Assessment methods for soil carbon. *Advances in soil science*. Lewis publishers, Boca Raton, London, New-York, Washington, 676 p.
- Li C., Froking S. et Harriss R.C., 1994 - Modeling carbon biogeochemistry in agricultural soils. *Global Biogeochemical Cycles* 8, 237-254.
- Llambi L. D. et Sarmiento L., 1998 - Biomasa microbiana y otros parametros edaficos en una sucesion secundaria de los Paramos Venezolanos. *Ecotropicos* 11, 1-14.
- Manzoni S. and Porporato A, 2007 - A theoretical analysis of nonlinearities and feedbacks in soil carbon and nitrogen cycles. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 1542-1556.
- Martineau Y et Saugier B, 2006 - Comportement contre-intuitif d'un modèle mécaniste de succession végétale. *Comptes Rendus Académie des Sciences France, serie Biologie* 329:21-30
- Martineau Y et Saugier B, 2007 - A process-based model of old field succession linking ecosystem and community ecology. *Ecological Modelling* 204, 399-419
- Molina J.A.E., Clapp C.E., Shaffer M.J., Chichester F.W. et Larson W.E., 1983 - NCSOIL, a model of nitrogen and carbon transformations in soil: description, calibration and behavior. *Soil Science Society of America Journal* 47, 85-91.
- Niklaus PA et Falloon P, 2006 - Estimating soil carbon sequestration under elevated CO<sub>2</sub> by combining carbon isotope labelling with soil carbon cycle modelling. *Global Change Biology* 12, 1909-1921
- Pansu M, Martineau Y et Saugier B, 2009a - A modelling method to quantify *in situ* the input of carbon from roots and the resulting C turnover in soil. *Plant and Soil* 317, 103-120, DOI: 10.1007/s11104-008-9791-1
- Pansu M, Sarmiento L, Metselaar K, Hervé D et Bottner P, 2007 - Modelling the transformations and sequestration of soil organic matter in two contrasting ecosystems of the Andes. *European Journal of Soil Science* doi:10.1111/j.1365-2389.2006.00867.x
- Pansu M. et de Boissezon P., 1990 - Dynamique du carbone organique dans les mélanges sols-résidus végétaux; influence sur la capacité d'échange cationique. In: INRA (Editor), Groupe d'études des matières organiques des sols (GEMOS). INRA, Bordeaux
- Pansu M. et Gautheyrou J., 2003 - L'analyse du sol - minéralogique, organique

- et minérale. Springer, Paris, Berlin, Heidelberg, New York, 995 p.
- Pansu M. et Gautheyrou J., 2006 – Handbook of soil analysis - mineralogical, organic and inorganic methods. Springer, Paris, Berlin, Heidelberg, New York, 993 p.
- Pansu M. et Sidi H., 1987 - Cinétique d'humification et de minéralisation de mélanges sols- résidus végétaux. *Science du Sol* 25, 247-265.
- Pansu M. et Thuriès L., 2003 - Kinetics of C and N mineralization, N immobilization and N volatilization of organic inputs in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 37-48.
- Pansu M., Bottner P., Sarmiento L. et Metselaar K., 2004 - Comparison of five soil organic matter decomposition models using data from a <sup>14</sup>C and <sup>15</sup>N labeling field experiment. *Global Biogeochemical Cycles*, 18: GB4022, doi:10.1029/2004GB002230.
- Pansu M., Sallih Z. et Bottner P., 1998. Modelling of soil nitrogen forms after organic amendments under controlled conditions. *Soil Biology & Biochemistry*, 30, 19-29.
- Pansu M., Sarmiento L., Rujano M.A., Ablan M., Acevedo D., and Bottner P. 2009b. Modeling Organic transformations by Micro-Organisms of Soils in six contrasting ecosystems: validation of the MOMOS model. *Global Biogeochemical Cycles*, accepted.
- Pansu M., Thuriès L., Larré-Larrouy M.C. et Bottner P., 2003 - Predicting N transformations from organic inputs in soil in relation to incubation time and biochemical composition. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 353-363.
- 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.
- Penning de Vries F. W. T., Jansen D. M., ten Berge H. F. M. et Bakema, A., 1989 - Simulation of Ecophysiological Processes of Growth in Several Annual Crops. Pudoc, Wageningen, 271 p.
- Pieri C., 1989 - Fertilité des terres de savanes. Bilan de trente ans de recherche et de développement agricole au sud du Sahara. CIRAD-IRAT, Montpellier.
- Poulenard J., Podwojewski P. et Herbillon A. J., 2003 - Characteristics of non-allophanic Andisols with hydric properties from the Ecuadorian Paramos. *Geoderma* 117, 1-15.
- Saggar S., Parshotam A., Sparling G.P., Feltham C.W. et Hart P.B.S., 1996 - <sup>14</sup>C-labelled ryegrass turnover and residence times in soils varying in clay content and mineralogy. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 1677-1686.
- Sallih Z. et Pansu M., 1993 - Modelling of Soil Carbon Forms After Organic Amendment Under Controlled Conditions. *Soil Biology & Biochemistry* 25, 1755-1762.
- Sarmiento L., 2000 - Water balance and soil loss under long fallow agriculture in the Venezuelan Andes. *Mountain Research and Development* 20, 246-253.
- Schimel J.P. et Weintraub M.N., 2003 - The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 549-563.
- Sidi H. et Pansu M., 1990 - Effets d'apports organiques et de gypse sur la stabilité structurale de deux sols méditerranéens. *Science du Sol* 28, 237-255.
- Thornley J.H.M. et Verberne E.L., 1989 - A model of nitrogen flows in grassland. *Plant Cell Environment* 12, 863-886.
- Thornley J.H.M., 1991 - A transport-resistance model of forest growth and partitioning. *Annals of Botany* 68, 211-226.
- Thuriès L., Pansu M., Feller C., Herrmann P. et Rémy J.C., 2001 - Kinetics of added organic matter decomposition in a Mediterranean sandy soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 997-1010.
- Thuriès L., Pansu M., Larré-Larrouy M. C. et Feller, C., 2002 - Biochemical composition and mineralization kinetics of organic inputs in a sandy soil. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 239-250.
- van Noordwijk M, Martikainen P, Bottner P, Cuevas E, Rouland C et Dhillon S, 1998 - Global change and root function. *Global Change Biology* 4, 759-772
- Van Veen J.A., Ladd J.N. et Amato M. 1985 - Turnover of carbon and nitrogen through the microbial biomass in a sandy loam and a clay soil incubated with [<sup>14</sup>C(U)]glucose and [<sup>15</sup>N](NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> under different moisture regimes. *Soil Biology & Biochemistry*, 17, 747-756.
- Vuilleumier, F., Monasterio, M. (1986). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press.



## PUBLICATIONS ET DOCUMENTS PUBLIÉS PAR L'AFES

### Revues

#### Science du Sol

Revue scientifique publiée de 1952 à 1993.

Elle comporte 300 à 400 pages par an. Un index est présenté tous les ans dans le quatrième numéro.

A cessé de paraître fin 1993. Certains numéros disponibles.

#### La Lettre de L'Association

Publiée quatre fois par an, ce journal annonce les nouvelles de l'association, les réunions nationales et internationales; il donne des critiques d'ouvrages, de thèses, de la documentation, etc.

La Lettre est envoyée à chaque adhérent de l'association: elle accompagne l'adhésion.

Rédacteur en chef: F. Féder.

#### Etude et Gestion des Sols

Revue trimestrielle, francophone traitant de la connaissance et de l'usage des sols.

Rédacteur en chef: D. Arrouays.

Rédacteurs en chef Adjoints: D. Baize, D. Schwartz

Secrétariat de rédaction: F. Héliès, C. Laveuf, J.-P. Rossignol.

Le Comité éditorial est composé de trente six membres de France et de pays francophones.

### Ouvrages

#### Le Livre Jubilaire (1984)

Point sur les acquis à cette date en matière de science du sol et de pédologie.

#### Fonctionnement hydrique et comportement du sol (1984)

#### Podzols et podzolisation

par D. Righi et A. Chauvel: ouvrage publié en coédition par l'AFES et l'INRA, avec le concours du CNRS, de l'ORSTOM, et de la région Poitou-Charentes (1987).

#### Micromorphologie des sols/ Soil micromorphology

par N. Fédoroff, L.M. Bresson, Marie Agnès Courty, publié par l'AFES avec le concours du CNRS, de l'INAPG, de l'INRA, du Ministère de l'Environnement et de l'ORSTOM (1985) (épuisé).

#### Carte mondiale des sols et sa légende (1984)

Présentée sous forme numérique.

#### Le Référentiel Pédologique

par D. Baize et M.-C. Girard, (Coord.) AFES, Association Française pour l'Etude du Sol (FRA), Editions Quae, Versailles (FRA) ; 2009. 405 p. - Collection Savoir-Faire.

#### Synthèse nationale des analyses de terre : Période 1990-1994

par C. Walter, C. Schwartz, B. Claudot, P.-Aurousseau et T. Bouedo, avec le concours du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche.

#### Actes du XVI<sup>e</sup> Congrès Mondial de Sciences du Sol, Montpellier - Août 1998