

CHAPITRE IV

EFFET RHIZOSPHERE SUR LA DISTRIBUTION DES COMPOSES CARBONES ET AZOTES DE LA LITIERE ET SUR LA MOBILISATION DE L'HUMUS DU SOL

INTRODUCTION

Nous avons vu que l'effet-plante aboutit à une minéralisation accrue de l'azote organique du sol, qu'il provienne de la litière ajoutée ou des réserves du sol, ceci au bénéfice de la nutrition azotée des plantes.

En examinant point par point les modifications apportées par la présence des plantes aux activités microbiennes vis-à-vis de la litière ajoutée et vis-à-vis de la matière organique native du sol, nous essayerons de comprendre :

- comment les exsudats, qui sont les intermédiaires entre la plante et les microorganismes, perturbent le système favorablement pour la nutrition azotée des plantes ;
- pourquoi ces modifications passent par un accroissement du compartiment microbien, qui a priori pourrait se traduire par une compétition entre plante et microorganismes, précisément pour la consommation d'azote minéral.

I - EFFET-PLANTE SUR L'ACTIVITE MICROBIENNE VIS-A-VIS DE LA LITIERE AJOUTEE

Les résultats exposés au chapitre II nous permettent de dresser un bilan de l'effet de la culture sur les activités microbiennes vis-à-vis du carbone et de l'azote de la litière ajoutée.

A - BIODEGRADATION ET MINERALISATION DU ¹⁴C

Les courbes d'effet-plante sur la biodégradation et la minéralisation

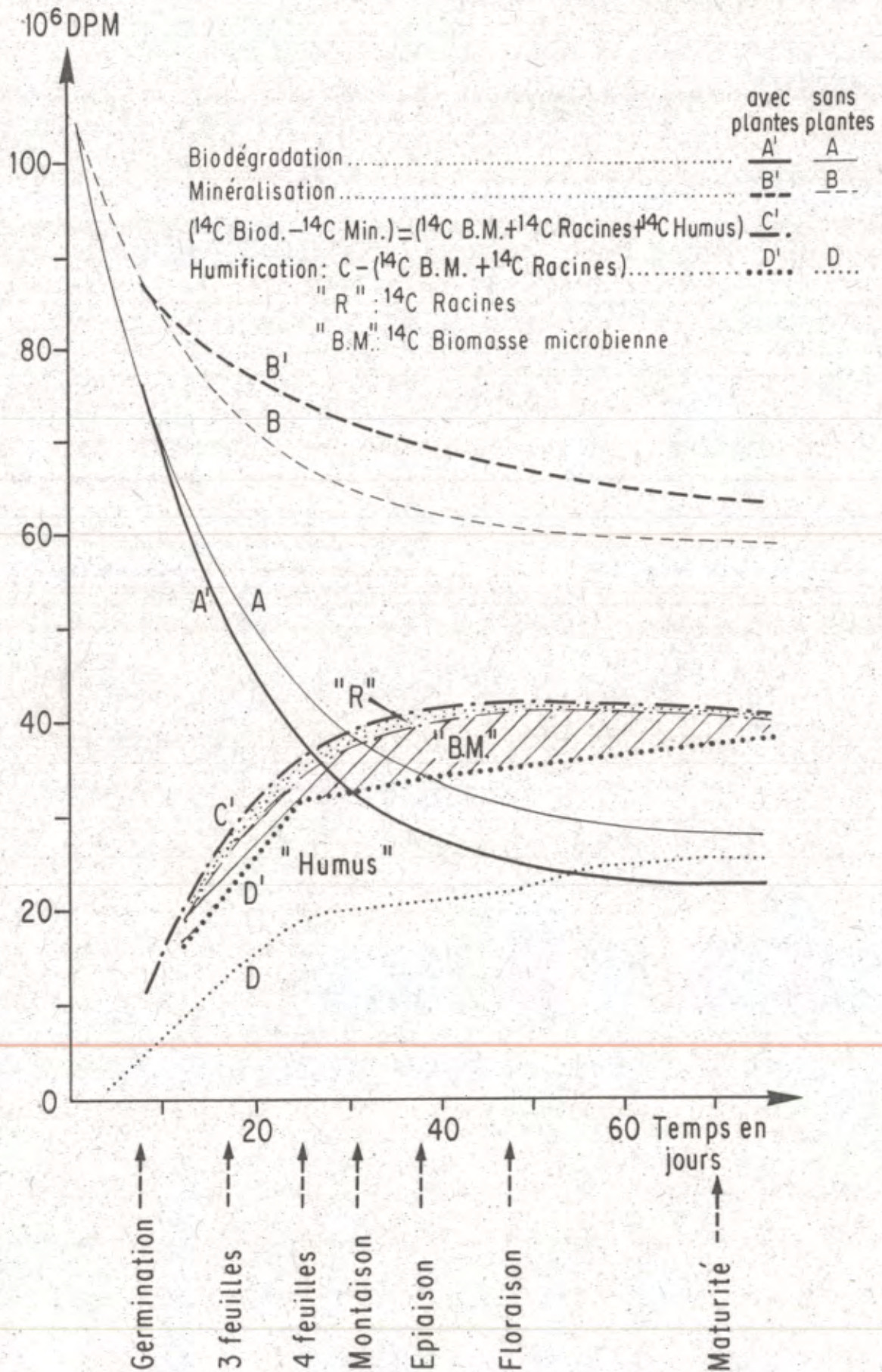


Figure 21 - Biodégradation, minéralisation et humification du ^{14}C de la litière ajoutée dans le sol cultivé (et dans le sol nu).

du ^{14}C (figure 20) ont été calculées par différence entre les équations obtenues pour les pots avec plantes et pour les pots sans plantes. Elles mettent en évidence une biodégradation plus importante du carbone de la litière, et une minéralisation plus faible de ce carbone.

B - HUMIFICATION DU ^{14}C

Du carbone biodégradé en plus, et minéralisé en moins, ceci aboutit à un effet-plante positif sur l'humification du carbone de la litière, même si on tient compte du ^{14}C incorporé par les racines, et ceci apparaît si l'on compare les courbes D et D' de la figure 21.

C - ACTIVITE MICROBIENNE VIS-A-VIS DE L'AZOTE DE LA LITIERE

Les plantes ont un effet légèrement positif sur la biodégradation de l'azote de la litière (figure 8, chapitre II), quant à la minéralisation de cet azote, nous l'avons vu au chapitre II, elle est cinq fois plus forte que dans le sol nu, et il en va de même pour la minéralisation de l'azote natif du sol.

D - EFFET RHIZOSPHERE ET EFFET LITIERE

La figure 22, qui présente l'effet-plante sur les vitesses de biodégradation et de minéralisation du ^{14}C , montre que les modifications apportées par les plantes sur ces activités ne sont pas constantes au cours du temps :

- les plantes accélèrent la biodégradation du ^{14}C jusqu'au 40e jour, qui correspond à l'épiaison, puis l'effet-plante devient nul ;
- en présence des plantes, la minéralisation du ^{14}C est freinée jusqu'au 35e jour (peu avant l'épiaison), puis elle devient plus forte que dans le sol nu.

C'est à l'épiaison (prélèvement 3) que la biomasse microbienne des pots avec plantes atteint son maximum, elle redescend par la suite au-dessous de la biomasse microbienne du sol nu (figure 14, chapitre II).

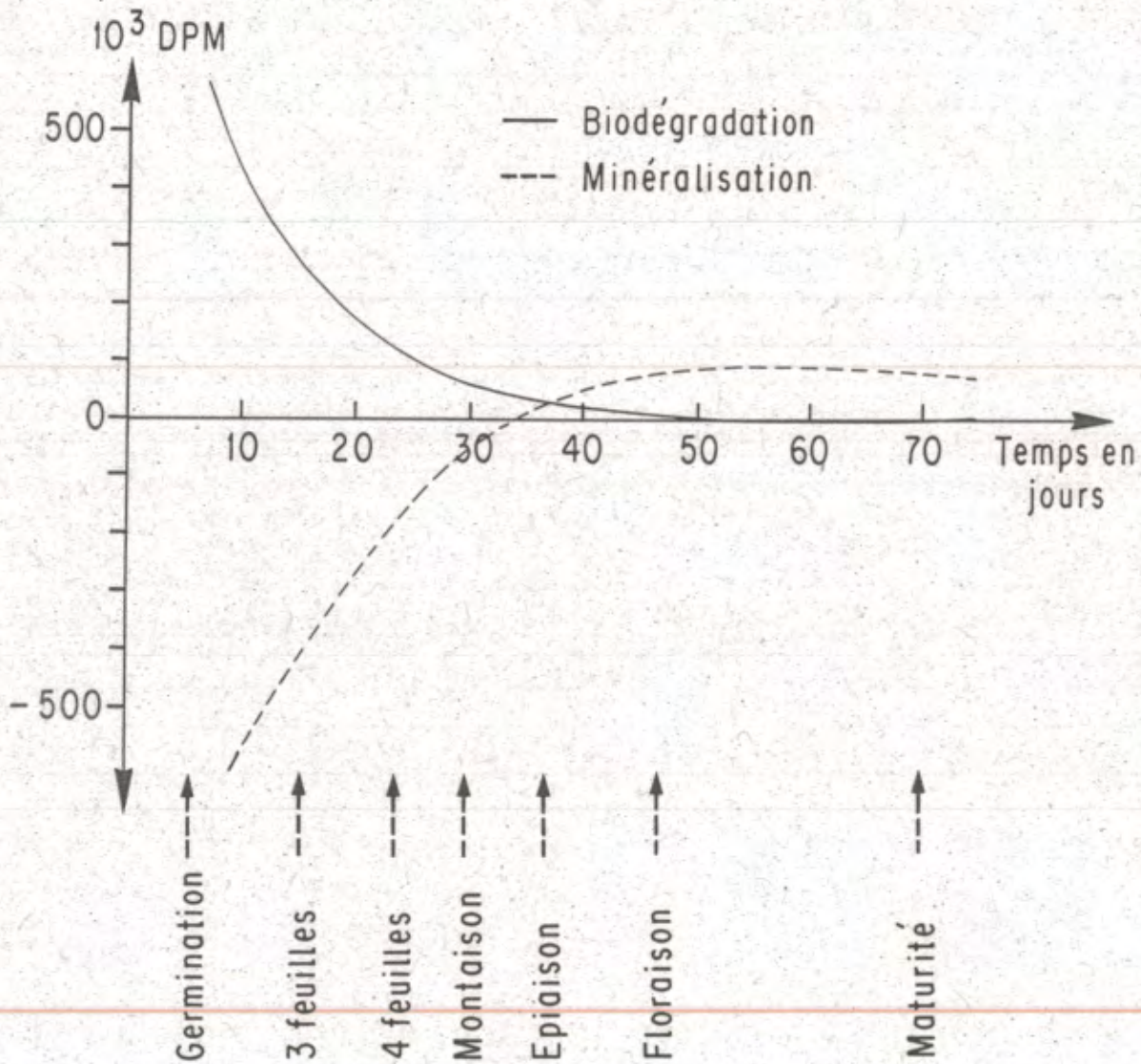


Figure 22 - Effet-plante sur les vitesses de biodégradation et de minéralisation du ^{14}C de la litière ajoutée (^{14}C biodégradé et minéralisé/24 heures). Ces courbes ont été calculées par différence entre les équations de vitesse de biodégradation et de minéralisation du ^{14}C obtenues au Chapitre II pour les pots avec et sans plantes.

Toutes ces observations nous conduisent à étudier deux aspects de l'effet-plante : avant et après l'épiaison.

Ainsi que nous l'avons signalé au chapitre II, cette période doit correspondre à une modification de l'activité des racines qui, avant l'épiaison, passent par un maximum d'exsudation et d'assimilation d'azote puis qui, après l'épiaison, commencent à vieillir. Une partie des racines continue d'absorber l'azote nécessaire au remplissage des graines, l'autre partie meurt.

Pour distinguer ces deux phases, nous parlerons d'effet rhizosphère pour la première (puisque ce terme s'applique classiquement à l'effet stimulant des plantes sur la microflore) et d'effet litière pour la seconde (puisque les racines sénescentes constituent une litière végétale fraîche qui peut servir de substrat à une population microbienne de décomposeurs).

II - DE LA GERMINATION A L'EPIAISON : EFFET RHIZOSPHERE

A - EFFET RHIZOSPHERE SUR LE CARBONE DE LA BIOMASSE MICROBIENNE

De la germination à l'épiaison, soit pendant l'intervalle entre le premier et le troisième prélèvement, la biomasse microbienne passe de 160 à 266 mg de carbone, soit une augmentation de 66 % (cf. figure 14, chapitre II).

Pendant cette période, 238 mg de ^{14}C ont été biodégradés, ce qui représente une augmentation de 11 % par rapport au sol nu (cf. tableau 6, chapitre II).

1 - Flux de ^{14}C dans la biomasse microbienne

Du premier au troisième prélèvement, la biomasse microbienne s'enrichit de 13 mg ^{14}C , qui correspondent à 5,5 % du ^{14}C biodégradé. Le taux d'incorporation du ^{14}C est donc plus faible que dans le sol nu (10 %).

Ces 13 mg de carbone issus de la litière n'interviennent que pour 12,5 % dans l'augmentation du carbone total de la biomasse microbienne.

2 - Origine du carbone microbien

Puisque le carbone de la litière n'apporte qu'une faible part à l'accroissement du compartiment microbien, nous proposerons deux autres sources

pour cette augmentation de carbone : les exsudats racinaires et la matière organique native du sol.

Selon les estimations les plus optimistes (Barber et Martin, 1976 ; Martin, 1977 a), 18 % du carbone photosynthétisé a pu être exsudé, soit : $\frac{562 \times 18}{100} = 101 \text{ mg C.}$

En prenant les données théoriques idéales évoquées au chapitre III, 60 % de ce carbone peuvent être incorporés dans le compartiment microbien (soit 61 mg). C'est une estimation maximum, qui ne correspond malgré tout qu'à 60 % de l'accroissement du compartiment microbien.

La présence de la plante provoque donc la mobilisation, dans la biomasse microbienne, du carbone organique natif du sol (ici, il s'agit d'au moins $106 - 13 - 60 = 33 \text{ mg C.}$

B - EFFET RHIZOSPHERE SUR L'AZOTE DE LA BIOMASSE MICROBIENNE

1 - Flux d'azote dans la biomasse microbienne

A l'épiaison, l'azote microbien est enrichi à 0,73 %, par conséquent 10 % de l'azote microbien provient de la litière ajoutée, alors que le carbone de cette litière ne représente que 5 % du carbone microbien. On assiste donc, à l'inverse de ce qu'on a décrit dans le sol nu, à un flux d'azote ($^{*}\text{N}$) dans le compartiment microbien plus rapide que celui du carbone ($^{*}\text{C}$).

Il y a dans le système une "pompe à azote", la plante, qui d'une façon ou d'une autre, incite la microflore à lui fournir de l'azote minéral : cette microflore ne peut donc pas recycler dans le compartiment microbien l'azote prélevé sur la litière autant qu'elle le faisait dans le sol nu. C'est pourquoi le flux de $^{*}\text{N}$ est ici proportionnellement plus rapide que celui de $^{*}\text{C}$.

2 - Estimation de l'azote microbien

Si on se tient à une valeur de 7 pour le C/N microbien, la biomasse microbienne, qui contient à l'épiaison 266 mg de carbone, contiendrait 38 mg d'azote enrichis à 0,73 %, soit 3,9 mg de $^{*}\text{N}$.

De la germination à l'épiaison, le compartiment microbien, qui s'est accru de 106 mg C, se serait accru de 15 mg N, dont 2,8 mg provenant de la

litière et 12,2 mg provenant de la matière organique native du sol : la présence des plantes provoque donc la réorganisation, dans le compartiment microbien, de l'azote natif du sol. (Il y a très peu d'azote minéral dans les pots avec plantes : cf. figure 9, chapitre II).

C - EFFET RHIZOSPHERE SUR L'HUMIFICATION DES COMPOSES DE LA LITIÈRE

Tableau 14 : Répartition de ^{14}C et ^{15}N biodégradés de la germination (prélèvement 1) à l'épiaison (prélèvement 3) entre les compartiments du système.

Eléments biodégradés	238 mg ^{14}C	4,7 mg ^{15}N
dont Minéralisé	74 (31 %)	1 (21 %)
Biomasse microbienne	13 (5,5 %)	2,8 (60 %)
Humus	142 (60 %)	0,9 (19 %)
Plantes	8,4 (3,5 %)	

De la germination à l'épiaison, 60 % du ^{14}C biodégradé a été humifié (seulement 30 % dans le sol nu), ceci met en évidence l'effet positif de la culture sur la mise en réserve de carbone organique dans le sol.

Il n'en va pas de même pour l'azote : on ne retrouve dans l'humus que 19 % de l'azote biodégradé, la plus grande partie (60 %) de cet azote étant incorporé dans la biomasse microbienne.

Le résultat est un $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ très élevé (160) du matériel humifié pendant cette période. Il s'agit probablement ici d'humus résiduel, de molécules partiellement biodégradées dont la microflore rhizosphérique (qui selon Dommergues et Mangenot (1970), a besoin de grandes quantités d'azote, acides aminés notamment) a prélevé uniquement les fragments azotés.

Les plantes jouent donc un rôle dans le renouvellement du carbone de l'humus, puisque d'une part elles provoquent la réorganisation dans la biomasse microbienne du carbone natif du sol (chapitre IV, II. A. 2.), et que d'autre part elles favorisent l'humification du carbone d'une litière végétale fraîche.

Par contre, le bilan azoté de l'humus, à l'épiaison, est négatif, puisqu'on a assisté à une réorganisation de l'azote natif du sol dans la biomasse microbienne, qui n'est pas compensé par une humification importante d'azote issu de la litière.

- les plantes ont gagné	1 mg [*] N et 6 mg ¹⁴ N
- la biomasse microbienne a gagné	2,8 mg [*] N et 12,3 mg ¹⁴ N
- les débris ont fourni	4,7 mg [*] N
- l'humus a perdu	18,3 mg ¹⁴ N
et gagné	0,9 mg [*] N

D - MECANISMES DE L'EFFET RHIZOSPHERE

1 - Mobilisation des réserves du sol

Les plantes agissent sur la microflore par l'intermédiaire de leurs exsudats, qui sont composés à 90 % de polysaccharides, donc essentiellement du carbone. Cette source de carbone provoque une réorganisation intense de l'azote du sol dans le compartiment microbien. Le carbone du sol est également réorganisé, rappelons que les exsudats fournissent aussi des vitamines et des facteurs de croissance.

2 - Défaut de minéralisation du ¹⁴C

On a observé dans les pots cultivés, avant l'épiaison, une minéralisation du ¹⁴C plus faible que dans les pots sans plantes (figure 22).

La moindre minéralisation du carbone de la litière, simultanée avec une biodégradation accrue de cette litière, demande une interprétation, car c'est un phénomène couramment signalé (Billès et Bottner, 1981 ; Reid et Goss, 1982, 1983 ; Sparling et al, 1982).

Ces derniers pensent qu'il s'agit d'une compétition entre la microflore et les racines, puisque celles-ci incorporent des molécules carbonées, qui sont donc soustraites à la consommation des microorganismes (et à la minéralisation). Mais le ¹⁴C incorporé par les racines ne représente ici que 10 % du carbone "non minéralisé" (rappelons qu'il s'agit de 80 mg^{*}C).

Ce carbone n'est pas incorporé dans la microflore dans des proportions plus importantes que dans le cas du sol nu.

On pourrait penser que la microflore, se développant aux dépens de la matière organique native du sol, respire du CO_2 non marqué, mais les travaux de Reid et Goss (1982, 1983) portent sur des litières marquées enfouies depuis un an, donc déjà incorporées à ce que nous appelons matière organique native du sol, et ce défaut de minéralisation du ^{14}C apparaît aussi.

Il est probable que la microflore ammonifiante est stimulée, puisque NH_4 est le produit à partir duquel sont formés les nitrates nécessaires aux plantes. Or tous les ammonifiants ne produisent pas les mêmes quantités de CO_2 : notamment les souches qui ammonifient par désamination non oxydative et/ou non décarboxylative produisent moins de CO_2 que les autres (Pochon et de Barjac, 1958).

D'autre-part, si les plantes ont absorbé des nitrates, ceci suppose que NH_4 a été transformé en NO_2 puis NO_3 par des bactéries nitreuses et nitriques. Or ces bactéries sont chimolithotrophes : elles consomment du CO_2 , qu'elles réduisent en carbone organique grâce à l'énergie obtenue par l'oxydation de NH_4 en NO_2 et NO_2 en NO_3 . Ces deux réactions fournissent respectivement 63,8 et 17,5 KCal. (Pochon et de Barjac, 1958). La réduction de CO_2 en CH_3O demande (selon Rivière) 115 KCal. Donc en nitrifiant 8,1 mg N (la différence entre l'azote minéralisé dans les sols avec plantes et l'azote minéral des sols sans plantes à l'épiaison), elles ont produit 47 Cal, qui leur ont permis d'incorporer 4,9 mg de carbone sous forme de CO_2 (soit 6 % du CO_2 minéralisé "en moins", si ce CO_2 assimilé était exclusivement radioactif, ce qui est peu probable).

Enfin, on peut envisager que la microflore puise dans l'oxydation du carbone des exsudats l'énergie qui lui est nécessaire pour biodégrader la litière et mobiliser les réserves du sol, dans ce cas elle respire du carbone non marqué puisque les exsudats ne le sont pas. Ces exsudats peuvent représenter 46 mg C, soit 57 % du $^{14}\text{CO}_2$ qui "manque".

3 - Schema de fonctionnement du système Racines-Microorganismes-Sol

Nous avons dit que les plantes stimulent l'activité microbienne grâce à leurs exsudats, des sucres qui permettent la réorganisation de l'azote du sol dans des structures microbiennes.

Le phénomène de réorganisation se traduit généralement par la consommation microbienne de l'azote minéral disponible dans le sol.

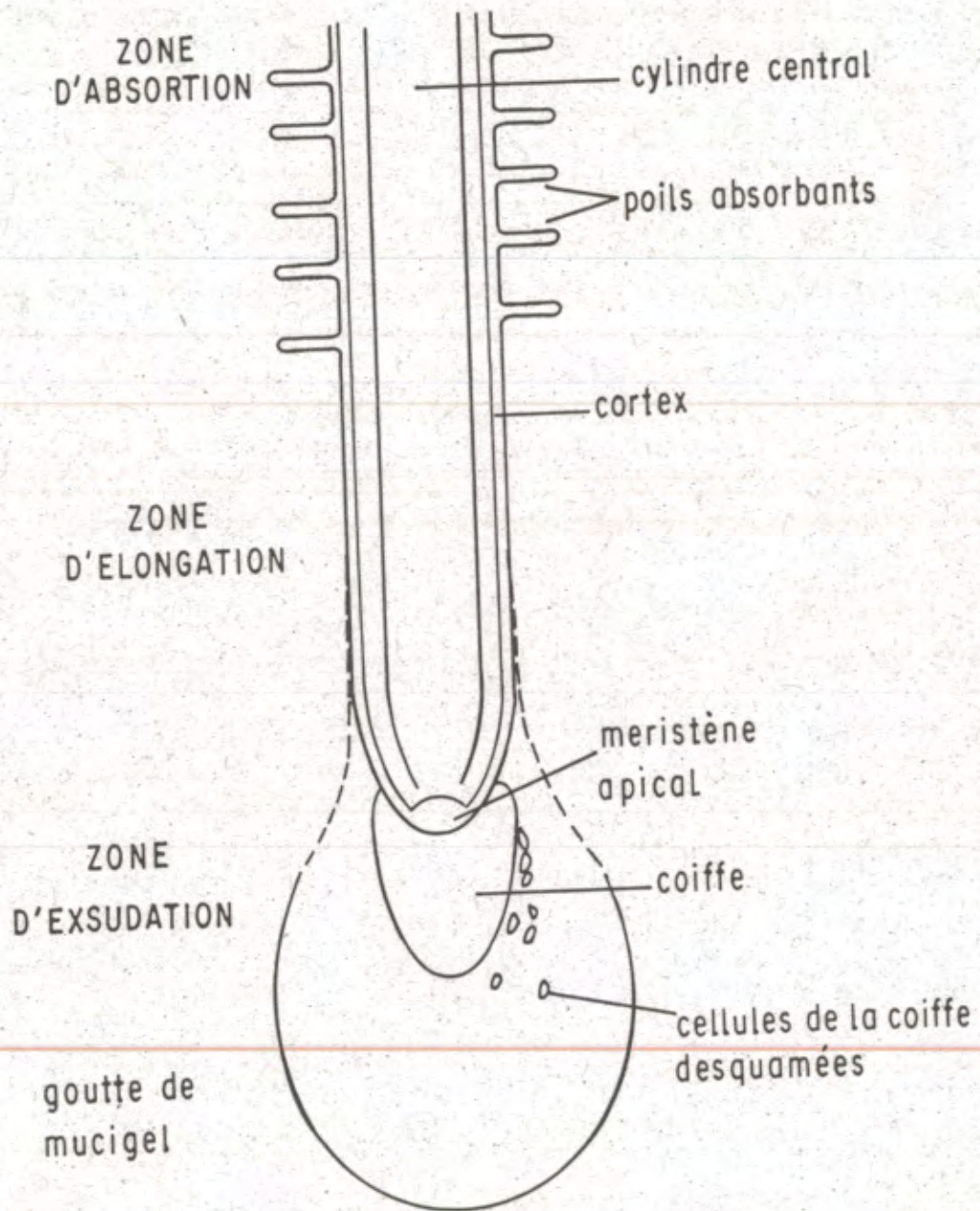


Figure 23 - Schéma de l'extrémité d'une racine de blé (d'après J.C. et F. Roland, 1977 et J. Balandreau, 1978).

Or, il semble que les plantes aient profité de l'activité microbienne induite par les exsudats, puisqu'elles ont pu assimiler de l'azote minéral, qui a été produit en quantités cinq fois plus abondantes que dans le sol nu.

Comment les plantes ont-elles pu disposer de cet azote, alors que les microorganismes en avaient besoin eux aussi ?

La figure 23 rappelle la configuration de la zone active des racines : les cellules de la coiffe exsudent la goutte de mucigel, l'absorption des nutriments a lieu au niveau des poils absorbants : les fonctions d'exsudation et d'absorption sont donc géographiquement distinctes. Cette observation nous permet de proposer en hypothèse le schéma de fonctionnement suivant (figure 24) :

Au contact des exsudats, des corps microbiens se développent en abondance, mobilisant les réserves de carbone et d'azote du sol, et s'attachant aux débris végétaux à leur portée, grâce à l'énergie que leur fournissent les polysaccharides.

La racine pousse, laissant un manchon de corps microbiens adhérents au sol, et continue d'exsuder quelques millimètres plus loin.

Le manchon de corps microbiens, qui se trouve alors au niveau des poils absorbants, constitue un substrat de choix pour une nouvelle population microbienne, de décomposeurs, qui vont consommer des produits de C/N microbien, C/N favorisant la minéralisation, d'où une production d'azote minéral au bénéfice de la nutrition azotée des plantes.

(Clarholm, 1983, propose un modèle voisin de celui-ci, attribuant la production d'azote minéral à la prédation par les protozoaires des bactéries qui se sont développées grâce au mucigel).

III - DE L'ÉPIAISON A LA MATURITE : EFFET LITIÈRE

Cette période correspond, pour la plante, à la production de grains, dans lesquels elle accumule des réserves de carbone et d'azote. La moitié de l'azote incorporé par les feuilles et les racines est redistribuée dans les épis, et une quantité équivalente d'azote est puisée dans le sol, toujours au bénéfice des épis (chapitre II, figure 5).

A - EFFET-PLANTE SUR L'ACTIVITÉ MICROBIENNE

1 - Activité microbienne vis-à-vis du ¹⁴C

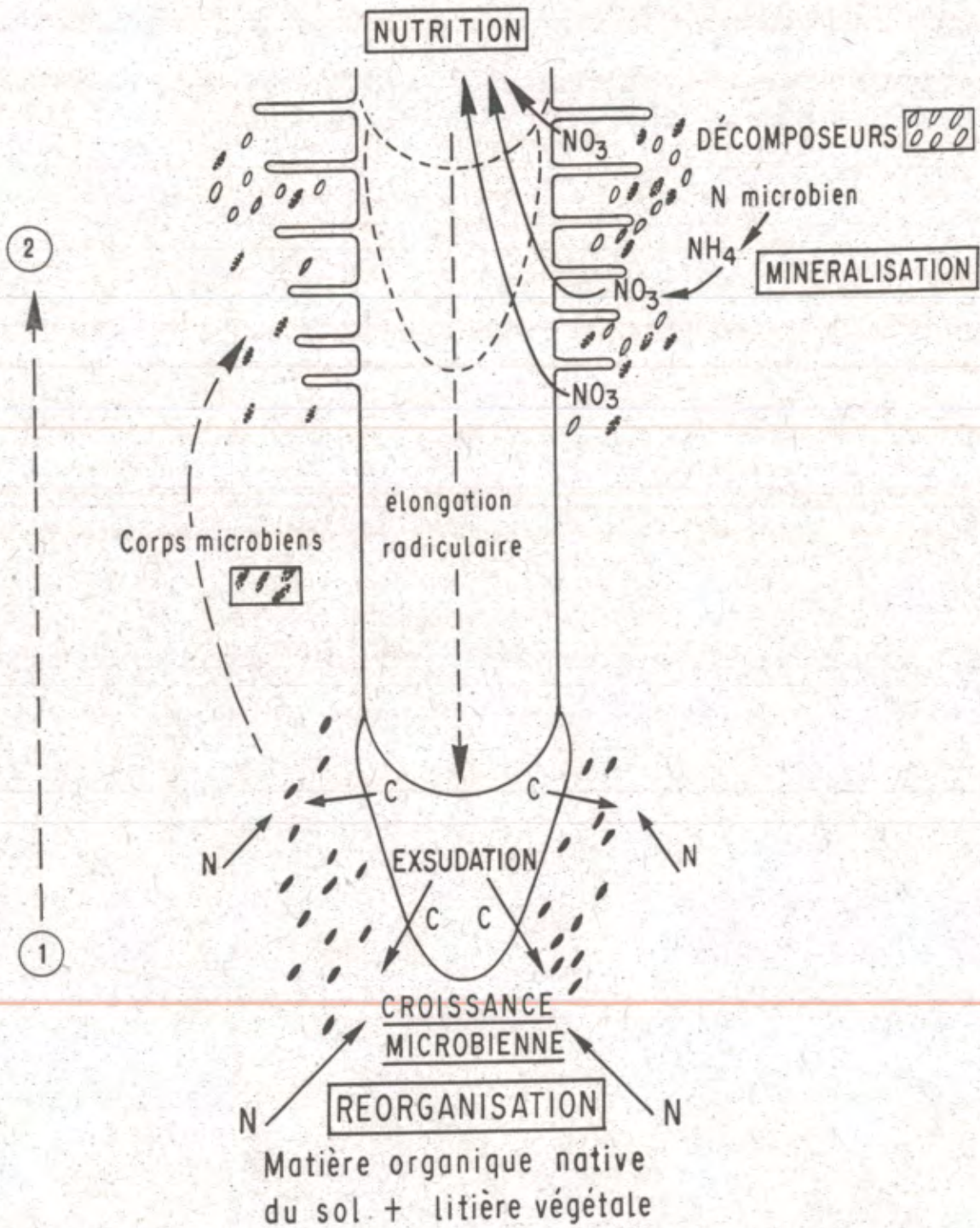


Figure 24 - Modèle de fonctionnement du cycle de l'azote dans la rhizosphère de blé.

A partir de l'épiaison, il n'y a plus d'effet-plante sur la vitesse de biodégradation du ^{14}C .

Par contre, la minéralisation du ^{14}C , jusque-là freinée, accélère jusqu'à devenir plus forte que dans le sol nu.

2 - Activité microbienne vis-à-vis de l'azote

La vitesse de biodégradation de l'azote de la litière demeure un peu plus élevée que dans le sol nu. Mais on observe surtout une seconde phase de minéralisation de l'azote (+ 4,6 mg N et + 0,6 mg $^*\text{N}$), qui correspond au remplissage des épis.

B - CHUTE DE LA BIOMASSE MICROBIENNE

1 - Carbone microbien

De l'épiaison à la maturité, la biomasse microbienne perd 150 mg de carbone, soit 56 % de la quantité mesurée à l'épiaison. Ceci est probablement en rapport avec l'arrêt de la production d'exsudats. Mais remarquons que malgré cette forte diminution de la biomasse microbienne, la minéralisation du ^{14}C accélère : il s'agit donc d'une microflore active.

2 - Azote microbien

La biomasse microbienne, qui diminue, perd de l'azote : elle perd 21 mg N dont 2,3 mg $^*\text{N}$ (valeurs calculées avec C/N = 7).

C - ORIGINE DE L'AZOTE DES EPIS

La biodégradation du carbone et de l'azote de la litière continue, il est possible qu'une partie de l'azote des épis provienne de la litière.

Mais considérons la figure 25 : à partir du 50e jour, le $^{14}\text{CO}_2$ produit chaque jour est supérieur au ^{14}C biodégradé, et à la fin de la culture, la production quotidienne de $^{14}\text{CO}_2$ est trois fois plus abondante que la perte en ^{14}C des débris. Par contre, à partir du moment où la biomasse microbienne perd du ^{14}C (55e jour), le rapport $\frac{^{14}\text{CO}_2/24 \text{ h}}{\text{perte en } ^{14}\text{C BM}/24 \text{ h}}$, compris entre 100 %

et 70 %, semble indiquer que le $^{14}\text{CO}_2$ a surtout pour origine la minéralisation des corps microbiens, provoquant ainsi la diminution du compartiment biomasse microbienne. C'est pourquoi nous pensons que l'azote minéralisé au profit des épis a aussi pour source principale ce compartiment microbien.

D - BILAN : EFFET LITIERE SUR L'HUMIFICATION DE L'AZOTE

De l'épiaison à la maturité :

- la litière ajoutée perd - 0,7 mg $^{*}\text{N}$
- la biomasse microbienne perd - 2,3 mg $^{*}\text{N}$ - 18,7 mg ^{14}N
- les plantes gagnent + 0,6 mg $^{*}\text{N}$ + 4 mg ^{14}N

Si tout l'azote perdu par la litière et par la biomasse microbienne qui n'est pas assimilé par les plantes est incorporé dans l'humus, l'humus gagne :

$$0,7 + 2,3 - 0,6 = 2,4 \text{ mg } ^{*}\text{N}$$
$$18,7 - 4 = 14,7 \text{ mg } ^{14}\text{N}$$

soit 17,1 mg N

L'humus gagne aussi du ^{14}C :

- la litière perd - 30 mg $^{*}\text{C}$
- la biomasse microbienne perd - 19 mg $^{*}\text{C}$
- les racines perdent - 5,9 mg $^{*}\text{C}$
- l'atmosphère gagne + 34 mg $^{*}\text{C}$

$$\text{L'humus gagne donc } 30 + 19 + 5,9 - 34 = \boxed{20,9 \text{ mg } ^{*}\text{C}}$$

Le $^{*}\text{C}/^{*}\text{N}$ du matériel humifié est très bas : 8,7.

À l'épiaison, le bilan azoté de l'humus était négatif, puisque ce compartiment avait perdu 18,3 mg ^{14}N et gagné 0,9 mg $^{*}\text{N}$, soit 17,4 mg N.

Globalement, la diminution de la biomasse microbienne de l'épiaison à la maturité permet que soit restituée à l'humus la quasi-totalité de l'azote qui avait été réorganisé sous l'effet rhizosphère.

E - L'EFFET LITIERE

L'effet rhizosphère apparaissait comme un phénomène où la plante intervenait par ses exsudats. L'effet litière n'est que la retombée de l'effet rhizosphère. Grâce à l'influence des exsudats, la microflore avait beaucoup

augmenté, les exsudats disparaissent, la microflore n'est plus stimulée, une partie d'entre-elle meurt, constituant un substrat pour une population de décomposeurs qui, ayant à sa disposition beaucoup d'azote (substrat à C/N microbien) va en libérer une partie sous forme minérale au bénéfice des plantes.

IV - IMPORTANCE DU TYPE DE SOL SUR L'EFFET RHIZOSPHERE

Nous avons réalisé une culture de blé dans des conditions comparables dans un sol brun modal, prélevé sous formation herbacée à Faugères (tableau 15) : ce sol est plus argileux, moins acide et son C/N est plus bas (10,5 au lieu de 14,3) que celui du sol de Mauguio.

Tableau 15 : Caractères physico-chimiques du sol de Faugères.

Granulométrie ‰					Matière organique ‰			pH eau
Argile	Limon fin	Limon grossier	Sable fin	Sable grossier	Carbone	Azote	C/N	
101	163	84	65	587	25	2,4	10,5	6

Après apport de 0,6 g de litière végétale pour 250 g de terre humide, on observe une forte minéralisation de l'azote dans les pots sans plantes (figure 26). Et la présence des plantes (2 pieds par pot) ne modifie pas la quantité d'azote minéralisé (incorporé par les végétaux) à la fin de la culture. On peut seulement observer, au stade trois feuilles, que la production d'azote minéral a été accélérée en présence des plantes.

Et la biomasse microbienne était toujours un peu plus faible dans les pots cultivés que dans les pots sans plantes (figure 27).

Il semble donc que l'effet rhizosphère apparaît quand l'activité microbienne "normale" du sol (celle qu'on observe dans le sol nu) n'est pas suffisante pour la nutrition azotée des plantes. Quand la production d'azote minéral est suffisante, on n'observe pas d'augmentation de la biomasse microbienne.

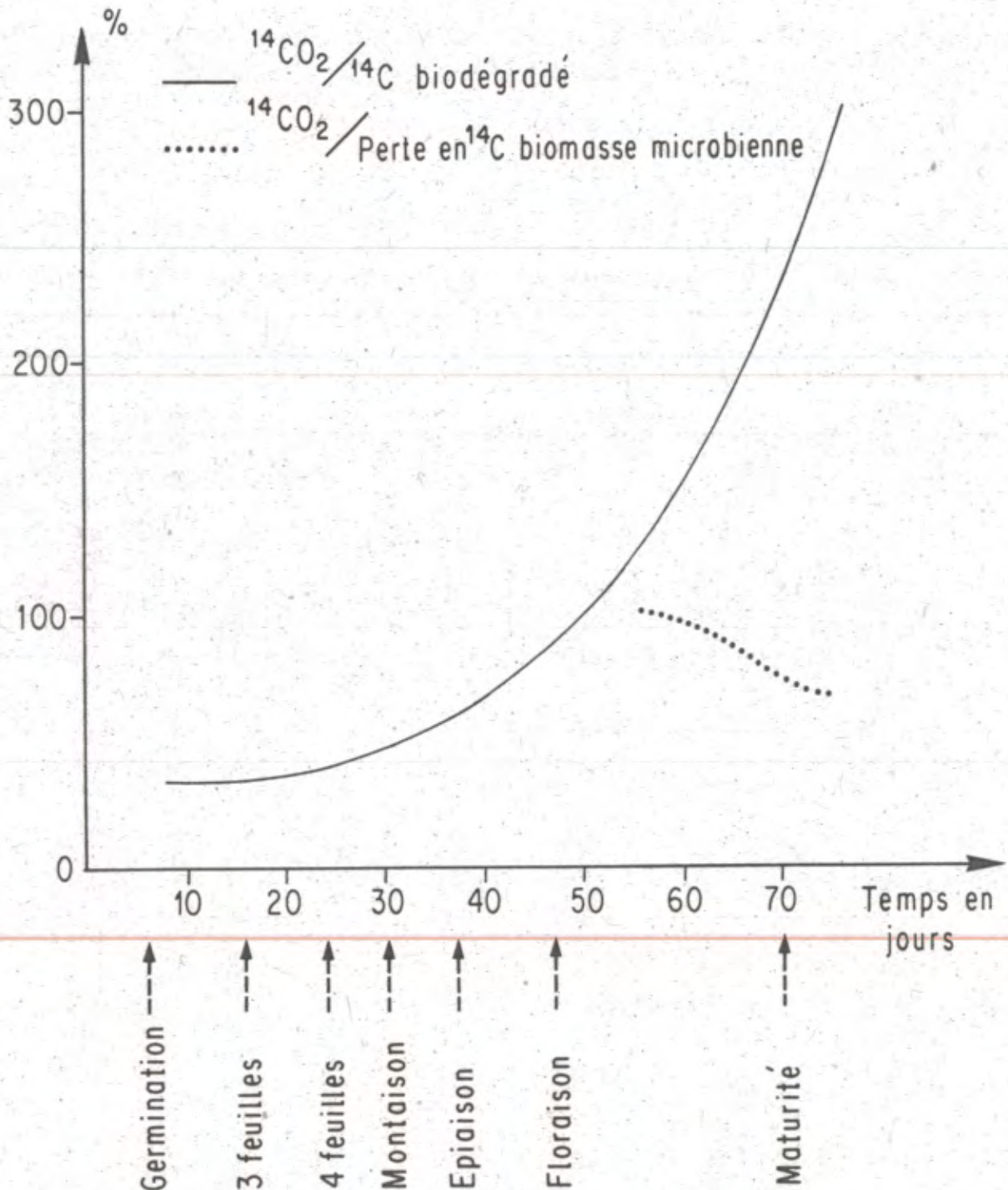


Figure 25 - Minéralisation du ^{14}C dans le sol cultivé :
- par rapport à la biodégradation du ^{14}C de la litière ajoutée :
$$\frac{^{14}\text{CO}_2 \text{ produit en 24 H}}{^{14}\text{C biodégradé en 24 H}}$$

- par rapport à la perte en ^{14}C du compartiment microbien :
$$\frac{^{14}\text{CO}_2 \text{ produit en 24 H}}{\text{perte en } ^{14}\text{C de la biomasse microbienne en 24 H}}$$

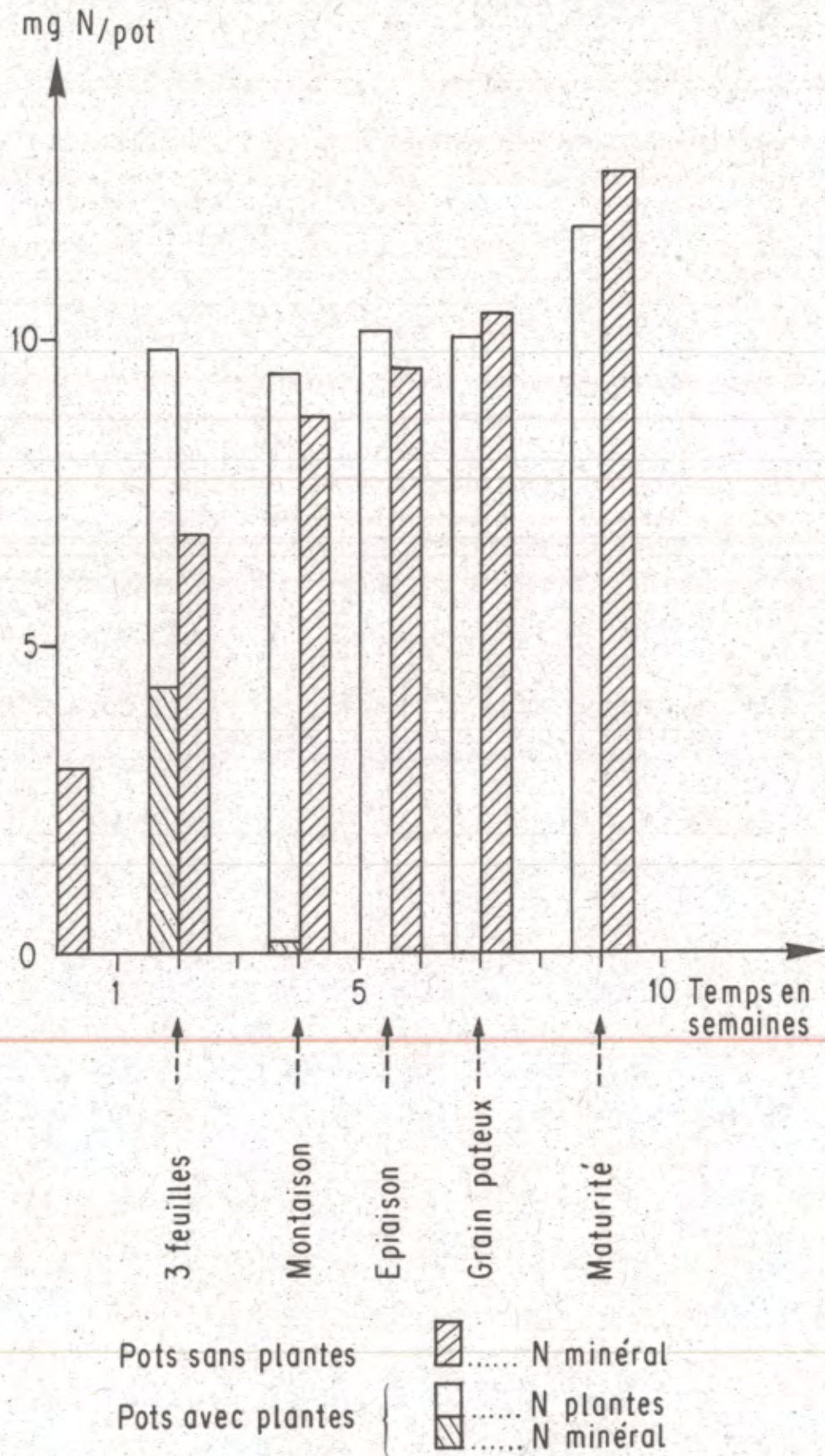


Figure 26 - Effet d'une culture de blé sur la minéralisation de l'azote dans un sol brun modal (Faugères) : azote minéral du sol et azote absorbé par les plantes dans les pots avec et sans plantes.

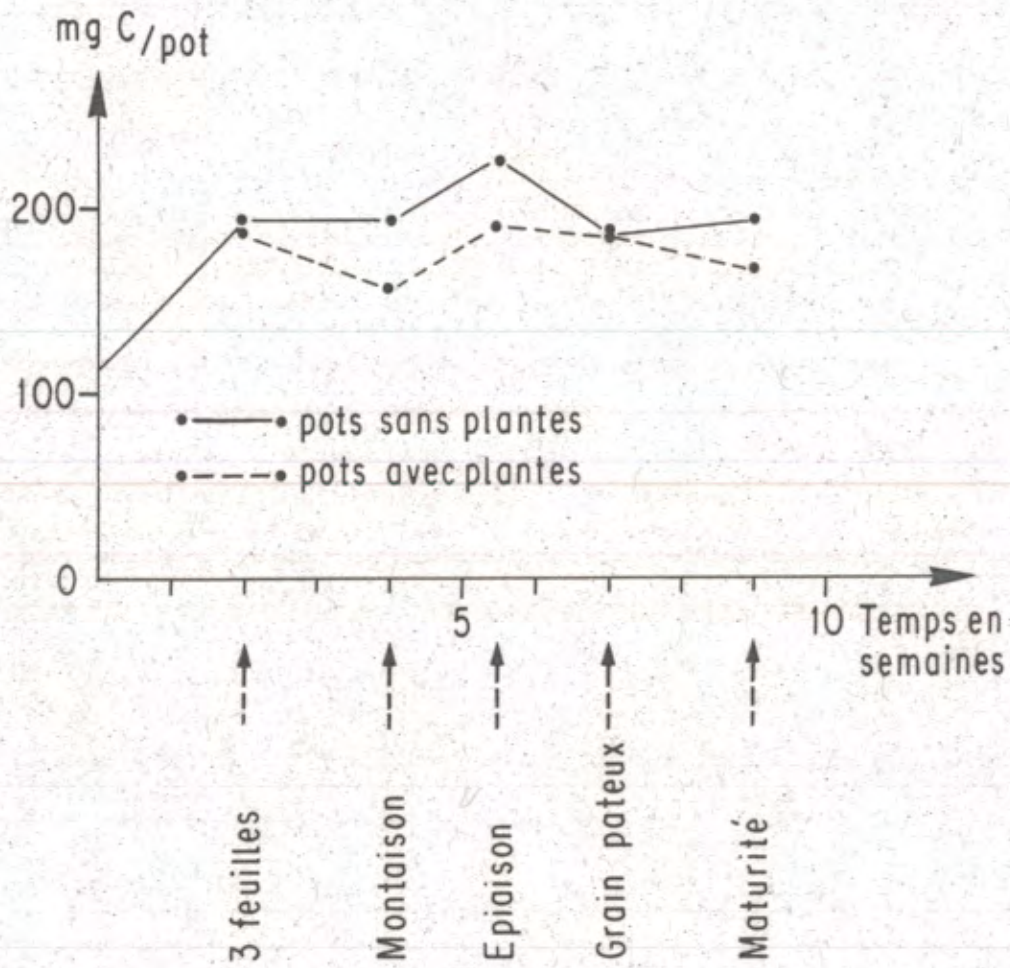


Figure 27 - Effet d'une culture de blé sur le carbone de la biomasse microbienne dans un sol brun modal (Faugères).