

CHAPITRE III

DYNAMIQUE DE LA DISTRIBUTION DES COMPOSES CARBONES ET AZOTES DE LA LITIERE DANS LES COMPARTIMENTS DU SYSTEME "SOL NU"

INTRODUCTION

Nous avons vu que la biodégradation du carbone et de l'azote de la litière végétale ajoutée au sol est un phénomène exponentiel : après dix huit jours d'incubation, la moitié du carbone de cette litière a été biodégradé.

Nous envisagerons le devenir de ce ^{14}C biodégradé sous deux angles : en tant que résultat de l'activité microbienne, nous étudierons sa répartition entre les trois compartiments atmosphère, biomasse microbienne et humus. Puis nous envisagerons le flux de ces composés carbonés à travers le compartiment microbien, qui se renouvelle, qui synthétise des produits et qui respire.

Enfin, nous essaierons de déterminer le flux des composés azotés de la litière dans la biomasse microbienne.

I - ACTIVITE MICROBIENNE VIS-A-VIS DES COMPOSES CARBONES DE LA LITIERE DANS LE SOL NU

A - MINERALISATION DU ^{14}C

1 - Un phénomène exponentiel

La courbe de minéralisation du ^{14}C de la litière ajoutée est une fonction exponentielle du temps, de type $M = K + be^{-at}$.

Bottner et al. (1984), qui ont étudié la minéralisation du carbone de pailles marquées au ^{14}C dans des sols méditerranéens pendant dix huit mois, ont obtenu des courbes du type $M = be^{-at} + be^{-a't} + b''e^{-a''t}$, sans constante,

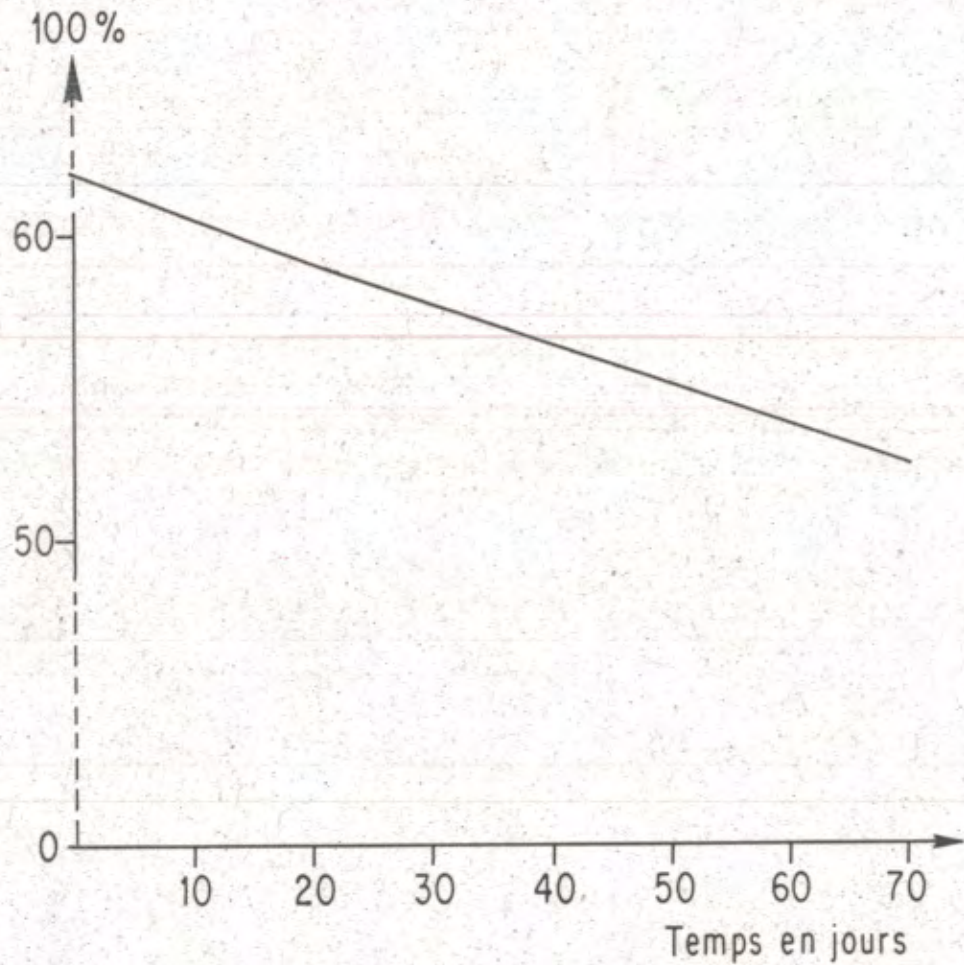


Figure 17 - Comparaison de la biodégradation et de la minéralisation d composés carbonés de la litière ajoutée dans le sol nu : évolution du rapport $\frac{^{14}\text{C} \text{ minéralisé en 24 H}}{^{14}\text{C} \text{ biodégradé en 24 H}} \times 100$ au cours de l'incubation.

ce qui signifie que la totalité du carbone des pailles est minéralisable.

Pourquoi obtenons-nous ici une seule exponentielle et une constante ? Nos mesures s'échelonnent sur onze semaines, pendant lesquelles 74 % du carbone ajouté a été biodégradé, et 44 % minéralisé. Il reste 26 % de composés plus difficilement biodégradables, notamment la lignine, qui représente, selon Dommergues et Mangenot (1970) 21 à 31 % des pailles.

Un article récent de Stott et al. (1983) indique que si les protéines et les polysaccharides de pailles de blé sont minéralisées à plus de 50 % au bout de dix semaines dans des conditions d'incubation voisines des nôtres, la minéralisation du carbone de la lignine est beaucoup plus lente (4 % à dix semaines) et n'atteint que 16 % au bout d'un an.

Il semble donc que notre équation de minéralisation corresponde à la minéralisation des composés facilement biodégradables, mais qu'elle ne tienne compte ni des composés de type lignine, ni de la décomposition des produits de synthèses microbiens formés à la suite de l'attaque des composés facilement biodégradables.

La constante K correspond au carbone "non minéralisable dans un premier temps".

2 - Taux de minéralisation du carbone de la litière

Quantitativement, les 44 % de carbone minéralisé en onze semaines sont du même ordre de grandeur que ce qu'on peut relever dans la bibliographie : 43 à 62 % selon le type de sol pour des pailles de blé en douze semaines (Kassim et al., 1981), 50 à 66 % selon le type de sol et la quantité de matériel ajouté (0,12 à 0,51 g de carbone pour 100 g de sol) pour des pailles ou des racines de ray-grass au bout de onze semaines (Jenkinson, 1977).

B - COMPARAISON ENTRE LA BIODEGRADATION ET LA MINERALISATION DU SUBSTRAT

Les études de biodégradation de litières au champ ou en forêt font fréquemment appel aux mesures de perte en poids des litières, qui sont des images directes de leur biodégradation (Singh et Gupta, 1977). Par contre, les études par incubations au laboratoire utilisent le plus souvent le dégagement de CO_2 comme un reflet de l'activité microbienne de biodégradation.

Cependant, la courbe de la figure 17, que nous avons calculée d'après

les équations de vitesses de biodégradation et de minéralisation du ^{14}C , montre que le rapport entre le carbone minéralisé et le carbone biodégradé chaque jour évolue au cours du temps, puisqu'il décroît presque linéairement de 62 à 52 %, du début à la fin de l'incubation. (On remarque que ces valeurs sont du même ordre que celles qu'obtenaient Henkelian et Waksman en 1925 (in Dommergues et Mangenot, 1970), étudiant la biodégradation de la cellulose par *Trichoderma* : 52 - 56 %).

Interprétation : le C/N de la paille est égal à 35. La microflore, qui consomme ce substrat pour synthétiser des corps microbiens (dont le C/N est voisin de 7), "élimine" beaucoup de CO_2 au début. Puis elle consomme à la fois le substrat et les corps microbiens précédemment formés, donc un substrat dont le C/N est intermédiaire entre 35 et 7, elle élimine alors de moins en moins de CO_2 .

En théorie (Wagner, 1975), la respiration microbienne peut ne pas excéder 40 % du carbone biodégradé d'un substrat, mais il semble que ce coefficient idéal ne soit jamais atteint dans le sol (Jenkinson et Ladd, 1981).

II - FLUX DE CARBONE ET D'AZOTE DANS LA BIOMASSE MICROBIENNE

A - FLUX DE CARBONE DANS LA BIOMASSE MICROBIENNE

Nous avons vu (chapitre II) que la biomasse microbienne, sans augmenter en carbone total (il se maintient à 160 mg), s'enrichit en ^{14}C jusqu'à la sixième semaine. Nous supposons que le compartiment microbien renouvelle son carbone aux dépens de la litière ajoutée pendant cette période. Il est possible que le compartiment microbien se renouvelle aussi aux dépens de la matière organique native du sol, ce que nous ne pouvons pas évaluer. Nous pouvons donc calculer un taux de renouvellement minimum, à partir de l'incorporation de ^{14}C par la microflore. (cf. tableau 6, chapitre II).

Au premier prélèvement, la microflore a incorporé 23 mg^*C , ce qui correspond à un renouvellement d'au moins 14 % de son carbone en 12 jours (soit 1,2 % par jour).

Du premier au troisième prélèvement, elle a incorporé 22 mg^*C correspondant à un renouvellement minimum de 13,5 % de son carbone en 29 jours (soit 0,5 % par jour).

Remarquons que ce renouvellement minimum du carbone microbien ralentit au fur et à mesure que le substrat devient plus difficile à biodégrader. Par contre, la proportion de ^{14}C incorporé par la biomasse microbienne par rapport au ^{14}C biodégradé varie peu (9 % au premier prélèvement, 11 % du premier au troisième).

Ceci concerne la "phase de marquage" du compartiment microbien. Par la suite, la microflore continue de renouveler son carbone, puisque, sans diminuer en carbone total, elle perd de la radioactivité : du troisième au cinquième prélèvement, elle perd 12 mg ^{14}C , soit un renouvellement d'au moins 7 % de son carbone (0,2 % par jour), le carbone radioactif étant remplacé par du carbone non marqué.

B - FLUX D'AZOTE DANS LA BIOMASSE MICROBIENNE

Nous ne connaissons pas quantitativement l'azote incorporé dans le compartiment microbien, mais nous connaissons son enrichissement en ^{15}N , qui nous a permis de calculer le pourcentage d'azote de la litière incorporé par la microflore par rapport à l'azote microbien total pendant l'incubation. Le tableau 10 permet de comparer ces pourcentages aux pourcentages de carbone de la litière incorporé par la microflore par rapport au carbone microbien total.

Tableau 10 : Carbone (^{14}C) et azote (^{15}N) de la litière incorporés dans la biomasse microbienne (BM), par rapport au carbone et à l'azote totaux de la biomasse microbienne, au cours de l'incubation du sol sans plantes.

Prélèvement (date)	2 25e jour	3 41e jour	4 55e jour	5 76e jour
Enrichissement BM (mesuré) $\% \text{EBM} = \frac{^{15}\text{N}_{\text{BM}}}{\text{N}_{\text{BM}}}$	0,67 %	0,85 %	0,86 %	0,70 %
Incorporation ^{15}N dans BM $\frac{^{15}\text{N}_{\text{BM}}}{\text{N}_{\text{BM}}} \times 100 = \frac{\% \text{EBM}}{\% \text{Litière}} \times 100$	9,4 %	11,9 %	12 %	9,8 %
Incorporation de ^{14}C dans BM $\frac{^{14}\text{C}_{\text{BM}}}{\text{C}_{\text{BM}}} \times 100$	17 %	28 %	22 %	20 %
Comparaison de ^{14}C et ^{15}N incorporés dans CBM et NBM $\frac{^{14}\text{C}_{\text{CBM}}}{^{15}\text{N}_{\text{NBM}}}$	1,8 %	2,3 %	1,8 %	2,1 %

Tableau 11 : Répartition du carbone de la litière (*C) biodégradé entre CO₂, biomasse microbienne et humus dans le sol nu.

Période	0 → 12ème jour	12 → 41ème jour	0 → 41ème jour
*CB (mgC)	256	203	459
*CO ₂ (mgC)	156	120	275
*CBM (mgC)	23	22,3	45
*CH = *CB - *CO ₂ - *CBM	77	60,7	139
$\frac{*CO_2}{*CB} \times 100$	61 %	59 %	60 %
$\frac{*CBM}{*CB} \times 100$	9 %	11 %	9,8 %
$\frac{*CH}{*CB} \times 100$	30 %	29,9 %	30,3 %
$\frac{*CBM}{*CB - *CO_2} \times 100$	23 %	27 %	24,5 %
$\frac{*CH}{*CB - *CO_2} \times 100$	77 %	73 %	75,5 %

*CB = *C Biodégradé

*CO₂ = *C Minéralisé

*CBM = *C Incorporé dans la biomasse microbienne

*CH = *C Humifié

On remarque que la proportion de ^{14}C incorporé par la microflore est en moyenne deux fois plus forte que la proportion de ^{15}N incorporé. Ceci s'exprime autrement : le renouvellement de l'azote microbien est deux fois plus lent que le renouvellement du carbone microbien.

Les composés carbonés sont des composés énergétiques, destinés à être en partie brûlés, donc transformés en CO_2 , irrécupérable dans l'immédiat, alors que les composés azotés, une fois métabolisés, et y compris ceux qui aboutissent au stade NH_4 , sont recyclables dans le compartiment microbien, c'est pourquoi nous ne sommes pas étonnés de les voir transiter plus lentement dans ce compartiment.

III - HUMIFICATION DE LA LITIÈRE AJOUTÉE

A - HUMIFICATION DU ^{14}C DE LA LITIÈRE

Le carbone de la litière qui, ayant été biodégradé, n'est ni incorporé dans le compartiment microbien, ni minéralisé, se retrouve forcément dans le compartiment humus. Nous avons calculé la courbe d'humification du ^{14}C (figure 18) en soustrayant à la courbe de biodégradation du ^{14}C , la courbe d'incorporation du ^{14}C dans la biomasse microbienne.

Sur cette courbe apparaît une première phase d'humification jusqu'à la sixième semaine, pendant la période de marquage de la microflore, puis une seconde phase, quantitativement moins importante, qui semble liée à la perte en ^{14}C de la biomasse microbienne.

Le tableau 11 présente la répartition du carbone de la litière entre CO_2 , biomasse microbienne et humus.

Sur les deux dernières lignes de ce tableau, il apparaît que pendant la première phase d'humification, la répartition du carbone de la litière biodégradé et non minéralisé se fait dans les proportions 3/4 et 1/4 entre l'humus et la biomasse microbienne.

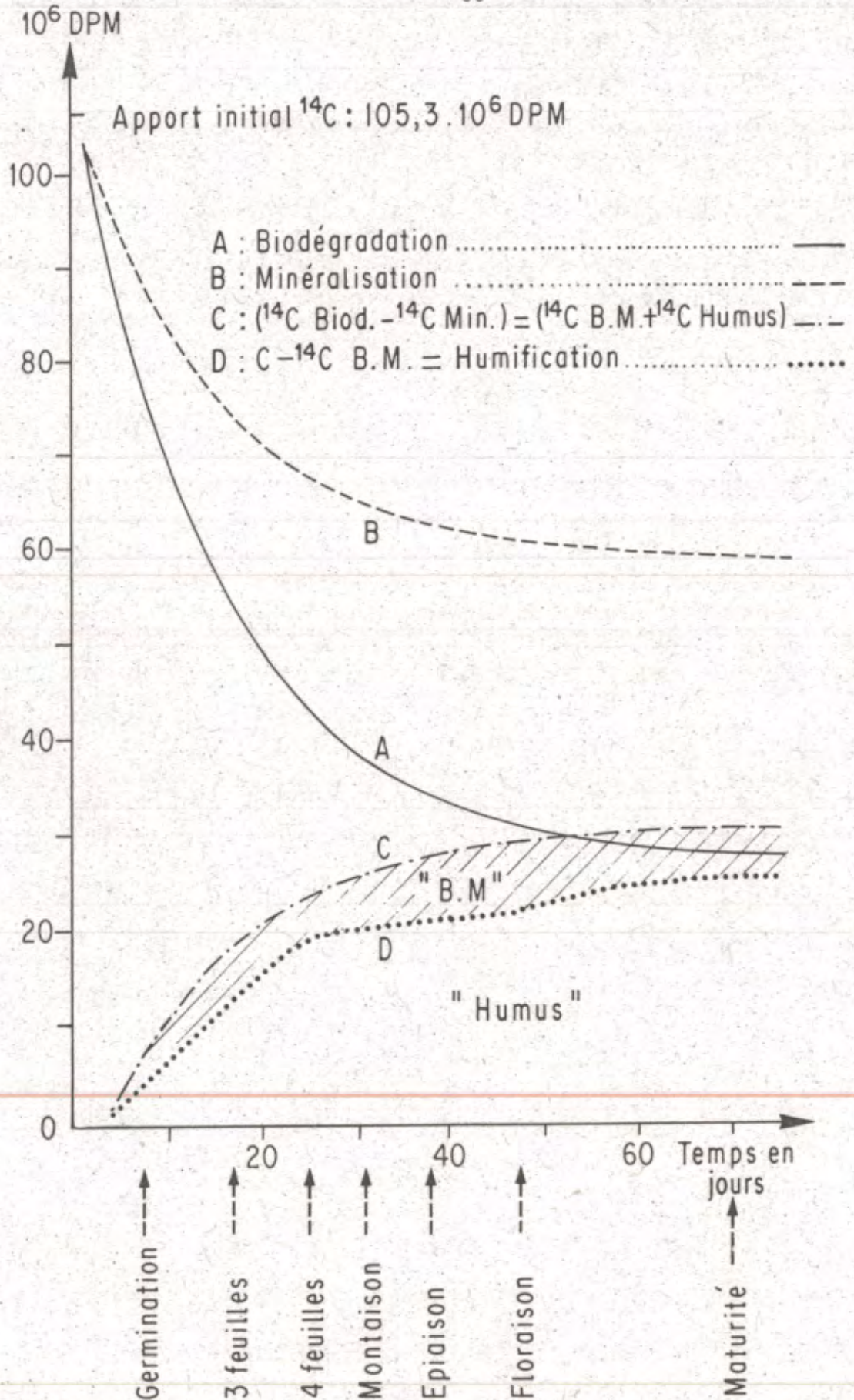


Figure 18 - Courbes de biodégradation, minéralisation et humification du ¹⁴C de la litière ajoutée dans le sol nu.

B - HUMIFICATION DE L'AZOTE DE LA LITIÈRE

Le seul moyen d'estimer la répartition entre humus et biomasse microbienne de l'azote issu de la litière, biodégradé et non minéralisé, est de calculer la quantité d'azote de cette litière incorporé dans le compartiment microbien en appliquant à la microflore un C/N de 7 (cette valeur est une moyenne des données fournies par les ouvrages de microbiologie du sol, mais il faudrait peut-être choisir 6 ou 8).

$$\text{On a donc calculé } *N_{\text{BM}} = \frac{C_{\text{BM}}}{7} \times \frac{E_{\text{BM}}}{E_{\text{litière}}}$$

Tableau 12 : Estimation de la répartition des composés azotés de la litière (*N), biodégradés (*NB) mais non minéralisés (*NM), entre l'humus (*NH) et la biomasse microbienne (*NBM).

Période	0 → 25 jours	0 → 41 jours
*NB - *NM(mgN)	8,7	10
*NBM(mgN)	2,1	2,7
*NH = *NB - *NM - *NBM	6,6	7,3
$\frac{*N_{\text{BM}}}{*NB - *NM} \times 100$	24 %	27 %
$\frac{*NH}{*NB - *NM} \times 100$	76 %	73 %

Ce tableau n'est pas exactement comparable au tableau 11, car on a pris ici comme prélèvement intermédiaire le prélèvement 2, (l'enrichissement de l'azote microbien n'a pas été mesuré au prélèvement 1), alors que dans le tableau 11 le prélèvement intermédiaire est le prélèvement 1 (la radioactivité du carbone microbien, au prélèvement 2, semble faible par rapport à l'allure de la courbe d'enrichissement en ¹⁴C de la microflore. Figure 14).

Malgré cela, il semble que la répartition de l'azote issu de la litière se fasse entre humus et biomasse microbienne dans les mêmes proportions (3/4. - 1/4) que celles que nous avons observées pour le carbone.

C - NATURE DE L'HUMUS

A priori, nos méthodes d'investigation ne nous permettent pas de faire la distinction entre des molécules partiellement biodégradées qui ne font plus partie de la litière et qui se lient au complexe organo-minéral (humus résiduel) et les produits de synthèse microbiens ou les corps microbiens morts (humus de synthèse).

Cependant, si la répartition du carbone et de l'azote de la litière (^{14}C et ^{15}N) se fait dans les mêmes proportions entre humus et biomasse microbienne, cela veut dire que la composition du matériel incorporé dans l'humus est proche de celle du matériel incorporé par la biomasse microbienne, et les rapports $\frac{^{14}\text{C incorporé}}{^{15}\text{N incorporé}}$ sont voisins (tableau 13).

Tableau 13 : Comparaison des $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ des composés de la litière incorporés dans la biomasse microbienne et dans l'humus.

Période	0 → 3ème prélèvement
$^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ du matériel biodégradé et non minéralisé	18
$^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ du matériel incorporé par la biomasse microbienne	17
$^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ du matériel incorporé dans l'humus	19

Ceci suggère que pendant cette période de six semaines, le matériel humifié, ayant la même composition en ^{14}C et ^{15}N que le matériel incorporé dans le compartiment microbien, est de l'humus de synthèse (cadavres microbiens et produits de synthèse).

On ne peut poursuivre le raisonnement au-delà du troisième prélèvement, car le compartiment microbien cesse alors de s'enrichir en ^{14}C .

Il est possible que l'humus résiduel soit formé plus tard, notamment lors de la biodégradation de la lignine.

CONCLUSION

Nous avons mesuré la biodégradation, la minéralisation et l'incorporation dans la biomasse microbienne du carbone et de l'azote d'une litière végétale incorporée au sol, ce qui nous permet, après onze semaines d'incubation, de dresser le bilan de la distribution de ces composés dans les principaux compartiments du système "sol nu". (figure 19).

La biodégradation et la minéralisation du carbone de la litière sont des phénomènes exponentiels, leurs mesures simultanées mettent en évidence une décroissance du taux de minéralisation quand le substrat devient moins facilement biodégradable.

Pendant la première phase d'incubation (six semaines), on peut établir un parallèle entre le renouvellement du compartiment microbien et l'humification, un quart du matériel (^{14}C et ^{15}N) biodégradé et non minéralisé est incorporé dans la biomasse microbienne, les trois-quarts restants, sous forme de produits de synthèses et de cadavres microbiens, vont dans l'humus.

Pendant la seconde phase d'incubation, la perte en carbone et azote marqués de la biomasse microbienne, qui continue à se renouveler, correspond à une seconde phase d'accumulation d'humus de synthèse.

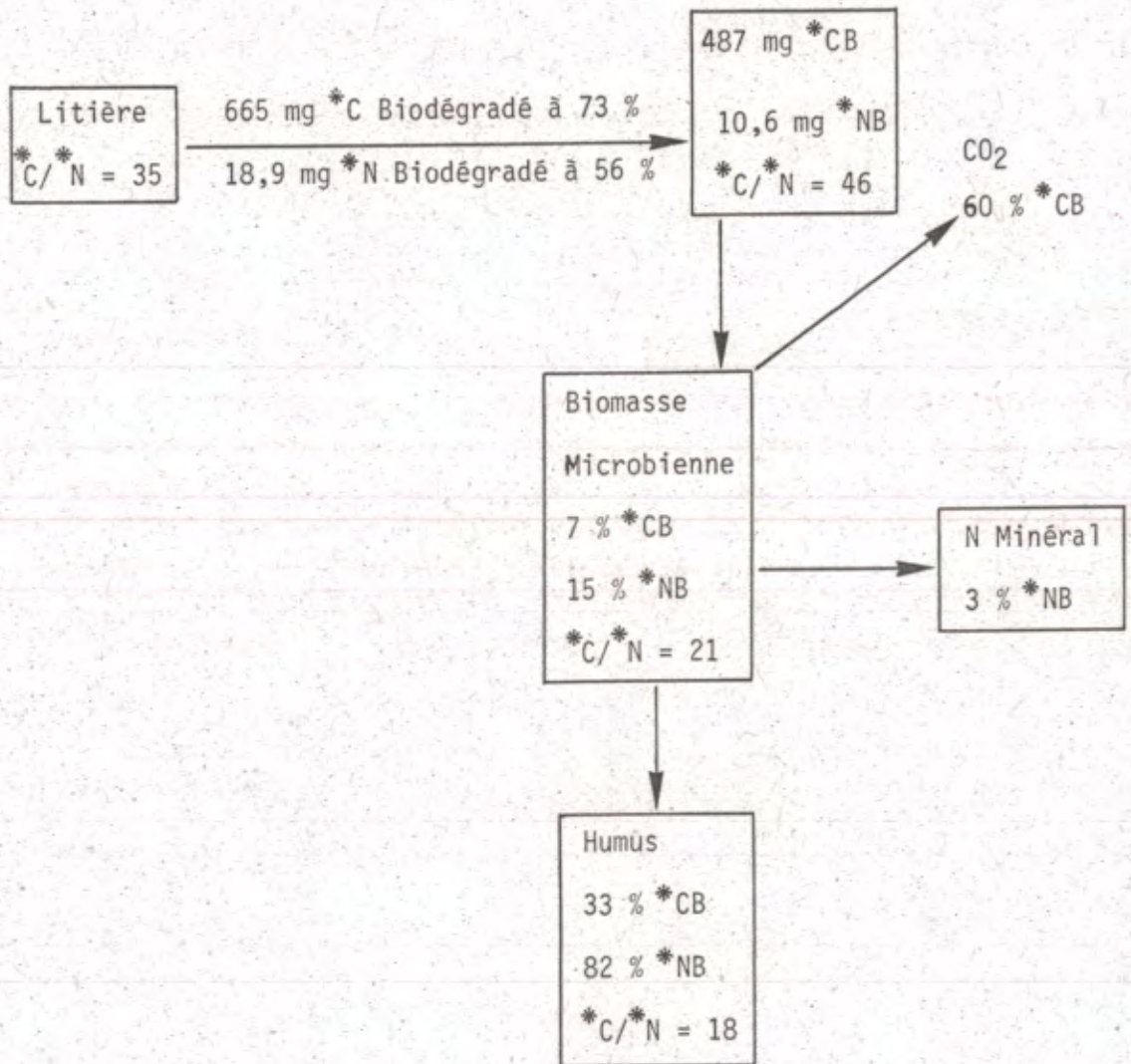


Figure 19 - Distribution de *C et *N biodégradés (*CB et *NB) dans les compartiments du système "sol nu", après 11 semaines d'incubation.

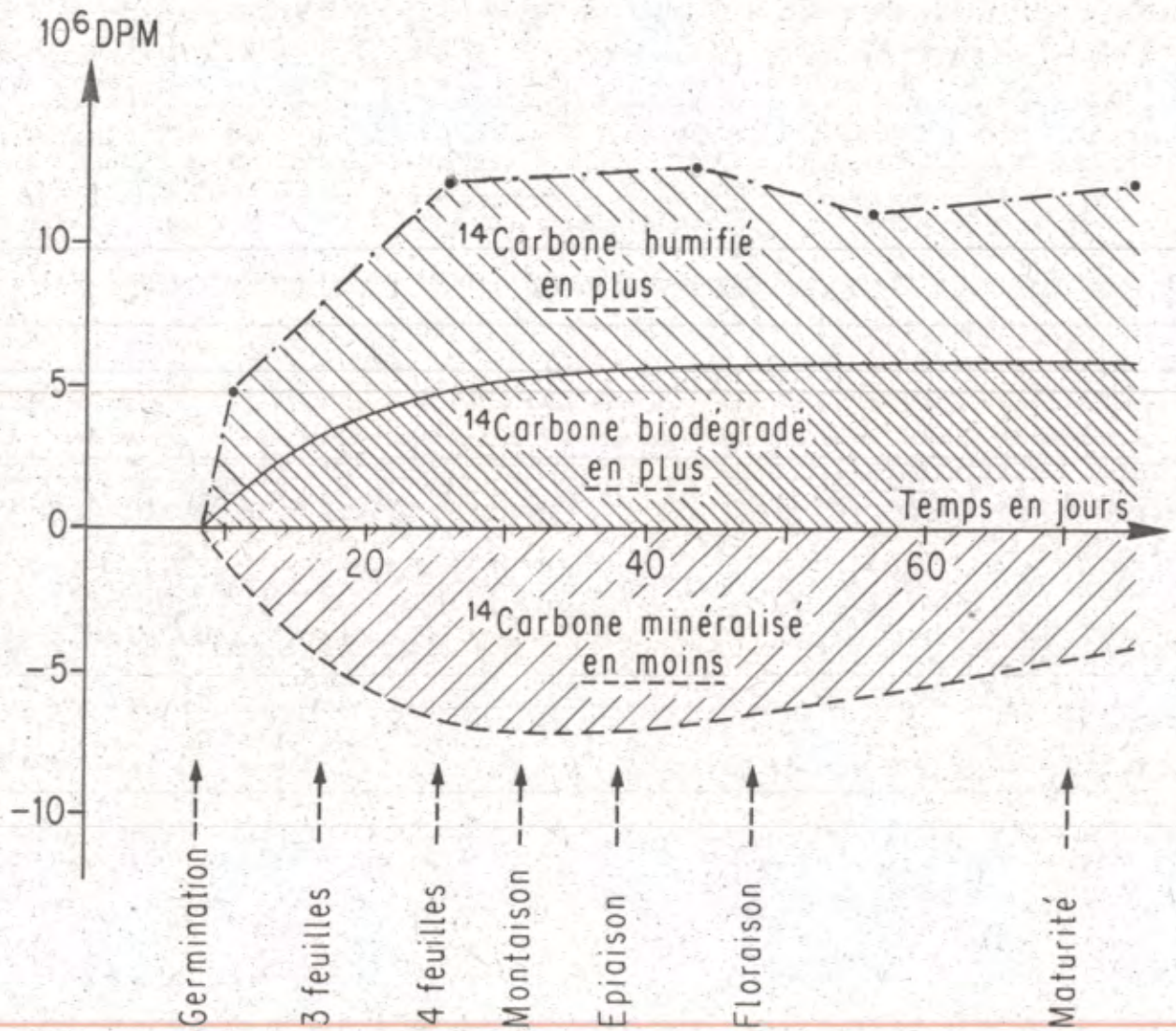


Figure 20 - Effet plante sur la biodégradation, la minéralisation et l'humification du ^{14}C de la litière.