

O.R.S.T.O.M. — S.S.C.

Cours de MICROBIOLOGIE DU SOL

1973

Cl. MOUREAUX

COURS DE MICROBIOLOGIE DU SOL

C1. MOUREAUX - S. S. C.

INTRODUCTION

PREMIERE PARTIE

INFLUENCE DES MICROORGANISMES SUR LES PROPRIETES
PHYSIQUES ET SUR LE pH DU SOL.

DEUXIEME PARTIE

TRANSFORMATIONS MICROBIENNES DE L'AZOTE, DU SOUFRE,
DU MANGANESE ET DU PHOSPHORE.

TROISIEME PARTIE

LES MICROORGANISMES ET LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL.

QUATRIEME PARTIE

ROLE DES MICROORGANISMES DANS LA PEDOGENESE

DRSTOM
Année 1973

COURS DE MICROBIOLOGIE DU SOL

INTRODUCTION

Plan

1. Généralités

La microbiologie du sol ; objectif, position de charnière entre la Pédologie et la Biologie.

Le sol, résultante de l'action des êtres vivants sur la lithosphère, milieu de culture d'une microflore variée. Biomasse microbienne.

Bref historique de la microbiologie du sol.

Importance du facteur microbiologique en conditions tropicales.

2. Structure de l'écosystème Sol-Plante.

2. 1 - Concept de l'écosystème ; interactions plante-microorganismes-sol.

2. 2 - Les composantes microbiennes.

2. 2. 1 - Les 4 groupes d'organismes de la microflore tellurique.

2. 2. 2 - Classification physiologique.

2. 2. 3 - Classification nutritionnelle.

2. 2. 3. 1 - Phototrophes

2. 2. 3. 2 - Chimiotrophes

2. 2. 3. 2. 1 - Types de réactions d'oxydation

2. 2. 3. 2. 1. 1 -) transfert d'électrons

2. 2. 3. 2. 1. 2 -) perte d'électrons et de protons

2. 2. 3. 2. 1. 3 -) gain d'oxygène

- 2. 2. 3. 2. 2 - Nature des accepteurs d'électrons
 - 2. 2. 3. 2. 2. 1 -) germes aérobies (accepteur O_2)
 - 2. 2. 3. 2. 2. 2 -) germes anaérobies
 - 2. 2. 3. 2. 2. 2. 1) accepteurs d'électrons endogènes
 - 2. 2. 3. 2. 2. 2. 2) accepteurs d'électrons exogènes
 - dénitrificateurs
 - sulfatoréducteurs
- 2. 2. 3. 2. 3 - Nature des donneurs d'électrons
 - 2. 2. 3. 2. 3. 1) donneur minéral
 - 2. 2. 3. 2. 3. 2) donneur organique

2. 3. - Les enzymes dans le sol.

3. Fonctionnement de l'écosystème sol-plante.

- 3. 1) transfert de l'énergie et des éléments
- 3. 2) gains et pertes

4. Concept de l'équilibre des écosystèmes

- 4. 1 - Homéostasie
- 4. 2 - Perturbation de l'équilibre

O R S T O M
A n n é e 1 9 7 3

COURS DE MICROBIOLOGIE DU SOL

--:--:--:--:--:--:--

INTRODUCTION

1. Généralités

Le but de ce cours de Microbiologie du sol est de vous permettre de considérer le sol comme un milieu biologique, comme un véritable milieu vivant, c'est à dire hautement complexe dans lequel nous nous efforcerons de comprendre un certain nombre de mécanismes.

Le sol contient une multitude de cellules microbiennes actives, plus de 1 milliard souvent par gramme à côté de ses constituants minéraux sable, argile, limon et des résidus organiques morts. Certains auteurs l'ont même comparé à un tissu vivant. Comme un tel tissu, il respire (cf CO_2 ; O_2 - Warburg).

L'étude des microorganismes du sol s'appelle la :

Microbiologie du Sol

C'est un chapitre de la microbiologie générale, on a employé dans un moment le terme de :

Pédobiologie

mais la Pédobiologie est plus générale, elle englobe l'action de tous les organismes vivants du sol, insectes, acariens, vers de terre, rongeurs etc..., c'est à dire la faune du sol.

La microbiologie des sols développe des techniques d'études, emploie des méthodes qui lui sont propres ce qui lui donne droit de cité dans le domaine des sciences.

Sa position est une position de charnière entre la Pédologie et la Biologie.

En effet, dans le sol il existe une étroite interdépendance entre les activités biologiques et toutes les propriétés physiques et chimiques ; cette interdépendance est de plus en plus mise en lumière par les recherches actuelles ; ce cours s'emploiera à en faire voir beaucoup d'exemples.

Cela laisse loin derrière nous l'opinion qui a régné dans un moment et qui limitait le rôle du sol à celui d'un simple support physico-chimique pour la plante.

Revenons à une question de terminologie, j'ai utilisé le terme de microorganismes du sol, mais on emploie aussi dans le même sens germes du sol ou microflore du sol ou microflore tellurique (tellus, terre en latin) ; cependant on tend à dissocier l'entité microbienne du monde végétal proprement dit.

L'objectif de la microbiologie des sols est donc l'étude des microorganismes qui vivent dans le sol, c'est la connaissance de leur écologie, de leur rôle, rôle utile souvent, nuisible quelquefois.

On se limite cependant aux microorganismes qui vivent habituellement dans le sol. Sinon il faudrait étudier toute la microbiologie, car le sol est le "dépotoir universel", le déversoir dans lequel à un moment ou à un autre tous les germes de la terre peuvent passer, pathogènes y compris sans s'y maintenir obligatoirement bien longtemps.

Une grande partie des activités microbiennes dans le sol échappent encore à tout contrôle technologique ; c'est seulement par la connaissance de ce monde microbien du sol qu'on peut tendre à le maîtriser dans le sens favorable, celui de la fertilité, de la détoxication des substances polluantes, de l'enrichissement en azote à partir de l'azote atmosphérique qui constitue une réserve gratuite.

On dit que la microbiologie du sol pourrait devenir pour l'agriculture ce que la bactériologie est pour la médecine. On n'y est pas encore, mais le but est d'y tendre.

Comme en pathologie animale, le microbe est une question de terrain et les ensemencements de microbes utiles, les engrais bactériens restent sans

effet si les conditions du sol ne sont pas favorables.

La microflore du sol est constituée par l'ensemble des communautés :

- de Bactéries
- d'Actinomycètes
- de Champignons
- et d'Algues

Nous aurons l'occasion de les retrouver fréquemment par la suite.

Certains auteurs incluent également dans la microflore du sol les Protozoaires et les Virus.

Pour le biologiste, le sol peut se définir comme la résultante de l'action des êtres vivants sur la lithosphère, bien que pour les Pédologues les microbes ne soient qu'un facteur de la Pédogenèse ; mais l'importance du facteur biologique est de plus en plus mise en relief.

La petite taille des germes du sol pourrait inciter à sous estimer leur rôle, mais leur pullulation compense leurs faibles dimensions : quelques microns à moins de $\frac{1}{2}$ micron. Essayons d'évaluer le poids de germes par hectare ce qu'on appelle la biomasse microbienne ; prenons un sol avec 1 milliard de germes par gramme en estimant chaque germe à micron cube (certains sont plus gros : Azotobacter 25 microns cubes)

$$\begin{aligned} 1 \text{ micron} &= 10^{-4} \text{ cm} \\ 1 \text{ " cube} &= 10^{-12} \text{ cm}^3 \\ 10^9 \text{ germes} &= \frac{10^9}{10^{12}} \text{ cm}^3 = \frac{1}{1000} \text{ cm}^3 \text{ par g de sol} \end{aligned}$$

soit 1 mg, la densité étant voisine de 1.

Donc la masse microbienne peut équivaloir à 1 ‰ du poids du sol. A 1000 tonnes de sol par hectare, en ne considérant que les horizons plus superficiels très actifs, correspond alors une biomasse microbienne de 1 t.

Un bref historique de la microbiologie du sol peut nous amener maintenant à vous interroger sur son ancienneté.

Dès la plus haute antiquité, 6 000 ans avant Jésus Christ, sans connaître l'action des germes fixateurs d'azote atmosphérique dans les nodules des légumineuses, l'homme avait remarqué l'action bénéfique des légumineuses sur la fertilité des sols. VIRGILE les cite comme plantes améliorantes.

L'hypothèse de l'existence de germes microscopiques est déjà très ancienne, puisque VARRON et COLUMELLE, au 1er siècle avant J.C. avaient suggéré que les maladies pouvaient être causées par des organismes vivants microscopiques.

Il fallut pourtant attendre le 17^e siècle pour que la découverte de ces germes fut faite. Elle est due au Hollandais Antony van LEEUWENHOEK, vers 1670. C'était un artisan habile à manier le verre et les métaux, plus qu'un savant, et les microscopes qu'il montait lui ont permis de dessiner les premières Bactéries vues par l'homme, bien que le microscope ait été inventé depuis presque 100 ans.

C'est au 19^e siècle que l'étude des bactéries a pris naissance avec PASTEUR, à la faveur des recherches sur les fermentations, fermentations pourtant utilisées, connues, par l'homme depuis la plus haute antiquité, la fabrication du vin ou du vinaigre par exemple.

Mais la théorie biologique des fermentations fut longue à s'établir, car la plupart des savants de l'époque étaient des chimistes et des physiciens qui pensaient que les lois physico-chimiques pouvaient tout expliquer. LIEBIG parlait d'instabilité chimique contagieuse pour expliquer les fermentations.

Il faut connaître le nom de WINOGRADSKY, un des pionniers de la microbiologie du sol, russe d'origine qui a fait presque tous ses travaux à l'Institut Pasteur à Paris. C'est lui qui a découvert les germes de la nitrification vers 1890 grâce à sa technique, nouvelle à l'époque, du silico gel (support minéral propre à la croissance des germes autotrophes du sol, comme on le verra plus loin).

La nature biologique de la nitrification avait précédemment été démontrée par SCHLOESING et MUNTZ en 1877, alors que PASTEUR avait déjà combattu l'idée que la nitrification, dans les salpêtrières, était une simple oxydation par l'atmosphère.

On peut citer aussi les noms de WAKSMAN, (Américain, prix Nobel avec les antibiotiques). Il est russe d'origine, comme WINOGRADSKY ; BEIJERINCK, un hollandais eut une grande célébrité. Maintenant, surtout depuis la dernière guerre il y a de très nombreuses équipes de microbiologie du sol dans le monde.

Les recherches sont poussées dans plusieurs directions : Ecologie bactérienne, Physiologie bactérienne (Champignons capables d'utiliser le CO₂ comme les autotrophes), Biologie moléculaire (gènes responsables de la transmission d'enzymes utiles comme la nitrogénase).

Importance du facteur microbien en conditions climatiques tropicales

Je voudrais attirer votre attention maintenant sur un aspect qui me paraît très important pour nous qui travaillons sur des sols tropicaux : c'est que les activités microbiennes jouent un rôle plus grand en zone tropicale qu'en zone tempérée et cela pour 2 raisons principales :

- a) le climat
- b) la fixation microbienne de l'azote atmosphérique

a) Climat

Les températures intertropicales sont partout très favorables aux activités microbiennes - (optimum 25° à 40°).

Si l'humidité est favorable, quand on passe de 11°, température moyenne en France, à 25°, température moyenne courante en climat tropical, on multiplie l'activité microbienne par un facteur de l'ordre de 5 ; cela aboutit à une accélération considérable des cycles où la vie intervient, c'est à dire pratiquement tous.

b) Fixation d'azote atmosphérique

La rareté de l'azote est très accentuée dans les sols tropicaux ; je pense que vous savez déjà par d'autres cours, que c'est le facteur limitant le plus fréquent de la fertilité des sols tropicaux.

Or, beaucoup de germes du sol sont capables de fixer l'azote atmosphérique : Rhizobium des Légumineuses, Azotobacter, Beijerinckia, Algues bleues . Cette faculté permet d'accorder à la microflore un rôle utile plus grand en sols tropicaux qu'en sols tempérés puisque dans les premiers l'azote est relativement plus rare, la rareté étant synonyme de valeur (le lessivage des nitrates en zones tropicales humides apparaissant comme un facteur majeur de la perte d'azote). On a estimé la fixation biologique de l'azote dans le monde à 90 millions de tonnes par an.

La grande pénurie d'azote en sols tropicaux valorise encore cette fixation d'azote atmosphérique déjà activée (par rapport à celle des sols tempérés) par la température favorable.

2. Structure de l'écosystème Sol-Plante

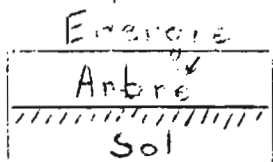
2. 1. - Concept de l'écosystème. Interaction Sol-Plante-Microbes.

Vous connaissez peut-être déjà par d'autres cours la définition d'un écosystème.

Un écosystème est un système limité dans l'espace, constitué par l'ensemble des êtres vivants qui s'y trouvent et par l'ensemble des conditions physiques, chimiques, biologiques et énergétiques qui règnent au voisinage immédiat de ces êtres vivants. Ces conditions constituent l'environnement.

C'est l'ensemble des écosystèmes qui forme la biosphère (étang, océan..)

Revenons à notre écosystème sol-végétation correspondant à une station ; il est caractérisé par des paramètres physiques, chimiques, biologiques et énergétiques, il y a les conditions climatiques, les conditions édaphiques (sol) il se produit des interactions constantes entre les 3 entités :



Plante - Microorganismes - Sol
(P) (M) (S)

station

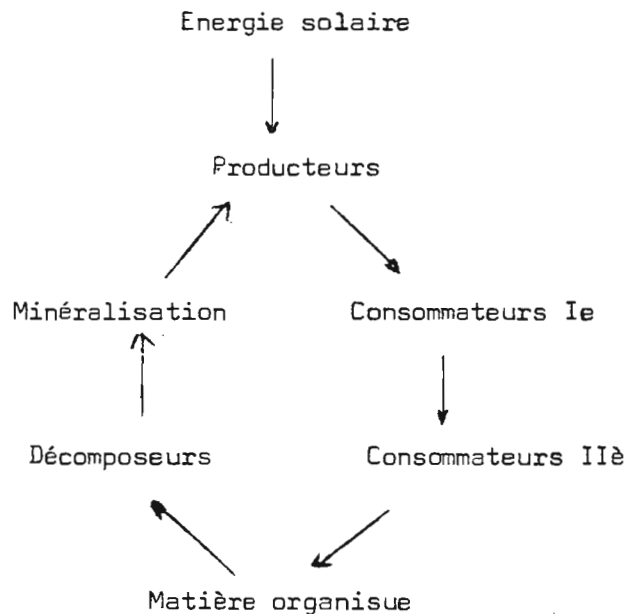
- entre P et M (Rhizosphère : gaine microbienne autour des membranes racinaires qui a été comparée à la paroi semi-perméable de l'intestin animal)

- entre P et S (ex. racines, action physique, mécanique ; action chimique par les exsudats racinaires).

- entre M et S (action solubilisatrice des germes par CO_2 , acides organiques...)

- entre les microorganismes eux-mêmes (synergie, antagonisme...)

Essayons de schématiser notre écosystème



L'énergie solaire est fixée par la photosynthèse (seulement environ 1 %). On dit que les végétaux sont les PRODUCTEURS (production de substances hydrocarbonées). Ces substances sont utilisées comme source d'énergie par les CONSOMMATEURS soit, primaires (herbivores), soit secondaires (carnivores). Ces consommateurs avec les plantes retournent de la matière organique au sol. Ils n'ont utilisé qu'environ les 2/7 de l'énergie qui y était stockée.

Les éléments nutritifs de cette matière organique apportée au sol (N, P, S, K) ne sont pas accessibles tels quels par les végétaux. Ils ne sont utilisables par l'absorption racinaire qu'après minéralisation par les micro-

organismes du sol qui peuvent être désignés par le terme de DECOMPOSEURS. Sans eux, il est facile de concevoir que le cycle de la vie sur la terre serait coupé, puisqu'il y aurait interruption des chaînes alimentaires (chaînes trophiques).

A côté de cette fonction vitale de la MINERALISATION, il faut citer, ici, la biosynthèse de corps nouveaux qui constituent l'humus. Cette biosynthèse se déroule en même temps que la biodégradation des résidus végétaux.

Vous savez que l'humus présente une importance capitale dans les sols et particulièrement dans les sols tropicaux.

- Action physique : protection contre l'érosion, le lessivage, amélioration de la structure, de la capacité d'échange

- action chimique : stockage d'éléments nutritifs P, S, N plus oligo-éléments, donc volant de fertilité ; solubilisation de minéraux par complexation

- action biologique : milieu de culture pour la microflore qui fournit des substances de croissance aux végétaux ou des corps augmentant leur perméabilité cellulaire, d'où nutrition végétale accrue.

La pellicule d'HUMUS est tellement importante sur la Terre qu'on parle quelquefois d'HUMOSPHERE comme une zone privilégiée de la biosphère. Son rôle essentiel dans le cycle de la Vie sur la Terre est sans commune mesure avec son volume qui est négligeable. Elle nous apparaît bien comme située au carrefour entre, d'une part, le monde minéral et, d'autre part, le monde végétal et le monde animal, c a d le monde vivant.

2.2. - Les composantes microbiennes

2.2.1 - Les 4 groupes de microorganismes constitutifs de la microflore du sol.

Du point de vue de la classification botanique, la microflore du sol est constituée par 4 grands groupes de microorganismes.

Ce sont par ordre de taille croissante :

Les Bactéries
Champignons
Actinomycètes
Algues.

Ce sont des groupes n'ayant pas la même position dans la classification botanique. Il n'est pas question pour nous d'examiner cette classification botanique, d'ailleurs encore mal connue et variable selon les auteurs sinon pour les Champignons et les Algues.

Nous nous contenterons de quelques indications (cf. détails dans livre Y. DOMMERGUES-F. MANGENOT). Chez les Bactéries (classe des Schizomycètes), il s'agit d'organismes unicellulaires, présentant un noyau diffus dans le cytoplasme.

Il y a des Eubactériales (c'est à dire vraies Bactéries) qui présentent des formes arrondies (cocci, quelquefois en chaînettes).

- bâtonnets (bactérium)
- bacilles (gros bâtonnets à endospores)

A côté des Eubactériales, il y a des formes variées :

- des bactéries filamenteuses (Bactéries du Soufre)
- des bactéries en fourreau dans lequel les cellules sont alignées en chaînes (Ferrobactéries).

Les Champignons possèdent des vrais noyaux du même type que ceux des végétaux supérieurs ce qui les distingue des Bactéries. De plus leur appareil végétatif filamenteux, le mycélium est plurinucléé. Comme ils sont très généralement acidophiles leur rôle est relativement plus grand en sols tropicaux qu'en sols tempérés. Les Actinomycètes sont intermédiaires entre les Bactéries et les Champignons, quoique plus proches des Bactéries. (par le noyau diffus sans membrane nucléaire). Ils sont unicellulaires mais forment des ramifications mycéliennes.

Les Algues, elles, se distinguent par la présence de Chlorophylle . Les Algues bleues (Cyanophycées) sont capables de fixer l'azote atmosphérique et jouent un rôle important en rizières.

2. 2. 2 - Classification physiologique

D'une façon pratique, on classe souvent les germes du sol en groupes dits physiologiques selon le rôle qu'ils assument dans les sols. Il y a ainsi dans le cycle de l'azote les groupes suivants :

Ammonifiants

Nitrificateurs

Dénitrificateurs

Les fixateurs d'azote atmosphérique :

soit libres (Azotobacter, Beijerinckia, Algues bleues)

soit symbiotiques (Rhizobium)

Dans le cycle du carbone : les Cellulolytiques

ligninolytiques etc...

Les milieux électifs de WINOGRADSKY permettent de séparer facilement ces groupes dans un sol donné.

Il y a aussi les bactéries du Soufre, du Fer, qui sont autotrophes (capables d'utiliser les éléments à l'état minéral, c'est le cas aussi des nitrificateurs) mais la plupart des germes sont hétérotrophes c'est à dire qu'ils ont besoin d'éléments nutritifs organiques (sucre surtout, au lieu de CO₂ pour les autotrophes, en ce qui concerne l'alimentation carbonée).

Une classification plus récente de STANIER modifiée par DOMMERGUES est la :

2. 2. 3 - Classification nutritionnelle

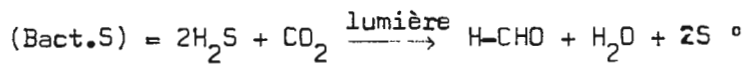
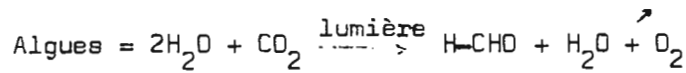
On distingue deux grandes catégories de microorganismes :

2. 2. 3. 1 - Phototrophes

2. 2. 3. 2 - Chimiotrophes (ou chémotrophes)

2. 2. 3. 2.- Phototrophes

Ce sont des microorganismes qui tirent leur énergie de la lumière (ce sont donc exceptionnellement des organismes producteurs), des Algues et certains germes du soufre, les Bactéries sulfureuses photo-synthétiques :



(H-CHO symbolise un produit organique biosynthétisé)

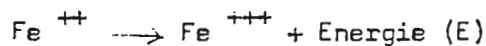
2. 2. 3. 2.- Chimiotrophes

Ces germes tirent leur énergie de réactions d'oxydation et on peut les classer en fonction de 3 critères :

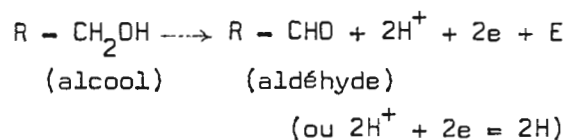
- types de réaction d'oxydation
- nature des accepteurs d'électrons
- nature des donneurs d'électrons

2. 2. 3. 2. 1. - Type de réaction d'oxydation

2. 2. 3. 2. 1. 1.) transferts d'électrons

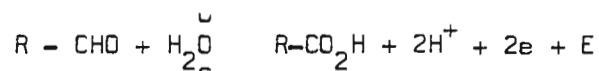


2. 2. 3. 2. 1. 2.) pertes de protons et d'électrons



sous l'action d'une enzyme deshydrogénase

2. 2. 3. 2. 1. 3.) réactions amenant un gain d'oxygène

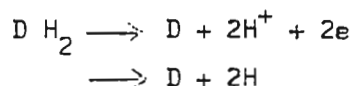


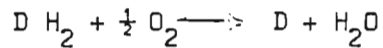
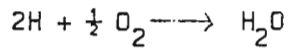
2. 2. 3. 2. 2. - Nature des accepteurs d'électrons

La nature des accepteurs d'électrons permet de distinguer parmi les Chimiotrophes différentes catégories de germes très importantes :

2. 2. 3. 2. 2. 1) germes aérobies

L'accepteur d'électrons est l'oxygène



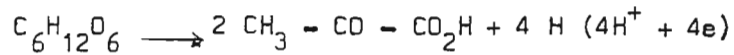


D = corps organique ou minéral
donneur: d'électrons

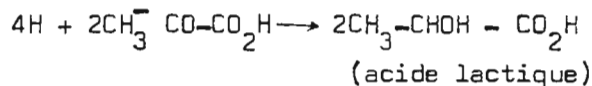
2. 2. 3. 2. 2. 2) germes anaérobies

là il y a deux possibilités

2. 2. 3. 2. 2. 1 - accepteurs d'électrons endogènes (fermentations)



(glucose) (acide pyruvique)



2. 2. 3. 2. 2. 2 - accepteurs d'électrons exogènes

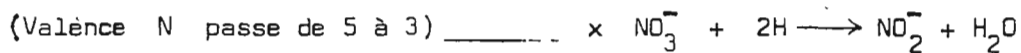
Il se présente deux cas typiques :

Dénitrification

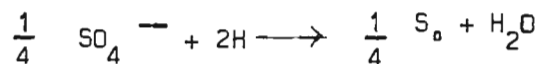
Sulfato-réduction

Dénitrification : NO_3^- est l'accepteur d'électrons

"respiration nitrate ou respiration anaérobie"



Sulfato-réduction SO_4^{--} est l'accepteur d'électrons



2. 2. 3. 2. 3.- Nature des donneurs d'électrons

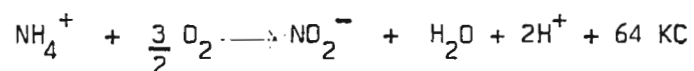
Selon un dernier point de vue, on peut distinguer, en ce qui concerne les donneurs (ou "donateurs") d'électrons, deux cas possibles selon qu'il s'agit d'un donneur minéral ou d'un donneur organique.

2. 2. 3. 2. 3. 1) Donneur minéral

C'est le cas des germes autotrophes : CHIMIOLITHOTROPHES

Exemple Nitrificateurs

val -3



Le donneur d'électrons est en même temps source d'énergie

2. 2. 3. 2. 3. 2) Donneur organique

C'est le cas des hétérotrophes = CHIMIOORGANOTROPHES



Ils constituent la grande majorité des germes du sol.

Le cas où le donneur d'électrons est organique est celui du métabolisme des germes hétérotrophes (= Chimioorganotrophes)

Ces ~~derriers~~ correspondent à l'immense majorité des germes du sol où la plupart d'ailleurs sont aérobies.

Ceci explique que, dans un sol donné, la densité de la microflore maximale en surface (présence de matière organique + aération). Je vous indique un exemple de décroissance d'activité biologique en profondeur. C'est au Sud de Tananarive sur pente en sol ferrallitique sous Manguier (colluvionné en surface). On évalue l'activité biologique par la respiration du sol (CO_2)

Surface 24,2 mg CO_2 / 20g sol/5 j.

10 cm 12,2

40 cm 5,7

A propos de la décroissance biologique vers la profondeur, on peut noter qu'elle est plus brutale dans les sols évolués (ferrallitiques), dans les vieux sols d'une façon générale, alors qu'elle est moins marquée dans les alluvions récentes de richesse élevée.

On distingue parfois parmi les hétérotrophes

- des germes parasites, se nourrissant de cellules vivantes, ce sont les pathogènes

- des saprophytes, utilisant des éléments solubles ou solubilisés avant l'absorption dans la cellule.

- des phagotrophes, se nourrissant d'éléments insolubles (digestion interne).

Classement selon les exigences nutritionnelles croissantes.

Toujours en ce qui concerne la classification nutritionnelle, certains auteurs ont distingué différents sols en fonction de l'abondance relative des microorganismes présents classés par ordre d'exigence nutritionnelle croissante :

- exigences réduites - (ex. glucose + composés minéraux Sulfate d'Am.)
- glucose + acides aminés
- " " " + facteurs de croissance, vitamines. Ce sont les auxotrophes.

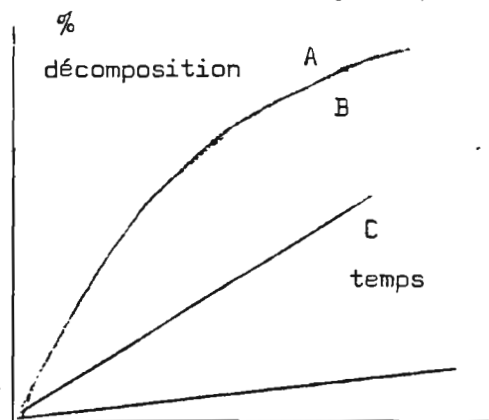
Les microorganismes des deux dernières catégories sont les plus nombreux dans les sols.

2. 3. - Les enzymes du sol

Les différentes réactions biochimiques qui se déroulent dans le sol ne sont pas seulement le fait des microorganismes. Elles sont dues aussi aux différentes enzymes qui se trouvent dans le sol indépendamment des germes. Les enzymes sont libérées dans le sol, soit par les germes, soit par les racines, soit apportées par les résidus végétaux.

Certaines peuvent se maintenir à l'état adsorbé sur les argiles comme l'uréase, la saccharase (ou invertase).

Une expérience de Durand (1966 Thèse Toulouse) met très bien en évidence ce qui est dû aux microorganismes et ce qui est dû aux enzymes dans la biodégradation de l'acide urique (biodégradation due au métabolisme global ou aux actions enzymatiques).



Courbe A disparition globale (sol non stérilisé normal)
B dégradation par les enzymes du sol et disparition physico-chimique (Sol+Toluène)
C Sol stérilisé à l'autoclave (mort des germes et destruction de l'uricase)

D'autres enzymes ne peuvent pas se maintenir à l'état libre sur les argiles comme cela a été montré pour l'asparagine par MOURARET (1965) sur des sols malgaches, mais elles n'en ont pas moins une activité importante (activité ammonifiante pour l'asparaginase)

Utilisation des enzymes du sol

Les enzymes du sol peuvent nous permettre d'évaluer l'intensité de divers processus biochimiques ayant lieu dans le sol.

| | | |
|----------------------------------|---|--------------------------|
| Activité microbiologique globale | { | Saccharase (HOFMANN) |
| | { | |
| | { | Deshydrogénase (LENHARD) |
| Ammonification | { | uréase (CONRAD) |
| | { | |
| | { | asparaginase (MOURARET) |
| Minéralisation du phosphore | { | phosphatase |

Les enzymes du sol sont à la base de la plupart des transformations biochimiques dans le sol comme les recherches actuelles le mettent en lumière.

La fixation de l'azote atmosphérique est réalisée grâce à la Nitrogénase.

La dénitrification est due à la nitrate réductase, la cellulase est responsable de la cellulolyse etc...

3. - Fonctionnement de l'écosystème Sol-Plante

3. 1.) transfert de l'énergie et des éléments

Prenons le cas de résidus végétaux tombant sur le sol ; ils sont immédiatement envahis par les microorganismes qui commencent leur biodégradation.

La faune du sol favorise d'ailleurs ces attaques en fragmentant les résidus ce qui augmente les surfaces d'attaque.

La biodégradation des retombées végétales est réalisée par des vagues successives de microorganismes où interviennent des Bactéries, des Champignons ou des Actinomycètes.

On appelle Vagues primaires ceux qui attaquent la matière organique fraîche. Ils la minéralisent (CO_2 , azote minéral, SO_4 , PO_4 ...) En même temps, ils font la synthèse de corps nouveaux polysaccharides, polyphénols englobés sous le terme d'humus. C'est le processus d'Humification.

L'humus constitue une forme de matière organique assez résistante à l'attaque des microorganismes, mais tout de même lentement biodégradée. Les germes responsables de ce processus de DESHUMIFICATION sont les vagues secondaires par opposition aux vagues primaires de la matière organique fraîche.

De nombreuses équipes de chercheurs s'emploient à mesurer ce turn-over de l'humus, ou plus exactement ce qu'on appelle le temps de résidence dans le sol des différentes fractions en utilisant le carbone marqué.

L'humus permet l'instauration d'un milieu hautement favorable aux activités bactériennes qui elles mêmes favorisent sa formation.

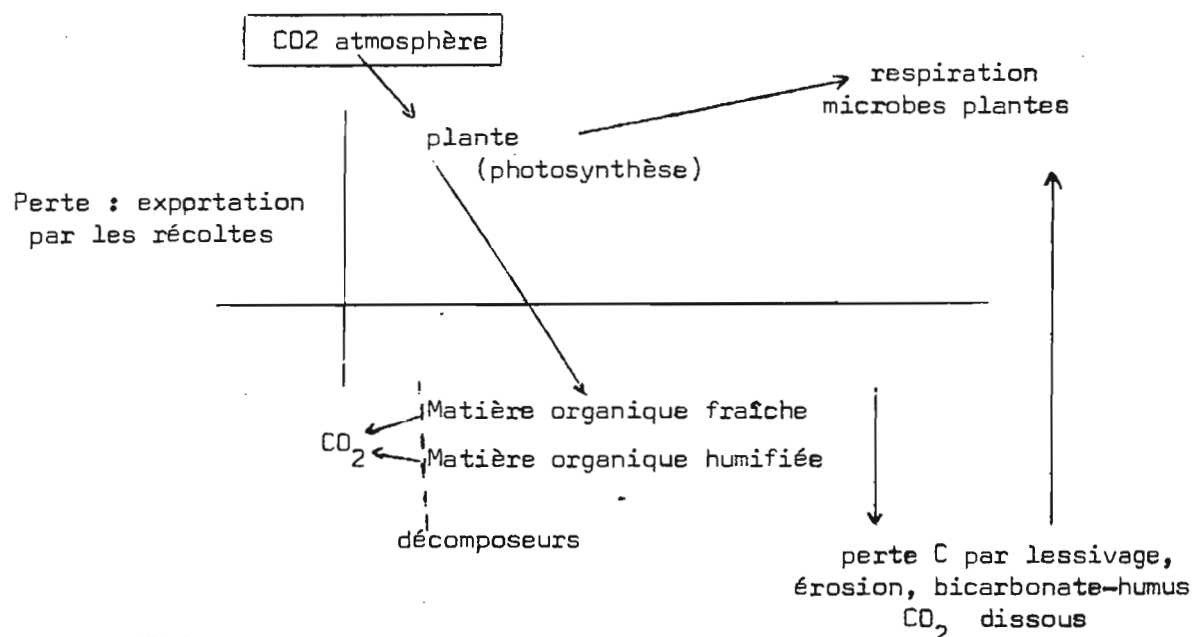
On a vu sur le schéma précédent le cheminement suivi par l'énergie on se rappelle que la microflore des décomposeurs tirent une fraction énergétique plus grande des résidus végétaux (4/7) que les consommateurs animaux (2/7).

3. 2.) gains et pertes

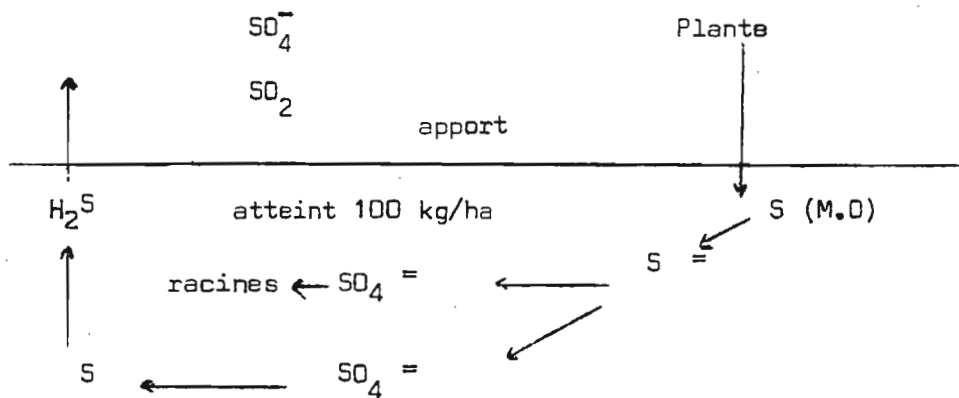
Le fonctionnement de l'écosystème sol- plante nous amènerait à envisager les différents cycles de C, N, S etc...

Nous ne jetterons qu'un coup d'oeil maintenant sur ceux du C et du S (nous y reviendrons dans la suite du cours).

Cycle du C



Cycle du S



Perte = exportation (crucifères, oléagineux)

Sulfato-réduction \longrightarrow H_2S (faible en général, mais facteur
{
(d'enrichissement de l'atmosphère
{
(en H_2S

4. Concept de l'équilibre dans les écosystèmes

4. 1. - Homéostasie

Les écosystèmes sont généralement assez stables dans la nature. L'homéostasie désigne cet équilibre difficilement déplaçable.

- Considérons un écosystème quelconque
 - un lac
 - Un sol sous culture
 - une forêt tropicale

On est surpris de constater une stabilité biologique remarquable, malgré certaines oscillations (variation de respiration avec la température par exemple).

Il y a des mécanismes régulateurs qui aboutissent à l'homéostasie. Cette stabilité est comparable à celle d'un organisme animal qui résiste aux variations de milieu : On peut prendre 2 exemples :

1) - Elimination d'un Champignon, parasite des Graminées, Ophiobolus

Après introduction, il disparaît après 40 jours. Il se produit une autoépuration naturelle, comme pour les eaux usées. (graphique = comptage Ophiobolus - temps) mais cette défense cesse de jouer si la perturbation dépasse un certain seuil.

L'élimination peut-être utile, ou nuisible (élimination des Azotobacter des engrais bactériens).

L'explication du phénomène se trouve dans l'énorme variété des germes du sol. Tout nouvel organisme subit une compétition sévère, la place étant occupée au maximum possible en fonction des conditions du milieu.

Bien sûr, il y a des exceptions à l'élimination des germes nouveaux venus :

défavorables : attaque d'organismes pathogènes ou parasites des cultures

ou

favorables : Inoculation par Rhizobium, par Algues bleues (Rizières)

L'équilibre des écosystèmes est très souvent contrôlé par un facteur limitant dont dépend la distribution, la densité et l'activité d'une population :

Lumière - Salinité - Tension osmotique - Teneur du milieu en éléments nutritifs.

Pour un facteur donné, un organisme se développe entre un seuil minimum et un niveau maximum de tolérance.

CO₂ par exemple : toxique pour les bactéries à 5 %, mais traces nécessaires, même pour les

hétérotrophes

Oligo-éléments = traces nécessaires, toxicité vite atteinte

Pour une population donnée, le facteur limitant peut varier d'un écosystème à un autre.

- en sols tropicaux bien drainés, acides, l'acidité élimine les Azotobacter

- en sols de rizières, c'est l'hydromorphie. Mais d'une façon très générale, en sols tropicaux l'azote est le facteur limitant le plus fréquent (avant Mo , P, S)

4. 2. - Perturbation de l'équilibre

L'équilibre biologique peut-être détruit quand les facteurs de perturbations deviennent importants. On a des exemples tous les jours, malheureusement, avec les phénomènes de pollutions : pétrole dans les mers.

produits chimiques dans les rivières
même l'apport d'éléments nutritifs, apparemment inoffensifs, dans les rivières, comme N et P, favorise l'envahissement par des Algues vertes.

Voici un autre exemple de perturbation de l'équilibre, mais utilisé avec profit, celui là pour lutter contre l'Armillaire, champignon parasite des cultures.

Les injections de sulfure de carbone (CS₂) dans le sol détruisent la presque totalité des microorganismes sauf Trichoderma viride, champignon utile. Ce dernier, trouvant alors un espace vital vide, va se développer de façon explosive et synthétiser des antibiotiques qui contrôlent le développement ultérieur de l'armillaire, au moins pour un moment. C'est une lutte indirecte.

Mais il y a des cas défavorables où c'est un nouveau parasite qui, trouvant le champ libre, va se développer (ex : en biologie animale, du développement de Champignons après destruction des microflores naturelles par les antibiotiques, levures par exemple, Candida albicans, moniliase de l'intestin).

Dernier exemple de perturbation : en milieu tropical, la déforestation par des moyens mécaniques, puis par le feu.

Les cendres élèvent le pH, l'aération du sol augmente. Il se produit une stimulation anormale et nocive de la nitrification et une grande partie des nitrates se trouve éliminée par lessivage.

1ère partie

Influence des micro-organismes sur les propriétés physiques et sur le pH du sol.

P l a n

I. Influence des micro-organismes sur la composition de l'atmosphère du sol le pH et le potentiel d'oxydo-réduction.

A - Activité des micro-organismes et atmosphère du sol.

Echanges gazeux

Diffusion des gaz

Oxygène et gaz carbonique dissous dans l'eau du sol

Incidence de la température

Intensité de la respiration

Aérobiose et anaérobiose

Conditions asphyxiques liées au mauvais drainage

Cas des sols immergés (production de H_2S)

B - Influence de la microflore sur le pH du sol

Facteurs d'acidification ou d'alcalinisation liés aux activités microbiennes (CO_2 , NH_4^+)

C - Influence de la microflore sur le potentiel d'oxydo-réduction

Systèmes red-ox

Cas des sols immergés

Réductions de NO_3^- , SO_4 , Fe^{3+}

Oxydations. Rôle des algues

II. Genèse et dégradation de la structure

Généralités sur la structure ; substances servant de ciment entre les particules du sol.

Mise en évidence de l'action des activités microbiennes sur la structure.

Micro-organismes responsables de l'agrégation

Champignons

Actinomycètes

Bactéries

Mécanismes de l'agrégation microbienne

Agrégation directe (gomme, Algues, Champignons filamenteux)

Agrégation indirecte (deux substances agrégatives principales : polysaccharides, substances humiques)

Facteurs de la genèse microbienne de la structure.

- a) matière organique fraîche
- b) présence de bases
- c) aération, humidité
- d) végétation
- e) stabilisation des polysaccharides agrégatifs

Dégradation de la structure

- a) substances antimouillantes
- b) surproduction de substances agrégatives

III - Acidification ou alcalinisation d'origine microbienne.

Pouvoir tampon du sol.

Processus d'acidification par

- a) gaz carbonique
- b) nitrification (cas des sols tropicaux)
- c) acides organiques
- d) sulfo-oxydation

Alcalinisation par

- a) ammonification
- b) sulfato-réduction.

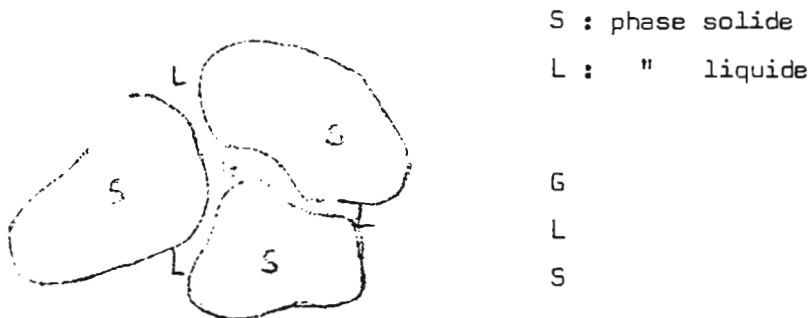
INFLUENCE DES MICROORGANISMES SUR LES PROPRIETES PHYSIQUES ET SUR LE PH DU SOL.

I. L'influence des microorganismes sur la composition de l'atmosphère du sol, le pH et le potentiel d'oxydo-réduction.

A. Atmosphère du sol

C'est le mélange gazeux occupant les espaces libres du sol ou phase gazeuse du sol (G).

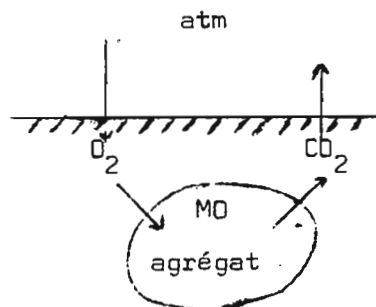
Prenons un sol à l'humidité équivalente, la phase liquide imbibe les agrégats et forme à leur pourtour une mince pellicule laissant libre les espaces lacunaires.



Même dans la phase solide, cependant, on peut avoir des inclusions gazeuses (gaz dissous dans les roches volcaniques poreuses, dans certains calcaires...)

La composition de l'atmosphère du sol est la résultante de 2 facteurs antagonistes : échanges gazeux, d'une part, liés surtout à la respiration et, d'autre part, la diffusion des gaz.

Le premier facteur résulte de l'activité des organismes vivants dans le sol, plantes par leurs racines, faune, microfaune et microorganismes du sol. Ce sont ces microorganismes, par leur respiration, qui constituent pratiquement la cause majeure de modification de l'at-



mosphère du sol par l'absorption d'oxygène et le dégagement de CO_2 . L'atmosphère du sol tend à se modifier par rapport à l'atmosphère libre (externe) au-dessus du sol. Le sens général de la modification c'est, vous vous en doutez un abaissement plus ou moins fort de la teneur en O_2 en-dessous de 21 % en volume et en enrichissement en CO_2 au dessus de 3 p 10.000, mais il y a aussi divers types de fermentations microbiennes de la matière organique des sols et enrichissement possible en gaz variés comme H_2S , H_2 , CH_4 et même N_2O (protoxyde d'azote ou oxyde azoteux) à partir du moment où des processus anaérobies peuvent se développer.

Le deuxième facteur, antagoniste du 1er, c'est la perméabilité du sol aux gaz, perméabilité qui règle une diffusion plus ou moins rapide. Cette diffusion freine le déséquilibre de composition entre l'atmosphère du sol et l'atmosphère externe. Elle a lieu dans la direction de moindre résistance c'est à dire, en général vers la surface. Inversement l'air atmosphérique entre dans le sol de sorte que c'est vers la surface que l'atmosphère du sol est généralement la plus voisine de la composition de l'atmosphère libre. Les phénomènes de diffusion sont intensifiés par les variations de pression et de température au-dessus du sol qui amènent l'atmosphère du sol à se comprimer ou à se dilater (affaissement brutal de pression : cyclones tropicaux, amplitude thermique très marquée des climats tropicaux d'altitude ou proches des tropiques).

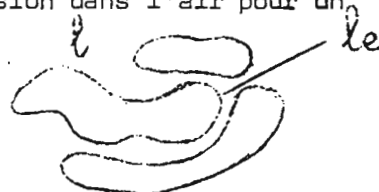
Quels sont les facteurs qui peuvent modifier la diffusion dans les sols ? L'intensité de la diffusion varie dans le même sens que le volume des pores du sol, (pores libres) ; plus exactement, elle est proportionnelle à la section de ces pores (libres d'eau) cela permet de prévoir que le tassement du sol provoquera un enrichissement relatif en CO_2 et cet aspect de la question est important dans les sols tropicaux compacts (la violence des pluies, le piétinement des troupeaux etc...) Les sols engorgés présentent, de la même façon, des taux de diffusion faibles.

Je vous indique la formule qui donne le coefficient de diffusion dans le sol D, connaissant D_0 coefficient de diffusion dans l'air pour un gaz donné.

$$D = D_0 \cdot S \cdot \frac{1}{le}$$

S = section des pores libres

(c'est à dire non occupés par l'eau)



$$\frac{l}{l_e} = \text{coefficient de tortuosité}$$

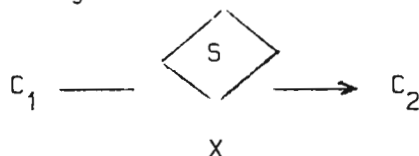
qui traduit le cheminement sinueux auquel le gaz est contraint (l : parcours rectiligne ; l_e : parcours réel).

A titre indicatif, les Valeurs du coefficient de diffusion dans l'air montrent que l'oxygène diffuse plus facilement que le gaz carbonique :

| | |
|----------------------|---|
| pour CO_2 | $0,139 \text{ cm}^2/\text{sec}$ (0°) |
| O_2 | $0,178 \text{ cm}^2/\text{sec}$ (0°) |
| H_2O | $0,239 \text{ cm}^2/\text{sec}$ (8°) |

La diffusion augmente avec la température (alors qu'à l'inverse, la viscosité diminue).

D'une façon générale, la vitesse du courant de gaz diffusé à travers une surface S , d'épaisseur X entre 2 zones présentant des concentrations C_1 et C_2 d'un même gaz, est égale à



$$V = D \cdot S \frac{C_1 - C_2}{X}$$

ou $D \cdot S \frac{dC}{dX}$

le volume gazeux diffusé étant alors représenté par l'intégrale calculée entre C_1 et C_2

La proportion de CO_2 produit par les racines reste généralement faible par rapport à celle des microorganismes. A l'inverse, il faut signaler le cas particulier de quelques racines comme celles du riz qui excrètent de l'oxygène pris dans l'atmosphère libre par les feuilles. On peut estimer schématiquement les proportions courantes de CO_2 produites dans un sol moyen par les valeurs suivantes :

| | |
|---------------------|-----|
| Microflore | 60% |
| Faune et Microfaune | 10% |
| Racines | 30% |

La forte part prise par la microflore est due à l'intensité du métabolisme des microbes par rapport aux métazoaires. En effet, S/V augmente si V diminue. Si la taille \searrow , $S \searrow$ comme carré de R
 V comme le cube de R

On peut calculer que la respiration est relativement 300 fois plus faible chez l'homme que chez un Azotobacter.

Des échanges physico-chimiques peuvent théoriquement interférer avec les processus biologiques pour modifier la composition de l'atmosphère du sol : apports ou lessivages de CO_2 par les eaux météoriques, dégagement ou absorption par l'eau du sol à la suite de variations de température, mais ces processus semblent jouer un rôle relativement peu important par rapport aux activités biologiques (la solubilité augmente avec la pression -loi de Henry-, diminue avec la température).

Des auteurs comme BACHELIER en tiennent compte, cependant; ce même auteur distingue dans le sol 2 atmosphères :

a) une atmosphère "qu'il appelle libre" remplissant les pores du sol.

b) une atmosphère dissoute dans les films d'eau recouvrant les agrégats et qui intéresse directement les racines. Vous savez que le CO_2 est soluble dans l'eau à volume à peu près égal : 1 litre d'eau dissolvent environ 1 litre de CO_2 à $15^\circ C$ (en présence de CO_2 pur).

La solubilité de l'oxygène est beaucoup plus faible que celle du CO_2 . Les températures élevées en sols tropicaux favorisent une anaérobiose ou anoxybiose relativement plus forte puisque l'eau du sol dissoudra moins d'oxygène (même si elle dissout un peu moins de CO_2). Ainsi, à la température de 27° qui est celle des averses tropicales, la solubilité de l'oxygène dans l'eau est de 5,5 cc/l alors qu'elle est égale à 7 cc/l à 15° (à la pression partielle de O_2 de 21 %).

| températures | solubilité $O_2/1$ |
|--------------|--------------------|
| 27° | 5,5 |
| 15° | 7 |

La microflore exerce sur l'atmosphère du sol une influence relativement

plus grande par rapport aux sols tempérés pour 3 raisons principales.

1°) Température

Activités microbiennes élevées (5 fois plus à 25° qu'à 11°),
dégagement de CO₂, épuisement O₂ plus important.

2°) Structure

A dégagement de CO₂ ou fixation de O₂ égaux (ou à échanges gazeux égaux), la variation de concentration en CO₂ et O₂ sera d'autant plus grande que le volume lacunaire (ou volume des pores entre les agrégats) sera plus faible, ce qui est fréquent, de nombreux sols tropicaux étant compacts ou hydromorphes.

3°) Retombées végétales abondantes.

Sous forêt ombrophile, on signale des retombées annuelles supérieures à 15 t/ha, d'où activité intense des microorganismes décomposeurs.

La richesse de l'atmosphère du sol en CO₂ peut-être 10 à 1 000 fois supérieure à celle de l'atmosphère libre c'est à dire qu'on peut arriver à 30 % de CO₂ en volume (0,3 % à 30 %). Le dégagement de CO₂ par la microflore du sol peut atteindre 200 mg CO₂/Kg sol et par jour dans les mesures au laboratoire dans le cas d'un bon sol.

J'ai mesuré à Madagascar dans un sol hydromorphe alluvial nu près de Tananarivo un dégagement en place variant de 3 à 8 g/m² et par jour, mais on rapporte des chiffres dépassant 30 g sous culture tropicale. En sols tempérés, les chiffres signalés sont généralement compris entre 2 et 10 g/CO₂ m²/24 h soit 1 à 5 l CO₂ environ et un volume correspondant d'oxygène est absorbé dans le sol.

Cela équivaut à 10-50 m³ CO₂/ha/jour. Schéma appareil mesure sur le terrain.

On peut aussi comme BACHELIER, (étude du carbone des sols, 1968) utiliser une ampoule de Koepf. Le CO₂ passe dans une ampoule où l'on fait l'électrolyse d'une solution de NaCl

$\text{Na} + (\text{cathode}) \rightarrow \text{NaOH}$ qui neutralise le CO_2 du sol, le Cl, à l'anode en Ag, étant bloqué sous forme de AgCl. La quantité de CO_2 est mesurée à l'ampèremètre selon la quantité d'électricité nécessaire pour maintenir la neutralité (mesure en présence de phénolphaléine).

Toxicité du CO_2

La toxicité du CO_2 dans le sol se manifeste envers les germes du sol à partir de teneurs variables. Je l'ai constaté à partir d'environ 5 % c'est à dire environ 150 fois plus que l'air libre pour la microflore totale en sols ferrallitiques malgaches.

Cependant beaucoup de germes sont peu sensibles comme Azotobacter. Les teneurs en O_2 , jouent le rôle majeur pour déterminer la nature aérobie ou anaérobie des activités microbiennes, mais seulement au-dessous de valeurs faibles. En effet, la teneur de O_2 peut s'abaisser sans retentir sur l'aérobiose de la microflore de 21 % jusqu'à des valeurs de 3 ou 5 %. CLARK trouve même 2 % pour Pseudomonas et Achromobacter (Canad. J. Microb., 18, 3 p. 321, mars 1972), lorsque l'oxygène s'abaisse au-dessous de 2 %, la croissance diminue et le temps de latence augmente.

On a parfois signalé des inhibitions pour des teneurs en O_2 supérieures à 21 %.

En réalité plus que la teneur absolue en oxygène, ce qui importe surtout c'est la possibilité de renouvellement de l'oxygène. C'est l'oxygen diffusion rate des Américains ou D.D.R..

Les activités respiratoires des microorganismes ne doivent pas l'abaisser, sous peine d'anaérobiose, au-dessous de $20 \cdot 10^{-8} \text{ g O}_2/\text{cm}^2/\text{minute}$ = $\frac{20}{100}$ gamma c'est à dire $\frac{1}{5}$ gamma $\text{O}_2/\text{cm}^2 \text{ min}$. mais les divers groupes de germes sont plus ou moins exigeants ; ainsi les nitrificateurs sont très aérobies. Quelles sont les conséquences pratiques d'un manque d'aération du sol ? En ce qui concerne la plante, il y aura diminution de croissance des racines par effet direct du CO_2 ou abaissement du pH et du potentiel d'oxydo-réduction, comme on le verra tout à l'heure. La concurrence herbe-arbre fruitier qui est classique est explicable par ces processus d'enrichissement en CO_2 sous le lacis des racines graminéennes, les activités microbiennes étant plus fortes dans la rhizosphère.

CO₂ et racines

La croissance racinaire optimale a lieu à une concentration en CO₂ ne dépassant probablement pas 1%, bien que 9 à 10% soient tolérés pour de courtes périodes. Si l'on considère la teneur en O₂, on a signalé que la croissance de la canne à sucre cesse sous 0,7% O₂, étant gênée dès 9-12%. Les racines sont plus exigeantes en O₂ que la microflore.

On peut le voir dans le tableau suivant comparant leurs besoins, dans le cas de la canne à sucre, avec ceux de la microflore aérobie.

| | CO ₂ | | O ₂ | | |
|--------------------|-----------------|-----------------|----------------|-------------|---------------------|
| | Optimum | Tolérance brève | Optimum | gène | Inhibition |
| Racines (Canne) | < 1% | 9-10% | > 15% | < 9-12% | < 0,7% |
| Microflore aérobie | < 5% | env. 20% | *
> 3-7% | *
< 2-5% | < 130 mg/l dans sol |

* selon les germes.

D'une façon générale, c'est le mauvais drainage qui amène le blocage d'une partie plus ou moins grande des pores du sol causant aussi la baisse d'oxygène dans le sol et amenant une évolution plus ou moins hydromorphe. C'est à la limite extrême le cas du sol immergé.

Prenez le cas d'un sol mis en eau. La chute de concentration en O₂ est rapide dès la submersion et se produit en quelques heures. La microflore anaérobie prend le relais de la microflore aérobie. Cependant, en surface, dans les conditions de fort éclaircissement des régions tropicales, beaucoup d'Algues se développent et elles dégagent de l'oxygène (cf rizières : dégagement bulles O₂ eau submersion).

Une mince pellicule de sol au contact de la lame d'eau est donc aérobie, mais vers la profondeur on a des fermentations anaérobies de matière organique.

La production de H_2S amène des phénomènes de toxicité s'il n'y a pas assez de fer pour le bloquer sous forme de FeS . H_2S (dès 0,3%) est en effet toxique (cf maladie Aki-Ochi des rizières du Japon). En sol mal aéré, l'apparition de nitrites très toxiques, aussi, peut avoir lieu soit par blocage au stade de la nitrosation, soit par réduction des nitrates en nitrites.

On a signalé des phénomènes de toxicité par des corps organiques variés en sols mal aérés : par l'alcool éthylique par exemple pour les racines de tomates.

B. L'influence de la microflore sur le pH est variable : elle peut être acidifiante, c'est le cas général, ou alcalinisante, on y reviendra, mais, ici, dans le cadre de l'atmosphère du sol, on doit considérer surtout l'influence du dégagement de CO_2 qui est acidifiante. Cette influence acidifiante de la microflore est plus importante en sols tropicaux qu'en sols tempérés à cause du dégagement plus élevé de CO_2 à 25° et plus et de l'humidité fréquente des sols qui diminue encore le volume de l'atmosphère du sol et freine ainsi la diffusion.

Il faut souligner, cependant, que la microflore est répartie de façon très hétérogène dans le sol, elle se concentre autour des débris végétaux en décomposition. Il en résulte une micro-répartition hétérogène du pH.

Inversement en sol très organique ou sous paillis, on peut noter parfois une élévation du pH due à l'ammoniaque libre, cet ammoniaque peut d'ailleurs se perdre dans l'atmosphère hors du sol en même temps que le sol s'assèche.

L'abaissement de la teneur en oxygène du sol par la microflore amène une chute du potentiel d'oxydo-réduction que l'on va envisager dans un instant et si les autres facteurs ne changent pas cela se traduit par une montée du pH ;
Ex : en sol ferrallitique (Tsimbazaza, Madagascar)

| | 0-5cm | 10-15cm |
|----------------------------|-------|---------|
| Sol nu | 6,72 | 6,70 |
| Sous paillis
Pennisetum | 6,98 | 7,00 |

Sous l'angle de la fertilité des sols, c'est un inconvénient des paillis, ils abaissent la nitrification en général bien qu'ils soient bénéfiques sous la plupart des autres aspects.

Influence de la microflore sur le potentiel d'oxydo-réduction du sol.

Le potentiel d'oxydo-réduction du sol exprime quantitativement son pouvoir oxydant ou réducteur. Il reflète la pression d'hydrogène moléculaire. On le détermine dans le sol en mesurant la différence de potentiel qui s'établit entre ce sol et une électrode de référence ; on réalise l'équivalent de 2 demi-piles présentant des concentrations différentes de H₂ et il va s'établir entre elles une différence de potentiel.

L'électrode de référence est en platine en présence d'hydrogène naissant (on l'appelle électrode normale d'H₂) et on lui affecte arbitrairement le potentiel zéro, à pH = 0 (E_H = 0)

La relation de NERNST s'écrit E_H = 0,06 L (H⁺) - 0,03 Lp (H₂)

$$\text{ou si on pose avec (CLARK) } = rH = \text{Log } \frac{1}{pH_2}$$

et sachant que Log (H⁺) = - pH on a EH = - 0,06 pH + 0,03 rH

On voit que le potentiel varie en sens inverse du pH, les autres facteurs ne changeant pas (variation de 60mv par unité pH).

A pH 7, le potentiel normal de l'électrode de référence est ainsi de -406 mv. Dans la pratique des mesures, on emploie d'autres électrodes beaucoup plus maniables (calomel - KCl ou chlorure d'argent - Ag).

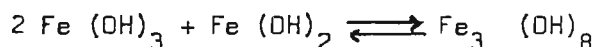
A la mesure, il faut alors ajouter le potentiel de l'électrode utilisée (200 mv pour Ag - AgCl)

Dans le sol, le potentiel d'oxydo-réduction est sous la dépendance, de la teneur en oxygène de l'atmosphère du sol de l'oxygène dissous dans l'eau du sol. Mais il est aussi et même surtout régi par l'état d'équilibre de certains systèmes redox et par conséquent est modifié par les microflores susceptibles de changer cet équilibre.

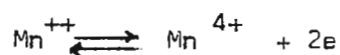
Il s'agit surtout de l'équilibre des oxydes ferriques ou manganiques avec les formes ferreuses ou manganieuses.



ou très fréquemment, en sol de rizières d'après Ponnamperuma (1967, Soil Sci Juin 1967)

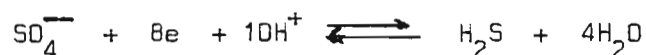


(Hydrox. ferrique) (ferreux) (Hydrox. ferroso-ferrique)



(Bactéries du fer oxydant indifféremment Fe ou Mn)

Les formes oxydées ou réduites du S interviennent aussi :



(germes oxydants du S et sulfato-réducteurs)

Le potentiel d'oxydo-réduction varie dans le même sens que la concentration de l'élément oxydé par rapport à l'élément réduit. Dans le cas du fer :

$$E_H = E_o + K L \frac{(\text{Fe}^{3+})}{(\text{Fe}^{2+})}$$

On dit que le potentiel est normal si $(\text{Fe}^{3+}) = (\text{Fe}^{2+})$ 0,75 v pour le fer)

$$(E_H = E_o)$$

Causes favorisantes de la chute de Potentiel sous l'action de la flore

Pratiquement, les baisses de potentiel d'oxydo-réduction les plus marquées ont lieu lorsque les sols sont submergés et qu'ils sont suffisamment riches en matière organique, ce qui amène l'épuisement de l'oxygène par les activités microbiennes en quelques heures.

Mais on a tous les intermédiaires selon que les sols/soumis à des processus plus ou moins hydromorphes. sont

La présence de corps oxydants comme les nitrates ou le bioxyde de manganèse retarde la baisse de potentiel.

Je vous donne quelques valeurs mesurées, dans un sol limoneux tempéré :

Avant la submersion = 600 mv
15 jours après = 300 mv sans enrichissement organique
140 mv avec enrichissement organique

Ensuite la baisse de E_H continue, mais plus lentement.

Les matières organiques labiles cad facilement assimilables provoquent des développements rapides de germes qui épuisent l'oxygène et abaissent le potentiel.

C'est ainsi que KAUFFMANN et BOQUEL (1956, Congrès Pédol. Paris) ont mesuré des potentiels s'abaissant à -300 mv en présence d'amidon.

En sol de rizière immergée, on passe de 300 mv à 50 mv au 5^e jour par une baisse continue rapide (Baisse plus lente ensuite jusqu'à -100 mv). D'une façon générale les nitrates disparaissent rapidement après l'immersion.

Comme pour le pH, on a une grande hétérogénéité, il y a des micro-zones très réductrices. En pratique, en sol immergé en rizière, les bactéries sulfato-réductrices abaissent beaucoup le potentiel par la production d' H_2S .

Dans ces cas là, on a des potentiels de l'ordre de 0 (vers pH 5) et le caractère asphyxique du sol s'aggrave si l'argile est un peu sodique.

La mesure s'effectue en profondeur avec des électrodes cannes (Ponselle par exemple).

Élévation du potentiel par la microflore

En ce qui concerne l'élévation du potentiel par la microflore, on peut considérer deux cas, celui d'un sol submergé et celui d'un sol drainé.

En sol submergé, le cas des Algues est typique ; elles recouvrent la surface : Algues vertes, Algues bleues, (Cyanophycées fixatrices d'azote)

Elles dégagent d'innombrables petites bulles de O_2 à la lumière et amènent l'extrême surface à l'état oxydé. (Fe^{+++} , NO_3^+). La réduction des nitrates a lieu sous une mince pellicule de surface. (E < 200 mv à pH 5).

Conséquence du drainage

Cependant, les phénomènes les plus marquants se produisent à la suite du ressuyage des sols, du drainage.

Dans certaines rizières des zones littorales contenant des sulfures, le drainage a pour conséquence l'oxydation biologique des formes réduites du S jusqu'à SO_4H_2 et en même temps que le pH peut baisser jusqu'à des valeurs de l'ordre de 3, il y a oxydation du sulfure de fer, (FeS) et des polythionates.

L'oxydation d'origine biologique représenterait 40 à 60% de l'oxydation totale. Les germes responsables les plus représentatifs de ce processus

sont des autotrophes :

Thiobacillus thiooxidans
" thioparus
" dénitrificans

Le premier peut supporter des pH très bas de l'ordre de 0,5 à 1.
L'acidification élève le potentiel.

On reviendra plus loin sur l'oxydation du soufre à propos de l'acidification d'origine microbienne.

II Génèse et dégradation de la structure

Parmi les divers interactions existant entre la microflore et le sol, celles qui concernent la structure sont particulièrement importantes en régions chaudes.

En effet, on sait que pour beaucoup de sols tropicaux, un obstacle majeur à la mise en valeur est la mauvaise structure (ex : sols érodés des Hauts-plateaux malgaches avec une densité apparente de 1,7, ne permettant pas la pénétration des racines. Nous allons donc examiner ici l'action de la microflore sur la structure du sol sans oublier que la structure est un facteur du milieu jouant un rôle déterminant sur les activités biologiques, notamment

- par l'aération, la majeure partie des germes étant aérobies
- par les surfaces disponibles selon la nature des agrégats, les actions microbiennes étant des phénomènes essentiellement de surface (ex : la nitrification qui augmente par broyage des gros agrégats) mais, la structure, ce facteur de l'environnement est elle-même sous la dépendance de la microflore du sol. En effet, comme on va le voir, il y a aussi quelques cas où ils amènent une dégradation de la structure.

Rappelons que la structure désigne les types de disposition des particules élémentaires du sol les unes par rapport aux autres, sable, limon, argile qu'il est possible d'isoler par l'analyse mécanique du sol. Il y a 3 types de structure :

1°) monoparticulaire, c'est une juxtaposition : sable de dune par exemple.

2°) continue, il s'agit de formation cimentée : alios, croûte par exemple.

3°) fragmentaire, là, les particules élémentaires sont agglomérées en unités structurales appelées agrégats (\varnothing 1/20 à 20 mm) qui ne se dispersent

pas dans l'eau.

De ces 3 types de structure, c'est le dernier, le plus fréquent, dont nous nous occuperons.

Comment la cohésion est-elle réalisée entre les particules élémentaires qui constituent un agrégat ?

Le lien entre ces particules est un ciment

- soit minéral (argile, oxydes de fer ou d'aluminium, silice amorphe).

- soit organique (polysaccharides, résines (polyterpènes) protéines, substances lipidiques et humiques), cires.

- les particules peuvent aussi être réunies mécaniquement par des organismes vivants ou des éléments d'organismes vivants, racines, hyphes fongiques, cellules bactériennes.

Les agrégats à leur tour sont réunis en particules plus grosses ou macro-agrégats en constituant un édifice structural qui correspond à la morphologie du sol lui-même.

particules élémentaires → unités structurales (agrégats) →
macro-agrégats → édifice structural (sol)

Importance de la stabilité de la structure.

Sur le plan agronomique, il faut considérer la stabilité de la structure qui est très importante, particulièrement en régions chaudes où les contraintes climatiques sont grandes (intensité des précipitations qui tassent le sol, érosion).

La stabilité de la structure, c'est sa résistance à la dégradation par les facteurs naturels ou par la mise en culture. On peut juger de cette stabilité par 2 analyses mécaniques du sol, avec et sans dispersant (benzène = respecte les agrégats)

On peut également apprécier la résistance d'un agrégat par le nombre de gouttes d'eau tombant d'une certaine hauteur pour le détruire.

Rôle de la microflore

Examinons donc maintenant le rôle de la microflore dans la genèse de la structure (c'est à dire dans l'agrégation).

On verra ensuite la part qu'elle prend parfois dans la dégradation de la structure.

Ce rôle de la microflore est facilement mis en évidence par des expériences simples. Ainsi, HENIN accroît considérablement la stabilité structurale en incubant un sol argilo-limoneux pendant 21 jours en présence de glucose et de sulfate d'ammoniaque, alors qu'il est établi par ailleurs que le glucose par lui-même, c'est à dire par action physico-chimique modifie peu la stabilité structurale. Ce sont les développements microbiens qui provoquent les variations observées :

| Apport de glucose % | 0 | 0,05 | 0,1 | 0,5 | 1 | 3 |
|--|---|------|-----|-----|----|----|
| % agrégats stables
Limon - Versailles | 7 | 7 | 6 | 12 | 22 | 45 |

Sur les sols ferrallitiques des Hauts-Plateaux malgaches évoqués plus haut, érodés, évoluant vers une grande infertilité avec des densités apparentes de 1,7, j'ai obtenu par incubation en présence de 3% de matière organique une augmentation de la perméabilité dans la proportion de 1 à 100.

Le rôle actif des microorganismes a encore été mis en évidence par l'expérience qui consiste à apporter dans une jeune prairie un peu de terre provenant d'une prairie plus ancienne où la structure a été améliorée. On a constaté, en effet, une action bénéfique de cette inoculation (GELTSER).

Microorganismes responsables de l'agrégation

Pour les mettre en évidence on peut partir du sol stérile, enrichi en substances énergétiques puis inoculé avec des cultures microbiennes pures ou mixtes, c'est à dire des associations.

RUSSEL a montré l'action favorable particulièrement marquée des Champignons. On peut citer aussi les expériences de MARTIN portant sur des bactéries des actinomycètes et des champignons.

Les Algues mêmes, souvent présentes en surface des profils, agrègent les particules élémentaires, surtout en sol sableux (BOND & HARRIS, 1964)?

Parmi les Champignons, on signale plus particulièrement l'efficacité de certaines espèces des genres :

Cladosporium, Penicillium, Trichoderma, Fusarium, Aspergillus, Mucor, Sclerotium, de diverses Levures, comme Lypomyces sterkeyi, de Basidiomycètes.

Les actinomycètes à structure mycélienne sont aussi fréquemment aptes à l'agrégation. On peut le constater en enrichissant le sol en chitine, corps assez difficilement biodégradable, ^{par} sinon/les Actinomycètes. C'est une démonstration indirecte de leur rôle.

Parmi les bactéries, il en est de très couramment rencontrées dans les sols et qui participent à l'agrégation :

des Bacilles, *Bacillus circulans*
" *mycolides*
" *polymyxa*
" *subtilis*

des Rhizobiums : *Rhizobium japonicum* qui est un des *Rhizobium* des Légumineuses tropicales.

Rhizobium leguminosarum, des fixateurs d'azote atmosphérique des sols ferrallitiques :

Beijerinckia indica, des *Pseudomonas* divers, un *Chromobacterium* : *C. violaceum*. Vous verrez, en travaux pratiques des mucus (sucres aminés + polymerisés) du fixateur d'azote atmosphérique : *Azotobacter chroococcum*, mais ils sont sans effet sur l'agrégation. Par contre, les polysaccharides de *Beijerinckia indica* augmentent l'agrégation (MARTIN, RICHARD, 1969).

La résistance des substances agrégatives est un facteur important de leur efficacité puisque toutes ces substances sont soumises dans le sol à une biodégradation.

HARRIS (1964) considère que les bactéries jouent un rôle plus important que les champignons pour la stabilisation des petits agrégats (0,5 à 2 mm) alors que c'est l'inverse pour les agrégats plus gros (supérieurs à 2 mm) où le rôle des champignons l'emporte.

Rhizosphère

Le rôle des germes du sol paraît particulièrement important dans la rhizosphère où ils sont plus abondants et actifs grâce aux substances carbonées énergétiques présentes dans les exsudats racinaires et aussi dans les exfoliations des membranes racinaires. Ils ajoutent leur action à celle des racines qui stabilisent les agrégats en les emballant.

Des microbiologistes comme GELTSER et SKRIKHANDE ont souligné le rôle d'une action conjuguée Bactéries-Champignons et ont déduit de leurs observations que la structure la meilleure est réalisée grâce à la décomposition bac-

térienne des hyphes fongiques. Les Bactéries au cours de cette décomposition synthétisent des produits agrégatifs qui sont fongés et gommeux et qui se combinent avec les particules d'argile pour former le complexe organo-minéral. Cependant, cette interaction Bactérie-Champignon a été contestée et n'a pas été démontrée formellement par la suite.

Mécanisme de l'agrégation microbienne

Envisageons maintenant les mécanismes de l'agrégation microbienne. On peut distinguer schématiquement une agrégation directe par les cellules microbiennes et une agrégation indirecte par les produits de leur métabolisme.

Agrégation directe

L'agrégation directe est réalisée par des bactéries à sécrétions gommeuses qui peuvent fixer des particules élémentaires. Ces gommes sont des polysaccharides formés de polymères hétérogènes. Le microscope électronique (JACKSON 1947) montre des particules agglomérées autour des cellules et des agrégats formés de plusieurs de ces assemblages. Les capsules bactériennes peuvent jouer le même rôle (ponts bactériens entre particules)

Le rôle des Champignons filamenteux paraît encore plus important et on peut distinguer deux possibilités (Champignons filamenteux, c a d formant des mycéliums).

1°) les hyphes ou filaments fongiques sont susceptibles d'emballer les particules élémentaires de sable, limon... comme dans un filet. Des chercheurs ont mesuré la longueur de ces filaments (WITCAMP, Ann. Rev. Ecol. and Systematics Vol. 2 1971, Oakridge, Tennessee) : Ils peuvent atteindre 10 km par g de substrat avec une masse $> 10/g/m^2$. (40 km/cm³ de mycélium d'après BOULLARD.)

2°) Comme pour les bactéries, il peut y avoir adhérence des particules sur les hyphes.

Ce dernier point a été mis en évidence par le microscope électronique à balayage. Ce sont les travaux de GRAY en 1967. J'attire votre attention particulièrement sur l'action agrégative des champignons parce que leur développement est favorisé en sols tropicaux acides par leur tolérance aux pH bas.

On a signalé l'action particulièrement efficace de certaines espèces de Cladosporium, de Penicillium, de Trichoderma(viride.)

Les agrégats ainsi formés sont particulièrement stables à l'eau.

Algues

Les Algues interviennent probablement de la même manière que les Champignons mais leur rôle est plus limité vers la surface du sol, bien qu'elles puissent aussi se développer en profondeur en hétérotrophes. Ce sont les sols sableux qui bénéficient surtout de la présence des Algues.

On a discuté sur l'importance relative de l'agrégation directe par les cellules microbiennes ou de l'agrégation indirecte par les produits du métabolisme microbien.

Il est possible que l'un ou l'autre des deux mécanismes l'emporte selon les types de sol, la nature des résidus végétaux et les conditions écologiques en général. Cet aspect-là est mal connu. On sait que les milieux pauvres en azote induisent la sécrétion de mucus ou de capsules qui sont des substances très peu azotées, c'est le cas de Bacillus circulans. Ces conditions favorisent le premier mécanisme.

Agrégation indirecte

En ce qui concerne l'agrégation indirecte par les produits de métabolisme microbien, il nous faut considérer les deux substances agrégatives qui ont été le plus étudiées, les polysaccharides et les substances humiques.

En fait, dans les deux cas, il s'agit de corps complexes, de mélange. En ce qui concerne les polysaccharides il vaut mieux parler de complexes agrégatifs à base de polysaccharides. Quant aux substances humiques, elles sont aussi constituées de mélanges complexes qui, en outre, en se liant à l'argile donnent ce qu'on appelle le complexe argilo-humique. Ce complexe argilo-humique peut-être considéré comme le ciment idéal pour maintenir la cohésion des agrégats.

En effet, le ciment qui ne serait constitué que d'argile donnerait des agrégats collants. Les acides humiques, seuls, formeraient des agrégats non collants, certes, mais leur résistance à la biodégradation serait alors faible, tandis qu'elle est augmentée par la liaison de l'argile, surtout s'il s'agit de montmorillonite.

Malheureusement, dans les sols tropicaux évolués, l'argile est surtout du type kaolinite qui n'amène qu'une protection très faible et cela favorise, non seulement la biodégradation accélérée de la matière organique, mais aussi, par voie de conséquence, la destruction de la structure.

Polysaccharides

Examinons maintenant les polysaccharides ou plutôt complexes agrégatifs à base de polysaccharides avant de passer aux substances humiques.

Les polysaccharides sont des polymères qui proviennent surtout des parois cellulaires des microorganismes du sol et aussi des membranes cellulaires végétales des résidus tombent au sol.

Ce sont des constituants importants du sol ; ils peuvent représenter, en effet, 5 à 20% de la matière organique du sol (on les dose à l'anthrone-réaction verte).

Origine

La plus grande partie des polysaccharides du sol sont dus aux synthèses microbiennes, parce que ceux qui proviennent des résidus végétaux sont très rapidement transformés.

Leur importance réside dans le fait que ce sont les constituants majeurs des gommages microbiennes qui sont des agents actifs de l'agrégation par les mécanismes examinés plus loin. Or, les germes qui sécrètent des gommages semblent en majorité dans le sol. Leur proportion serait de 60% d'après WEBLEY et encore plus grande dans la rhizosphère : 66 à 94% selon les plantes, ce qu'on peut rapprocher de la genèse de la structure parfois si marquée dans les lacs lacustres.

Les capsules microbiennes fréquentes chez les *Bacillus* sont, elles aussi, de nature gommeuse.

Dans les sols tropicaux, on trouve fréquemment le germe encapsulé *Bacillus circulans*, tant à Madagascar, en sol ferrollitique, que dans l'Ouest-Africain, en sols ferrugineux tropicaux. Sa capsule atteint 20 à 30 μ . Les *Bacillus mucilaginosus* et *siliceus* sont voisins de *circulans*.

Les *Rhizobium* et *Beijerinckia* eux-aussi sécrètent des gommages.

Aperçu sur la nature chimique des polysaccharides

Certains polymères faisant partie de la constitution des polysaccharides sont relativement simples comme les polymères du glucose (dextranes) ou du fructose (levanes) ; d'autres sont complexes avec plusieurs sucres, dont des sucres en C₅ ; il existe des produits gommeux contenant aussi des acides uroniques, des polyuronides, et même des glycoprotéines et des glycopeptides.

Tous ces corps peuvent être synthétisés par la microflore du sol aussi bien à partir de sucres simples comme le glucose que de précurseurs complexes comme les tissus végétaux. Il s'agit de corps en longues chaînes, parfois même pourvues de ramifications latérales. Les mucus contiennent des sucres aminés. Il faut signaler un polysaccharide qui semble jouer un rôle particulier dans le sol, c'est la chitine dont la maille est un sucre aminé (elle contient 7% d'azote).

La chitine est un constituant des mycéliums fongiques (elle est fournie aussi au sol par les cadavres d'insectes) et elle constituerait la source d'énergie de la microflore autochtone parce qu'elle est difficile à dégrader. (microflore autochtone est utilisée ici en opposition à microflore zymogène au sens de WINOGRADSKY) qui se développe après un apport assez massif au sol de substances énergétiques.

Polysaccharides non actifs

Cependant tous les polysaccharides ne sont pas actifs quant à l'aggrégation.

Cellulose et pectine sont classées comme polysaccharides mais la cellulose est sans action sur la structure.

Mécanisme de l'aggrégation par les polysaccharides.

La mouillabilité, responsable de l'éclatement des agrégats, diminue, mais cette action n'est pas constante.

Il semble que les polysaccharides agissent surtout en augmentant la cohésion du sol. Cette aptitude paraît liée à la présence dans leur molécules, soit de groupements carboxyles ($-\text{COOH}$) soit de groupements hydroxyles ($-\text{OH}$). On pense qu'il s'établit des liaisons hydrogène entre les groupements hydroxyles et les ions oxygène à la surface des silicates. Le calcium aussi est susceptible d'établir une liaison entre l'argile et certains polysaccharides. L'expérience montre qu'une argile désaturée, argile H, séchée en présence de matière organique ne se lie à la matière organique qu'en présence de l'ion calcium.

Les agents agrégatifs artificiels comme le Krilium (polymère de l'acide acrylique) améliorent la cohésion comme les gommés microbiennes.

Leur efficacité est grande grâce à leur résistance à la biodégradation, mais le prix en reste prohibitif sauf dans des cas spéciaux.

A l'appui du rôle des polysaccharides dans la genèse de l'agrégation, il faut citer les résultats de plusieurs chercheurs qui ont amélioré la structure par l'apport de polysaccharides microbiens. Des corrélations positives significatives ont été établies entre la teneur en polysaccharides et celle d'agrégats stables, mais ces résultats ne sont pas constants et cela s'explique par le fait que les polysaccharides ne sont pas les seuls agents actifs de l'agrégation.

En outre, la biodégradation de ces substances organiques rend nécessaire leur réapprovisionnement constant par la décomposition de nouveaux résidus végétaux pour que la structure se maintienne. Il s'agit en fait d'un problème de balance entre les pertes et les gains de produits actifs.

Substances humiques

Examinons maintenant le rôle des substances humiques vis à vis de l'agrégation. Ces substances humiques, constituées d'acides fulviques, d'acides humiques et d'humine, vous les étudierez en détail par ailleurs. En bref, il s'agit surtout de polyphénols plus ou moins polymérisés, plus ou moins condensés et unis avec différents corps : acides nucléiques, produits organiques phosphorés et soufrés. Les acides fulviques dont une partie est soluble dans l'eau (acides créniques) représentent les formes les moins évoluées, les moins polymérisées; on les désigne parfois sous le nom de préhumus. Leur poids moléculaire ne dépasse guère 700. Il est plus élevé pour les acides humiques qui sont plus condensés, plus polymérisés. (P.M. > 700).

L'humine représente la fraction fortement liée à la partie minérale du sol et difficilement biodégradable ; elle contiendrait des polyuronides très polymérisés et elle est insoluble dans les bases.

La structure des substances humiques ne comporte pas de chaînes allongées comme celle des polysaccharides.

Mode d'action des acides humiques.

Comme dans le cas des polysaccharides, l'amélioration de la structure par les acides humiques s'explique par un accroissement de cohésion entre les particules, mais un autre facteur a été signalé par HENIN dès 1960 : La réduction de mouillabilité (stabilisation de la structure).

Cependant, au champ, le rôle stabilisateur de l'humus est discuté et les divergences observées peuvent provenir de la composition très variable de l'humus. On cite des cas d'influence : soit, positive
soit, nulle (cas de tourbes)
soit, même, négative comme on le ver-

ra plus loin à propos de la dégradation de la structure.

L'humus présente, en effet, une composition complexe qui peut comprendre des polysaccharides. Vous voyez que les distinctions sont assez arbitraires

Une étude de CCMBEAU, en sols tropicaux et tempérés, montre que ce sont justement les substances préhumiques et les polysaccharides qui cimentent les particules élémentaires.

Ces résultats soulignent, donc, l'importance de la matière organique fraîche dont les apports doivent être répétés fréquemment en sols tropicaux où les conditions climatiques permettent une biodégradation très rapide. Il ne faut jamais négliger, dans ces sols, les techniques de MULCHING, d'engrais verts et l'appauvrissement très sévère, consécutif à la dénudation du sol.

A mon sens, la dénudation est surtout néfaste, en saison des pluies, hormis la question d'érosion, par l'élévation de la température qui accélère puissamment la biodégradation du stock organique. Quand la température passe de 20 à 40° les activités microbiennes peuvent facilement être multipliées par 4 à 6, comme on le constate dans les sols du Sénégal.

Complexes agrégatifs de nature lipidique.

Outre les polysaccharides et les substances humiques, on peut aussi dire un mot des complexes agrégatifs de nature lipidique. Leur présence diminue la mouillabilité de façon très marquante (mouillabilité qui aboutit à déliter, à faire éclater l'agrégat en ses éléments constitutifs). De très nombreux microorganismes synthétisent des substances lipidiques actives de cette façon.

Lipides (esters) = alcools + acides gras

Alcool = glycérol, cas des vraies graisses (glycérides). Les plus connues des substances lipidiques dans les sols sont les cires.

Ce sont des cérides, c'est à dire des lipides où le glycérol est remplacé par d'autres alcools supérieurs, C₁₆, C₂₆ comme les alcools Cétylique
Cérylique
Myricylique ou
(mélinique). Tous existent dans la cire d'abeille. Les acides concernés sont les acides gras. Il faut dire tout de même qu'une source importante de cires se trouve dans les cuticules foliaires qui servent d'inhibiteurs d'évaporation à la plante et qui retombe au sol.

On a noté la production abondante de substances lipidiques par certains Champignons. Celles synthétisées par Penicillium notatus et Aspergillus niger améliorent souvent la stabilité structurale.

Cependant, l'action des substances lipidiques, des cires est discutée : des auteurs, comme STEPHENSON (1968) ne leur trouvent aucune action efficace.

Rôle de l'hydroxyde ferrique

Sous un aspect différent, l'hydroxyde ferrique $Fe(OH)_3$ joue un rôle de ciment entre les particules d'argile en présence d'humus et même de pont entre argile et humus. On peut en parler à propos de l'influence de la microflore sur la structure puisque c'est l'oxydation bactérienne qui peut faire apparaître ce corps à partir de l'hydroxyde ferreux en sol aéré.

Facteurs écologiques influant la genèse microbienne de la structure

Parmi les facteurs influant sur la genèse microbienne de la structure, les mieux connus sont :

- a) l'approvisionnement du sol en matière organique fraîche et sa nature.
- b) la présence de bases, de calcium en particulier.
- c) l'aération de l'humidité.
- d) l'influence de la végétation (racines)
- e) la stabilisation des polysaccharides agrégatifs.

On va faire une revue rapide de ces 5 facteurs.

- a) Approvisionnement en M.O. fraîche ; nature.

La fragilité des polysaccharides nécessite leur renouvellement. Outre la nécessité d'un approvisionnement fréquent en matière organique fraîche, surtout dans les sols tropicaux, il faut souligner que la nature de cette matière organique elle-même joue un rôle, bien qu'on ait peu de renseignements sur les processus eux-mêmes.

In vitro, le saccharose apparaît comme le plus efficace des sucres, pour induire la synthèse microbienne de substances agrégatives.

In situ, la pratique montre, cependant, qu'il est préférable d'enfouir des résidus végétaux à C/N élevé qui favorisent la synthèse des polysaccharides, au contraire les C/N bas favorisent la biodégradation.

b) Présence de bases

La présence de bases et de Ca en particulier, peut agir soit indirectement en élevant le pH, soit directement en satisfaisant aux besoins nutritionnels de la microflore synthétisant les produits agrégatifs.

Une influence indirecte du Calcium est de stabiliser la matière organique, soit en favorisant la liaison à l'argile, soit en bloquant des sites de charge négative ce qui diminue les attaques microbiennes. Comme ponts possibles entre humus et argile on cite par ordre croissant d'efficacité dans le cas de la montmorillonite NH_4^+ , Al^{3+} ; Ca^{++} , Fe^{+++} . Cependant, en ce qui concerne le fer et l'aluminium, le problème est compliqué parce que ces éléments sont aussi susceptibles de lier les polysaccharides entre eux, ce qui réduit leur surface active ou leurs sites d'activité capables de cimenter les particules du sol (MARTIN & RICHARD 1969).

c) L'aération et l'humidité

On a observé (HENIN, 1960, MONNIER 1965) une biosynthèse plus active de substances agrégatives en anaérobiose ou semi-anaérobiose qu'en aérobiose. Il semble, cependant, que l'aspect le plus important soit le ralentissement ultérieur de la dégradation des substances agrégatives.

| % agrégats stables | | |
|-------------------------|---------|----------|
| Conditions d'incubation | Durée | |
| | 6 jours | 28 jours |
| Anaérobiose | 90 | 98 |
| Aérobiose | 80 | 5 |

Aux très faibles humidités, même à des pF supérieurs à 4,2, c'est à dire au-dessous du point de flétrissement, DOMMERGUES a montré, au Sénégal, qu'en présence de glucose et de poudre de feuilles d'arachide, il se produisait tout de même une agrégation microbienne, d'origine surtout fongique.

d) Influence de la végétation (racines)

L'influence des racines peut-être directe. C'est surtout la végétation herbacée qui améliore la structure en la rendant grumelleuse par action mécanique semble-t-il, mais il existe aussi une action indirecte de stimulation de la microflore dans la rhizosphère. WEBLEY a démontré, dans la rhizosphère des Graminées, la prédominance de germes capsulés et producteurs de gommes.

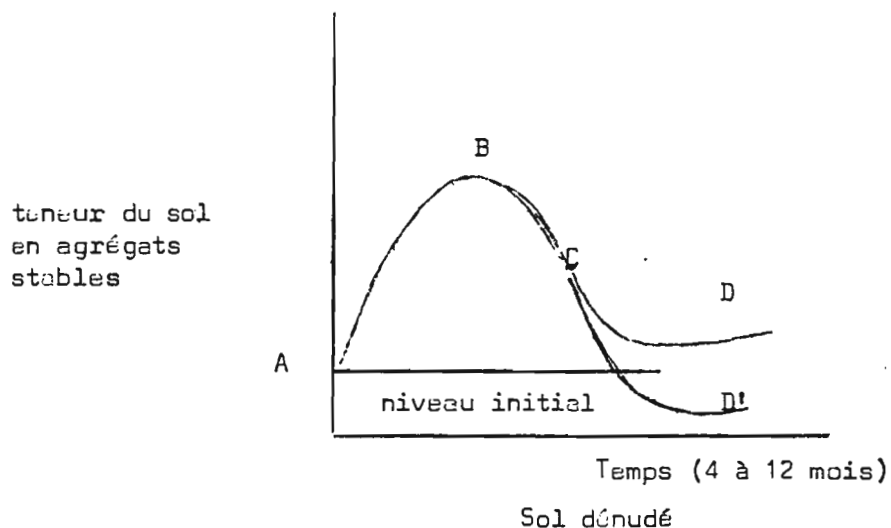
Il a ainsi trouvé 94 % de germes de ce type dans le rhizoplan pour Lolium, 92% pour Dactylis, 80 % pour Phleum contre 64% dans le sol non rhizosphérique.

e) Stabilisation des polysaccharides agrégatifs.

La stabilisation, ou résistance à la dégradation, peut résulter de plusieurs processus comme la complexation avec des ions métalliques (fer, aluminium surtout), la polymérisation, la liaison avec les argiles, surtout efficace si l'argile est à 3 couches (montmorillonite) ou encore l'inclusion à l'intérieur des agrégats eux-mêmes.

Aspect cinétique

Pour en terminer avec la genèse microbienne de l'agrégation, regardons un aspect de son déroulement dans le même temps. D'après le travail de MONNIER (1965), on peut distinguer, après l'enfouissement dans le sol de matière organique fraîche, une première phase rapide d'amélioration de la structure (AB)



Cette phase AB coïncide avec un développement explosif de la microflore dont l'action est soit directe, soit indirecte comme on l'a vu plus haut. L'action indirecte est à rapporter surtout aux polysaccharides qui sont rapidement biodégradés d'où la chute de la 2ème phase BC de durée variable dans laquelle les substances agrégatives seraient des substances préhumiques.

Dans la 3ème phase CD, les produits agrégatifs labiles disparaissent. Il n'y a plus que des substances humiques stables, mais peu efficaces.

Si le sol est dénudé, donc sans apport de résidus végétaux, la structure peut tomber au-dessous de son niveau initial (C D').

On n'a pas parlé ici du rôle de la faune ou de la microfaune vis-à-vis de la structure ; mais il y a d'étroites interactions avec la microflore : division mécanique des résidus végétaux, leur répartition dans le profil, ensemencement microbien de germes qui vivent dans le système digestif de la microfaune, cellulolytiques par exemple.

Dégradation de la structure

On achèvera le problème de la structure par l'examen de sa dégradation sous l'influence de la microflore. En dehors du cas banal où la destruction de la structure résulte de la stimulation d'activité de la microflore tellurique à la suite de dénudation, chaulage, brûlage, labour etc... sans apport compensateur de matière organique, on peut envisager deux cas particuliers consécutifs, le premier, à une surproduction de substances antimouillantes, le deuxième, à une surproduction de substances agrégatives colmatantes.

a) Substances antimouillantes en excès

Il s'agit surtout de gommes microbiennes hydrofuges. Cela semble assez répandu en sol sableux. Il semble que les Champignons du sol interviennent souvent comme agents antimouillants. BOND (1964) cite le cas d'enrobage des particules de sable par un film imperméable de substances organiques synthétisées par les Basidiomycètes. Au Sénégal, on observe fréquemment ces phénomènes de sables hydrophobes en sol ferrugineux tropical Dior, sous diverses couvertures végétales, sous Baobabs en particulier. Des Aspergillus et Penicillium sont signalés provoquer la répulsion de l'eau. C'est net, au Sénégal, aux premières pluies de l'hivernage, le sol se mouille très difficilement et par anastomose. Il y a des zones de drainage préférentiel, ce qui est néfaste à la fertilité, puisque les éléments nutritifs risquent d'être entraînés en profondeur, hors de la portée des racines. Cependant, ces substances hydrofuges apparaissent comme peu résistantes à la biodégradation, puisque leur influence s'estompe rapidement.

D'après TYURIN et KONONOVA (1963), c'est le noyau aromatique des substances humiques plus ou moins condensées qui présente des propriétés hydrophobes, c'est un caractère des humus évolués. Les chaînes latérales, au contraire, auraient des propriétés hydrophiles. (On cite des noyaux d'humus

très vieux : 400 ans avec des chaînes latérales jeunes).

On peut observer des cas de dessiccation irréversible dans de vieilles tourbes exondées où la proportion d'acides humiques est élevée.

b) Surproduction de substances agrégatives

Le deuxième cas défavorable est celui où la production microbienne de substances agrégatives est anormalement élevée. Cela peut entraîner le colmatage des pores du sol ; ce processus est favorisé par une matière organique à C/N élevé plus propice à la production de polysaccharides ; il est aussi favorisé par l'anaérobiose (JONES ET TAYLOR, 1965).

Outre le blocage mécanique des pores, les gommes peuvent jouer le rôle de lubrifiant : les agrégats alors glissent les uns sur les autres, ce qui amène un tassement du sol de plus en plus grand.

Le mauvais drainage dans les profils avec apparition de gley dans certains horizons pourrait résulter de cette surproduction de gomme microbiennes. J'ai constaté assez souvent in vitro que les témoins stériles restent perméables tandis que les allonges, où la microflore se développe, se solament peu à peu. Cela^{se} produit en présence d'une source d'énergie abondante, litières végétales en l'occurrence.

3. Acidification ou alcalinisation d'origine microbienne.

Comme dans le cas de l'atmosphère du sol qui tend à être modifiée sans cesse par les activités biologiques, en ce qui concerne ici le pH du sol, les produits du métabolisme de la microflore tendraient à décaler la réaction du sol, si lui-même n'était que suffisamment tamponné. Ce pouvoir tampon dépend des bases fixées sur la complexe absorbant. Dans les sols tropicaux, les taux de matière organique sont souvent très bas, l'humus y a une capacité d'échange environ 10 fois plus forte que celle de l'argile, souvent du type kaolinite, à faible capacité d'échange. La somme des bases échangeables est généralement faible. Ces 2 causes peuvent contribuer à la diminution du pouvoir tampon du sol. Comme les produits du métabolisme les plus courants : CO₂, acide nitrique, ammoniac, présentent une réaction plus ou moins éloignée de la neutralité, on peut donc s'attendre à des décalages de pH et ceux-ci ont donc des chances d'être plus élevés qu'en sols tempérés.

En fait, les décalages de pH peuvent être de l'ordre de $\frac{1}{2}$ unité et même atteindre plusieurs unités pH dans des cas spéciaux (oxydation du soufre surtout) comme on le verra plus loin.

Le pH mesuré du sol est en réalité la résultante des pH de l'ensemble des microhabitats du milieu sol extrêmement hétérogène (micro-niches acides ou basiques).

Au cours du métabolisme de la dégradation des résidus végétaux, on aura la coexistence dans le sol des différentes phases, qui, en moyenne, dans un sol en bon état vont s'équilibrer avec seulement de faibles déviations globales pour le pH mesuré. On aura une résultante moyenne assez stable.

On va examiner successivement les acidifications, puis les alcalinisations d'origine microbienne.

A - Acidification d'origine microbienne

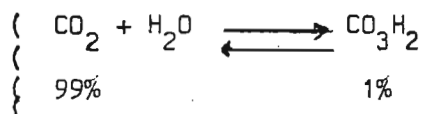
- a) les processus d'acidification par le gaz carbonique
- b) " " par la nitrification
- c) " " par les acides organiques
- d) " " par sulfo-oxydation

La revue des divers processus recoupe plus ou moins d'autres aspects déjà vus ou à voir (CO_2 et atmosphère du sol, nitrification, oxydation du soufre, reprises dans les cycles de l'azote et du soufre).

a) acidification par le gaz carbonique

C'est le processus certainement le plus courant mais son intensité est faible. En effet, l'acide carbonique est un acide faible, très peu dissocié.

Dans les solutions du sol, une partie du CO_2 dissous passe à l'état d'acide carbonique mais la réaction est très limitée (1% d'acide carbonique et 99% de gaz carbonique environ).



Le pH serait de 4,3 DANS LA SOLUTION SATURÉE de CO_2 en présence de CO_2 pur (équilibre avec atmosphère : 5,5)

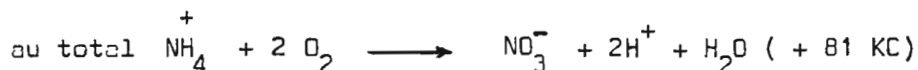
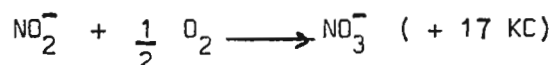
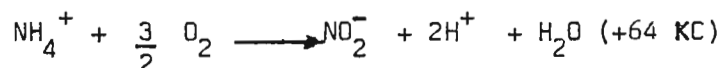
Si la présence de bases permet la formation de carbonates, la faiblesse de l'acide permet de prévoir la réaction basique des carbonates, ce qui limite bien sûr l'action acidifiante du CO_2 . D'une façon générale, on peut admettre que l'influence acidifiante du CO_2 sur le sol est peu marquée sauf au niveau de la rhizosphère.

Des variations plus notables dues au CO_2 ont lieu dans des milieux non tamponnés, comme la lame d'eau d'immersion des sols hydromorphes : baisse de pH, la nuit, par dégagement de CO_2 et élévation le jour à la faveur de

l'assimilation du CO₂ par les Algues (GREENE, 1960, LEMEE, 1967) dans l'eau.

b) Nitrification

L'acidification par la nitrification est un phénomène très marquant dans les sols recevant des engrais azotés sous forme ammoniacale. Leur nitrification libère en effet des ions H⁺



L'importance de l'acidification est fonction de différents facteurs, comme les doses d'engrais (1), leur nature (2) et l'activité de la microflore (3)

1) Doses d'engrais

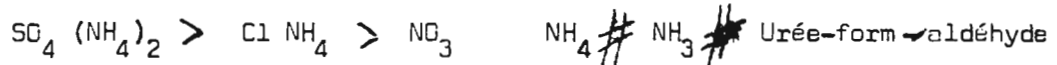
L'acidification est d'autant plus forte que l'apport au sol du sel d'ammonium ou d'ammoniaque est plus élevé.

Une expérience de NOMMIK (1968) amène le pH d'une valeur originelle de 7,2 aux valeurs suivantes, après une incubation de 5 mois, selon les doses de sulfate d'ammonium.

| enrichissement ppm N
sous forme SO ₄ (NH ₄) ₂ | pH final
(initial 7,2) |
|--|---------------------------|
| 100 | 6,8 |
| 200 | 6,0 |
| 400 | 5,3 |

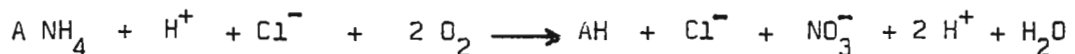
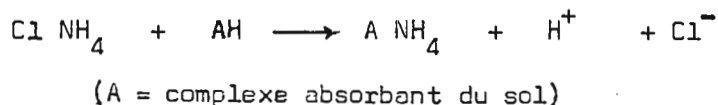
2) Nature de l'engrais (support de l'azote ammoniacal)

L'acidité résiduelle est plus élevée dans le cas d'un sel ammoniacal que dans celui de l'ammoniac (NH_3) ; l'effet acidifiant se classerait ainsi par ordre décroissant. :



Pourquoi une acidification plus forte par un sel d'ammonium que par l'ammoniac ? , c'est que, dans le premier cas, il y a l'influence supplémentaire de l'anion, sulfurique ou chlorhydrique, par exemple, il y a davantage de protons (H^+) libérés.

Il se produit un déplacement de l'acidité d'échange suivi de nitrification de l'ammonium échangeable :



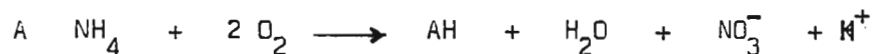
En a, au total :



Dans le cas de l'ammoniac, il y a aussi une réaction de déplacement de l'acidité d'échange.



elle est suivie de nitrification



Vous voyez que l'acidification est plus forte dans le cas du sel d'ammonium, où il y a libération de 2 protons pour 1 atome d'azote, contre un seul proton dans le cas de l'ammoniac ici.

En sols tropicaux à faible capacité d'échange, sableux surtout, il faut faire très attention à ce danger d'acidification par les sels ammoniacaux, très précieux, pourtant, parce que l'azote est généralement le premier facteur limitant et qu'il y a fréquemment carence en soufre . L'utilisation du sulfate d'ammonium en sols ferrugineux tropicaux (Diors) peut, par ap-

ports massifs et répétés, presque stériliser le sol en abaissant le pH vers 4,5. Une dose unique de 80 kg d'azote sous forme de sulfate d'ammoniaque a provoqué un abaissement de pH de 0,2 unités, selon une expérience à Bambey en sols DIORS.

La maladie de l'arachide connue sous le nom de nonisme jaune peut se manifester dans des sols ainsi acidifiés (sous pH 5). Il y a disparition des Rhizobiums. Ceci est en relation avec l'abaissement du molybdène disponible, quand le pH est bas.

On a les mêmes risques en sols sableux lessivés sur plateaux tertiaires (Reconceva, Bahia, Brésil).

3) Activité de la microflore nitrifiante.

L'activité de la microflore nitrifiante règle évidemment l'intensité de la nitrification, elle est elle-même sous la dépendance du milieu sol : aération, pH favorable, niveau minéral satisfaisant, absence de composés toxiques comme les sels sodiques, température pas trop élevée (ces germes sont sensibles à l'échauffement du sol ; ils sont tués vers 55° ; cela entre autres facteurs).

Dans un sol en bon état, l'activité nitrifiante élevée implique un complexe adsorbant assez bien pourvu en bases qui tamponnent l'acidification. Malheureusement dans les sols tropicaux, le coefficient de saturation du complexe adsorbant en bases ($\frac{S}{T}$) est le plus souvent faible et c'est pourquoi l'acidification par le sulfate d'ammonium est marquée. Il est probable que la lixiviation (turne lessivage réservé pour l'argile) du calcium se produise sous forme de nitrate de calcium. L'ion SO_4 n'est pas considéré comme le principal responsable de l'appauvrissement en bases lié à la baisse de pH.

c) Acidification par les acides organiques

La synthèse d'acides organiques est une propriété banale de très nombreux germes telluriques. Parmi les acides les plus fréquents on peut citer :

| | |
|---------------------|------------------------|
| les acides formique | $H-CO_2H$ |
| acétique | CH_3-CO_2H |
| butyrique | $CH_3-CH_2-CH_2-CO_2H$ |
| lactique | $CH_3-CHOH-CO_2H$ |
| oxalique | $CO_2H-CO_2H, 2 H_2O$ |
| succinique | $CO_2H (CH_2)_2-CO_2H$ |

Quelle est l'importance de l'acidification par les acides organiques ? Elle est peu sensible en général sauf dans des types de sols particuliers comme les Podzols. En effet, d'une part, il s'agit d'acides faibles, et, d'autre part, si l'on ne perd pas de vue la micro-hétérogénéité du sol, on sait qu'ils sont produits dans certains micro-habitats, alors que d'autres micro-habitats pourraient présenter des réactions antagonistes d'ammonification.

La production d'acides organiques est, cependant, favorisée par certaines conditions, comme les fortes teneurs en matière organique à rapport $\frac{C}{N}$ élevé, et la faiblesse de l'aération. Mais ce qui joue le plus, en réalité, ce n'est pas la quantité absolue d'acides organiques produits c'est soit leur persistance dans le sol, soit leur biodégradation :

Biodégradation rapide : c'est le cas des mulls

Persistance : c'est le cas des podzols

bien que souvent il y ait production supérieure d'acides organiques dans les mulls que dans les podzols.

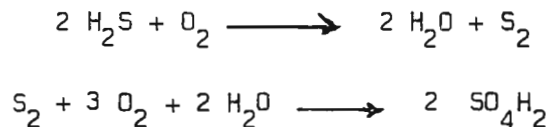
ex : d'acidification attribuable aux acides organiques (paillis Madagascar)

| <u>Té</u> pH 6,72 | |
|-------------------|------------------------------|
| <u>Aristida</u> | <u>6,22</u> |
| <u>Solanum</u> | <u>6,08</u> |
| <u>Tourbe</u> | <u>6,37</u> (jacinthe d'eau) |

d) Sulfo-Oxydation

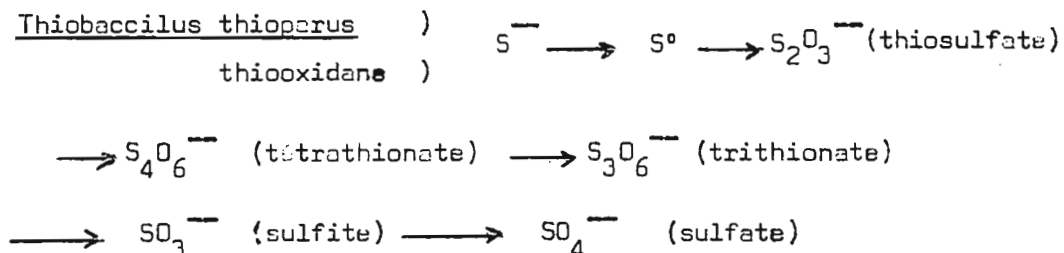
Contrairement aux facteurs précédents, la sulfo-oxydation est susceptible de faire tomber le pH du sol à des valeurs très basses, mêmes inférieures à 3,0.

C'est le cas de certains sols hydromorphes qui se ressentent comme les sols de rizières riches en S (S^{--} & S^0) en submersion ; quand il y a émergence et assèchement, ce soufre s'oxyde. La réaction globale est la suivante :



Le plus souvent, si le sol est assez organique, le 1er stade de l'oxydation n'est pas le soufre mais le sulfure de fer ou l'hydrogène sulfuré.

Oxydants autotrophes



Oxydants hétérotrophes :

C'est le cas de certaines Bactéries, Champignons (Aspergillus, Microspor) Actinomycètes. L'oxydation est moins rapide, mais les microorganismes hétérotrophes sont plus nombreux, d'où un rôle assez important possible.

B - Alcalinisation d'origine microbienne

Il y a deux cas à envisager : l'alcalinisation par ammonification et l'alcalinisation par sulfato-réduction.

a) Ammonification

Lorsque le sol est enrichi en composés organiques facilement décomposables à C faible (farine de luzerne, sang séché, farine de poisson, urée, cyanamide^N calcique) le dégagement d'ammoniac entraîne toujours une élévation du pH, plus ou moins durable selon les doses, selon la nitrification qui en résulte, selon l'utilisation par les plantes.

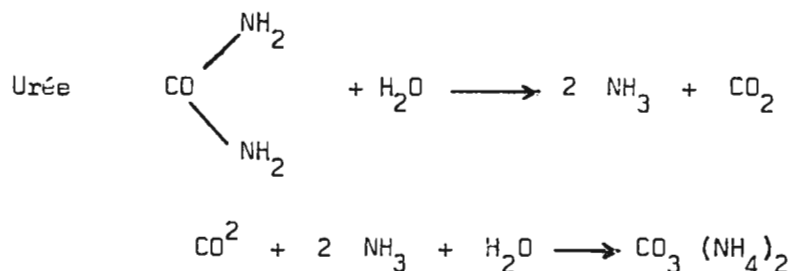
Un cas extrême est celui de la putréfaction, c'est une question de concentration de la substance riche en azote (cf. putréfaction de chapeau de Champignon même à l'air)

Sous paillis, on peut constater même en sols acides (ferrallitiques, Hauts Plateaux Malgaches) une nette élévation du pH, parce que la nitrification est inhibée.

| | pH |
|---|------|
| Sol nu | 6,72 |
| paillis de Pennisetum purpureum =(herbe à éléphant) (P.clandistinum = Kikuyu) | 6,98 |

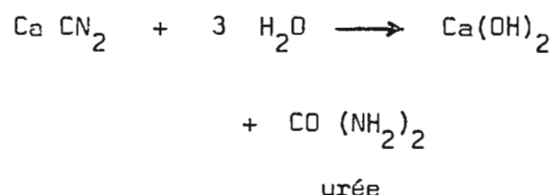
MOUREAUX & al; , 1956)

Les cas de l'urée et de la cyanamide calcique sont spéciaux. L'urée est, elle-même un peu basique. La cyanamide calcique agit, non seulement par l'ammonification, mais aussi par son hydrolyse qui donne $\text{Ca}(\text{OH})_2$



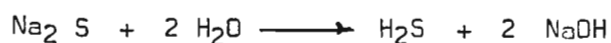
Ces réactions sont courantes dans les sols à l'état naturel puisque la dégradation des bases azotées des acides nucléiques fournit de l'urée.

Cyanamide



b) Sulfato-réduction

La sulfato-réduction est le processus inverse de l'oxydation acidifiante. Les germes sulfato-réducteurs -(comme Desulfovibrio desulfuricans) produisent des sulfures. Ces processus sont de règle en sols hydromorphes salés, dans les mangroves, par exemple. Si le fer ne bloque pas la totalité de H_2S et si le sol contient du Ca ou du Na, les sulfures de ces éléments (Na_2S , CaS) sont hydrolysés, en donnant naissance à des bases.



Ces bases, en présence de CO_2 de l'atmosphère du sol, provenant surtout des activités bactériennes, aboutissent à la formation de carbonates et de bicarbonates. Cela se rencontre dans les sols à alcalis, surtout s'ils sont riches en matière organique. Disons, d'ailleurs, que même en l'absence de bases, l'abaissement du potentiel d'oxydo-réduction par H_2S a pour résultat d'augmenter le pH (Variation inverse potentiel pH).

DEUXIEME PARTIE

TRANSFORMATIONS MICROBIENNES DE L'AZOTE,
DU SOUFRE, DU MANGANESE ET DU PHOSPHORE

P L A N

I - Cycle de l'azote

Généralités. Intensité du lessivage des formes solubles en raison des pluies tropicales.

A - Ammonification

Protéolyse. Ammonisation. Faible spécialisation de la microflore ammonifiante (tolérance à des conditions écologiques variées).

Uréase. Décomposition de l'urée, des acides nucléiques, de l'asparagine, de la cyanamide calcique.

Engrais à ammonification progressive.

Caractère anaérobie de la putréfaction lié à la richesse en N.

Devenir de l'azote ammoniacal dans le sol.

- a) oxydation
- b) immobilisation biologique
- c) fixation par les argiles
- d) fixation par la matière organique
- e) perte dans l'atmosphère
- f) absorption par les racines
- g) réaction de Van Slyke.

Photo-ammonification.

Ammonification brute et ammonification nette. Immobilisation.

Pouvoir ammonificateur du sol. Rendement.

B - Nitrification

1. Processus de transformation de l'azote.
2. Germes responsables.
3. Ecologie de la nitrification (pH, aération, humidité, température. Substrat ammoniacal, végétation).
4. Devenir de l'azote nitrique formé.
5. Cycle interne de l'azote dans le sol (immobilisation). Importance du rapport $\frac{C}{N}$

6. Dénitrification.
7. Processus inhibiteurs (stabilité de la matière organique)
8. Mesure du pouvoir nitrificateur du sol.
9. Azote apporté par les pluies.

II - Cycle du Soufre

Généralités. Importance du S (comme du P) sous forme organique dans les sols des régions chaudes.

Rapport $\frac{C}{S}$

Bactéries chimiotrophes du S.

Minéralisation du S par la microflore hétérotrophe

Ecologie de la sulfo-oxydation.

III - Cycle du Manganèse

Equilibre des formes oxydées et réduites du Mn dans le sol.

Processus biologique d'oxydation et de réduction. MnO_2 -réductase.
Conditions écologiques favorisant la réduction du Mn (matière organique, acidité, faible aération).

IV - Cycle du Phosphore

Fréquence de la rareté du P minéral soluble en sols tropicaux.

Minéralisation microbienne du P organique. Cycle interne du P. Germes responsables. Processus enzymatiques (Phytase).

Solubilisation microbienne des phosphates de fer et d'alumine (directe ou indirecte). Importance du rapport $\frac{C}{P}$ (seuil environ 200) pour une minéralisation nette du P.

Ecologie de la solubilisation des phosphates dans le sol.

DEUXIEME PARTIE

Transformations microbiennes de l'azote, du soufre, du manganèse et du phosphore.

- I. Cycle de l'azote (sauf fixation)
- II. Cycle du soufre (sauf sulfate-réduction)
- III. Cycle du manganèse
- IV. Cycle du phosphore.

Introduction

Le rôle essentiel de la microflore du sol est la minéralisation des résidus végétaux et animaux qui retournent au sol. Sans ce maillon indispensable, la vie s'arrêterait sur la terre, puisque les sols s'épuiseraient très vite en éléments assimilables par les plantes.

Une multitude de réactions biologiques interviennent, d'une part, dans les processus de dégradation de ces résidus, d'autre part, dans les divers processus de synthèse qui aboutissent à l'humus. Les transformations se succèdent ou se déroulent simultanément en divers points du sol et les différents éléments (carbone, Azote, Soufre, Phosphore, Fer...) y sont impliqués en même temps. On est, cependant, obligé, en pratique, de dissocier l'étude de ces divers éléments et on a l'habitude de le faire sous les rubriques de : cycle de l'azote, cycle du soufre etc...

I- Le Cycle de l'azote

L'azote, comme vous le savez a une importance agronomique essentielle dans les sols et particulièrement dans les sols tropicaux humides où il représente très généralement le facteur limitant de la fertilité (avant le phosphore, le molybdène, le calcium). N est l'élément constitutif de la plante le plus important après le C.).

L'importance du rôle des Bactéries ressort du simple examen des proportions d'azote fourni aux plantes à l'échelle mondiale.

1/3 seulement provient des engrais

2/3 dûs aux Bactéries.

La réserve principale de l'azote n'est pas l'atmosphère mais la lithosphère.

| | | |
|---|--------------------------------|-----------------------|
| N | roche (teneur 50 ppm) | 98 % |
| | atmosphère | 2 % |
| | humus proportion N négligeable | (820 milliards de t.) |
| | organismes vivants | " (28 millions de t.) |

Pourquoi une carence de l'azote généralement plus grande dans les sols des régions chaudes et humides que dans les sols tempérés ?

On peut avancer trois causes principales :

1°) la lixiviation plus sévère des formes solubles de cet élément dû à l'intensité des averses tropicales et à l'intensité de la minéralisation de l'azote organique par la microflore.

2°) l'exubérance de la végétation qui s'accompagne de lacs racinaires très denses absorbant intensément l'azote.

3°) la synthèse très active d'hydrates de carbone à partir du CO₂ atmosphérique par la fonction chlorophyllienne, alors qu'il n'existe aucun équivalent aussi efficace et de loin dans les processus de fixation d'azote atmosphérique dans la biosynthèse des protéides. L'importance végétale des forêts tropicales humides illustre bien cette intensité de la fonction chlorophyllienne.

Les retombées au sol de glucides sont donc très fortes (Ex. d'intensité de synthèse des glucides : rendement record Canne à sucre : 12 t sucre/ha)

Le rapport $\frac{C}{N}$ des sols correspondant est fort ; il diminue d'ailleurs, d'une façon générale, quand la latitude augmente, c'est à dire vers les régions tropicales plus sèches, où le couvert végétal est moins dense.

Exemple des variations du rapport $\frac{C}{N}$, au Sénégal, entre le Sud, en Casamance (1 500 mm de pluie), et le Nord (400 mm) :

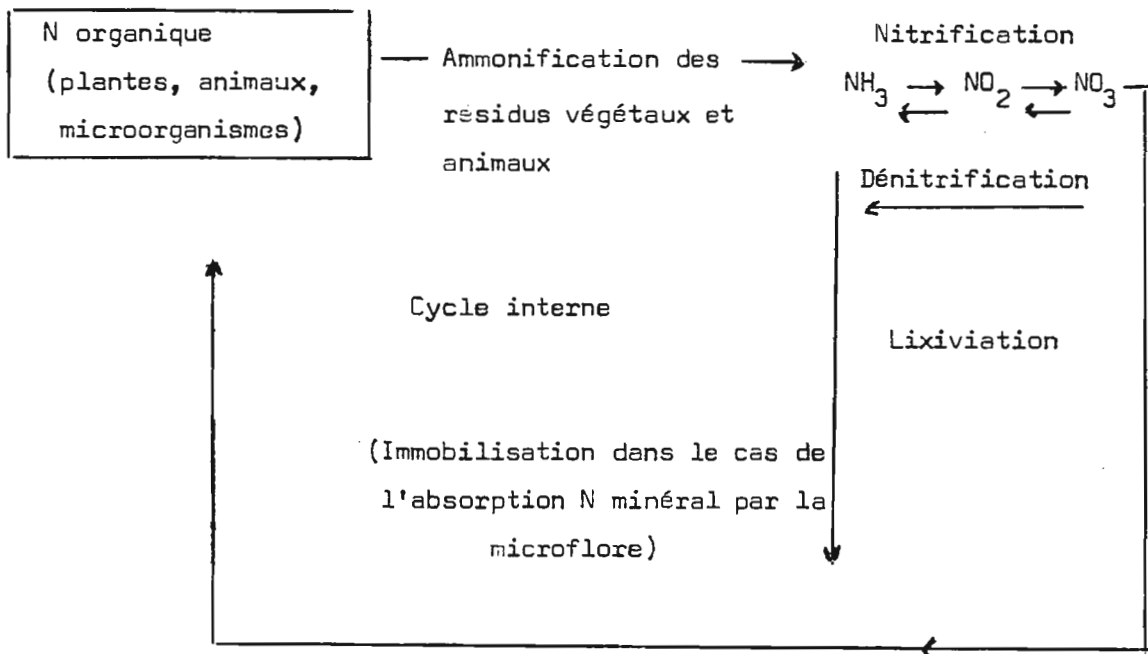
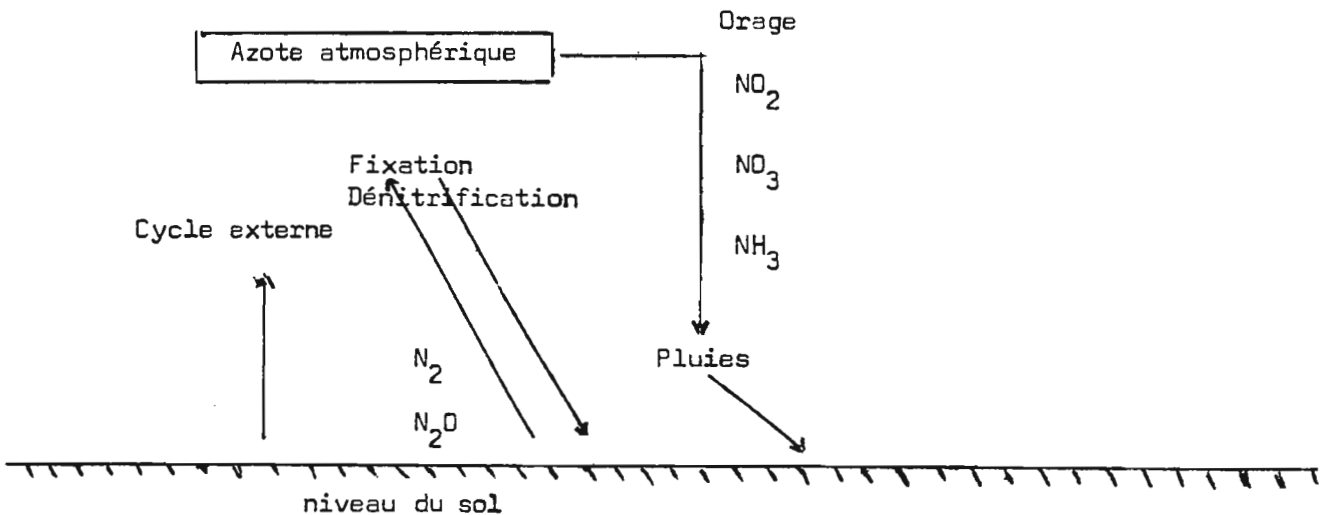
| | $\frac{C}{N}$ |
|---|---------------|
| Sols ferrallitiques
(faiblement désaturés appauvris)
(1 500 mm) | 13,3 |
| Sols ferrugineux tropicaux
Diors (600 mm) | 9,7 |
| Sols bruns subarides
(400 mm) | 8,7 |

Ces quelques chiffres suggèrent bien la rareté, donc l'importance de l'azote vers les basses latitudes.

Les transformations de l'azote, par leur nature, par leur intensité, régissent les proportions des formes solubles ou insolubles, les pertes et les gains d'azote subis par le sol et, en définitive, la réussite de la croissance de la plante. La très grande majorité de ces transformations sont de nature microbienne. En un même instant, il se profuit dans le sol une foule de transformations de l'azote entre un nombre énorme de composés azotés, transformations qui se déroulent souvent sans ordre prédéterminé et immuable.

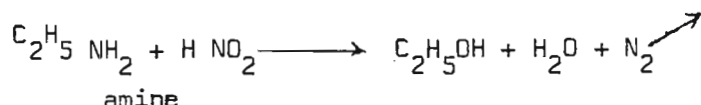
C'est pourquoi le terme de cycle est parfois critiqué, parce qu'il implique l'interdépendance étroite des transformations dont l'enchaînement, en réalité, est loin d'être toujours rigoureux.

Certes, dominant les mouvements divers, il existe un grand courant, une évolution classique que l'on désigne par cycle de l'azote et que l'on peut représenter par la séquence :



On a donc, là, le cycle de l'azote dans son enchaînement classique, mais il y a beaucoup d'autres réactions possibles entre les composés azotés, un exemple est celui des nitrites réagissant avec les amines, les acides aminés, ou l'humus, ou l'ammoniac, ou l'urée pour produire du bioxyde

d'azote (NO) ou de l'azote moléculaire c'est une perte d'azote à l'état gazeux pour le sol.

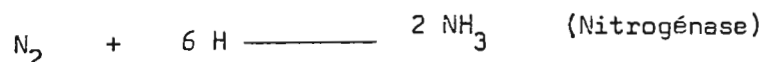


C'est le type de réaction dite Van Slyke.

Pourtant il ne faut pas penser que toutes les réactions soient possibles. Ainsi, aucun organisme n'est capable d'effectuer la transformation.



Au contraire, et de façon assez inattendue, plusieurs microorganismes sont capables d'effectuer la réaction inverse :



Revenons maintenant aux grands enchaînements du cycle de l'azote : A. Ammonification, B. Nitrification.

A. Ammonification

Regardons ce qui se passe dans le sol, sous une forêt, par exemple : litière végétale en surface, feuilles, brindilles, quelques résidus animaux ; l'azote y est bloqué principalement sous forme de protéines.

Autre blocage de l'azote dans l'humus (env. 5 %) et dans les cellules vivantes (racines, microflore, microfaune)

Le stock d'azote du sol se retrouve donc essentiellement sous une forme organique inaccessible tel quel à la nutrition végétale.

En sols tropicaux, tout au moins en surface, on peut en estimer la proportion à 98% (il est d'ailleurs ainsi protégé contre la lixiviation).

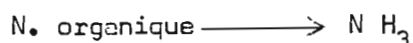
L'azote minéral comprend les formes solubles (nitrates surtout), l'ammonium échangeable et l'ammonium fixé sur le complexe (plus abondant en profondeur).

La fraction organique comprend principalement des protéines complexes dans une proportion de 35 à 50%, mais aussi des acides nucléiques (jusqu'à 10%) et des sucres aminés (jusqu'à 10% également).

Cet azote organique du sol contient aussi quelques acides minéraux libres (6 à 15 types différents selon les sols), mais leur taux est infime.

Donc, même si le végétal est capable d'absorber certains acides aminés, comme leur taux dans le sol inférieur) 1 ppm, ils ne jouent aucun rôle pratique vis-à-vis de l'absorption racinaire. Les processus d'ammonification (on dit aussi ammonisation) représentent l'ensemble des

réactions de dégradation biologique de l'azote organique du sol aboutissant à la libération d'azote ammoniacal.



Il y a une ammonification lente, celle de la matière organique humifiée et une ammonification rapide, celle des résidus végétaux et animaux.

Les résidus végétaux les plus riches en azote proviennent des légumineuses (2,5 % N). Les cellules animales, elles, contiennent 16 % d'azote. Les déjections animales sont plus riches en azote que les végétaux consommés : les ruminants, par exemple ne contiennent environ que 15 % de l'azote absorbé.

Dès leur contact avec le sol, les résidus végétaux et animaux vont subir les attaques successives de plusieurs vagues de microorganismes hétérotrophes qui vont faire passer une partie de l'azote organique à l'état ammoniacal.

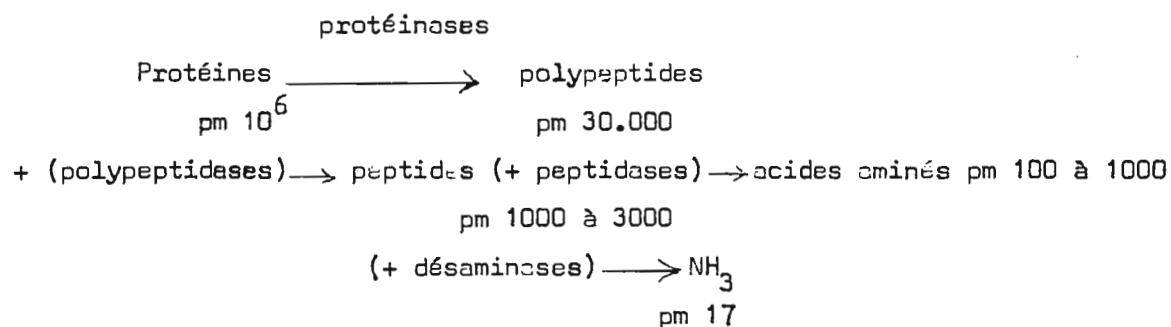
Il y a de très nombreux stades intermédiaires possibles entre l'azote organique et l'ammoniac, mais on ne peut, ici, les envisager en détail.

Protéolyse

On s'arrêtera surtout, à l'exemple des protéines. Ces protéines sont hydrolysées et amenées à des structures plus simples de polypeptides, peptides, puis d'acides aminés sous l'action des enzymes de la microflore.

* Les protéines dont le poids moléculaire est supérieur à 10^6 , constituées par des chaînes plus ou moins longues d'acides aminés sont attaquées par les enzymes protéolytiques ou "protéinases" appartenant à des germes très variés.

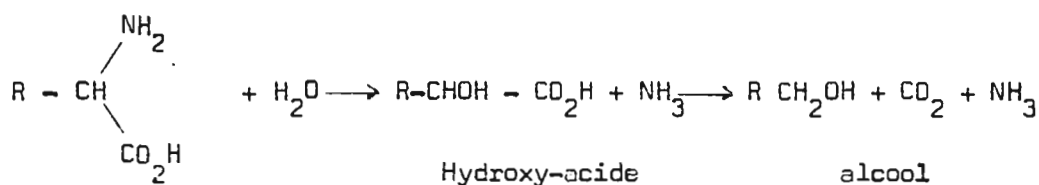
L'hydrolyse enzymatique aboutit à des coupures des chaînes d'acides aminés, en tronçons de plus en plus courts.



Les acides aminés sont reliés par des "liaisons peptides" CO-NH et ce sont ces liaisons qui subissent l'attaque et l'hydrolyse.

La microflore utilise d'ailleurs pour son propre compte, réabsorbe environ 4/5 des acides aminés apparus.

La plupart des enzymes protéolytiques sont des exoenzymes ; on les trouve dans les liquides de centrifugation des cellules. Les acides aminés subissent des désaminations et des décarboxylations. Parmi plusieurs types de réactions possibles, il y a la suivante :



Une partie seulement de l'azote, d'ailleurs, est libérée sous forme d'ammoniac. Une autre est utilisée par la microflore pour la synthèse du protoplasme de ses cellules : ici la proportion de NH_3 réabsorbé varie selon le rapport C/N des sols.

En milieu aérobie, l'oxydation se poursuit par la nitrification, les corps carbonés intermédiaires (alcool) aboutissant au CO_2 . (Anaérobiose : l'alcool persiste).

Dans le même temps, le soufre et le phosphore organiques sont oxydés à l'état de sulfates et phosphates comme on le verra plus loin.

La microflore responsable de l'ammonification est surtout bactérienne et fongique. C'est une fonction banale qui est le fait de bactéries peu spécialisées, ce qui explique la grande tolérance à des conditions écologiques variées : pH, humidité, aération même, et dans une certaine mesure, température. C'est encore un processus surtout aérobie, contrairement à la putréfaction.

Le large spectre de germes susceptibles d'être des ammonifiants explique que tous les sols des plus acides aux plus basiques présentent un pouvoir ammonifiant, variable certes ; on le mesure souvent d'après la quantité d'urée hydrolysée, variable, mais suivant assez parallèlement l'activité de la microflore totale (mesurée, elle, par le dégagement de CO_2 ou l'absorption de O_2 en WARBURG).

L'ammonification peut commencer dès les pH de 3,2 - 3,6 et se poursuivre jusque vers 9 - 10, mais les pH les plus favorables sont, cependant, voisins de la neutralité. L'ammoniac peut parfois s'accumuler en sol acide parce que la nitrification est plus sensible à l'acidité que l'ammonification c'est dans ce dernier cas que le chaulage amène une brusque nitrification. Voici quelques valeurs trouvées dans un sol du Sénégal, un vertisol.

| | | | |
|------------------------------------|-----|-----|-----|
| Humidité du sol $\frac{H_2O}{H E}$ | 0,7 | 2,2 | 2,7 |
| N-NH ₄ mg / 100g sol | 58 | 59 | 59 |
| N-NO ₃ mg / 100g sol | 25 | 0 | 0 |

| | | | | | | |
|-------------------|----|----|----|----|-----|-----|
| Températures | 8 | 25 | 30 | 35 | 40 | 55 |
| N-NH ₄ | 60 | 74 | 79 | 95 | 107 | 112 |
| N-NO ₃ | 1 | 10 | 14 | 23 | 58 | 10 |

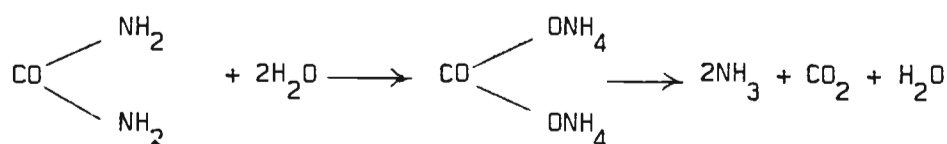
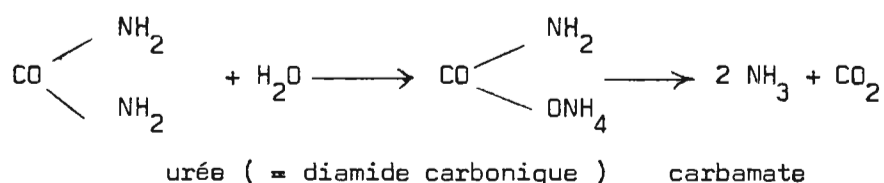
On voit la tolérance de l'ammonification vis-à-vis de l'humidité du sol et de la température. La nitrification, donnée comparativement, est beaucoup plus sensible.

Une étude détaillée aux très faibles humidités (Y. DOMMERGUES 1962, Thèse) montre que l'ammonification maintient un certain niveau d'activité, alors que la nitrification est bloquée en dessous de point de flétrissement. Les ammonifiants se classent là comme hyperxérophiles avec un p_f limite d'activité biologique supérieur à 4,9 c'est à dire à 79 atmosphères, le point de flétrissement étant vers 15 atmosphères. Au contraire, les germes de la nitrification tolèrent mal des p_f supérieurs à 4,2 et la conséquence pratique est qu'en saison sèche le sol peut accumuler de l'ammoniaque. Il en résulte, aux premières pluies de la saison chaude, de l'hivernage en Afrique, une nitrification intense. Le problème est alors d'éviter les pertes de lessivage par les grosses pluies de cette période, puisque les nitrates ne sont pas retenus par le sol comme l'ammoniac. Le lessivage est limité par la présence des plantules qui utilisent les nitrates et je vois, là, l'explication de la cor-

rélation entre les rendements en arachides et la précocité des semis dans le Sud du Sénégal. En effet, si le semis est tardif, les racines sont trop peu développées pour absorber tout le nitrate formé. L'humidité optimale à l'ammonification varie en général entre 50 et 75 % de la capacité de rétention pour l'eau, mais; il est bien connu que dans les rizières par exemple, l'ammonification se poursuit malgré la faible teneur en oxygène.

L'ammonification est essentiellement un phénomène biologique, régi par les enzymes de la microflore du sol, ou, dans certains cas, par les enzymes adsorbées sur les argiles. Dans le cas de l'uréase, par exemple, une partie de l'enzyme est fixée sur l'argile du sol. Elle s'y détruit sans doute peu à peu, mais elle y est renouvelée dans les conditions naturelles.

L'urée donne de l'ammoniac et du CO₂ après passage par le stade intermédiaire de carbamate (ou bien de carbonate d'Am).



Le germe Micrococcus uréae est bien connu pour produire cette fermentation de l'urée.

L'ammonification de l'urée présente un intérêt agronomique parce que c'est un corps banal dans le sol. Même en dehors de l'apport sous forme d'engrais et qui se répand (plus économique outre-mer, en particulier), l'urée se trouve dans les déjections des animaux supérieurs et c'est un produit intermédiaire de la dégradation des acides nucléiques.

Les acides nucléiques représentent une fraction appréciable de l'azote total des déchets végétaux : 3 à 10 %.

L'acide ribonucléique (ARN) est attaqué par l'enzyme ribonucléase.

Ces acides nucléiques qui sont des polymères d'une unité structurale, ou monomère, sont d'abord réduits à cette unité structurale qui est constituée des 3 éléments :

- a) une base purique ou pyrimidique
- b) un sucre
- c) un phosphate.

Ensuite, il y a déphosphorylation et hydrolyse ; les bases azotées sont amenées à l'état d'acides organiques, d'acides aminés et d'urée.

L'urée est plus ou moins rapidement hydrolysée dans les sols. En sols tempérés, c'est de l'ordre de 200 à 400 mg d'azote par kg. de sol provenant de l'urée qui passe à l'état d'azote ammoniacal en 1 semaine à 10° C.

Dans les sols du Sénégal, j'obtenais 800 mg fréquemment dans les sols Diors et 1 200 dans les vertisols, vers 40° en 24 h.

Autres composés azotés courants dans le sol et subissant l'ammonification : l'asparagine.



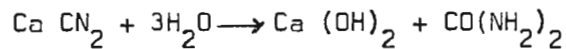
qui par action de l'asparaginase, libère l'ammoniac à partir de la fonction amide, alors que le radical amine se retrouve dans l'acide aspartique.



L'asparaginase, contrairement à l'uréase, est liée aux structures cellulaires des microorganismes et pas du tout adsorbée sur l'argile (MOURARET 1965).

Un coup d'oeil aussi sur la cyanamide calcique ($\text{N} \equiv \text{C}-\text{N} = \text{Ca}$) dont la dégradation, c'est admis est surtout biologique.

Une première hydrolyse aboutit à l'urée.

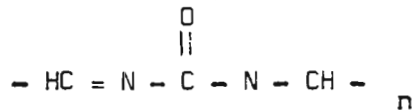


L'urée subit une deuxième hydrolyse libérant l'ammoniac.

Engrais à ammonification progressive

Dans les sols tropicaux, où les transformations biologiques sont bien souvent trop rapides et aboutissent à un épuisement de la fertilité, les engrais ^à ammonification progressive ont certainement un grand avenir en évitant la sujétion d'applications fractionnées.

Parmi les engrais de ce type, il y a les urées-formaldéhydes.



(résidus d'urée reliés par des groupements méthylène) et d'autres produits, encore au stade expérimental, comme l'oxamide :



on commence à employer en rizière au Japon, mais tous ces produits reviennent encore trop chers.

Les bactéries ammonifiantes les plus connues se trouvent dans les genres Bacillus, Proteus, Micrococcus, Pseudomonas, Flavobacter, Serratia, Corynebacterium, Achromobacter.

Le gros bacille Bacillus mycöfides, en longues chaînettes immobile non sporogène dont l'optimum de développement est à 30° peut transformer près de 60 % de l'azote protidique d'une solution peu concentrée (1,5 % par exemple) en ammoniaque ; c'est un germe banal avec Bacillus cereus (couleur de cire) spécialisé dans l'attaque des protéines, tandis que Pseudomonas fluorescens agit surtout sur les acides aminés (ex. poisson en décomposition lumineux la nuit).

Les champignons ammonifiants semblent jouer un rôle relativement plus important dans les sols tropicaux acides, ou les Podzols.

Laspergillus niger décompose la peptone, la leucine, l'asparagine, le glyco-colle. Il produit beaucoup d'acides citrique et oxalique qui neutralisent l'ammoniaque et sont responsables de la formation de complexes organo-minéraux.

Même des Actinomycètes sont signalés comme ammonifiants.

Au total, les densités des germes ammonifiants dans le sol sont élevées.

Ils peuvent constituer 15 % de la microflore totale. On peut poser la question de la différence entre l'ammonification dans le sol et la putréfaction. En dehors de la disponibilité de l'oxygène :

- l'ammonification étant plutôt aérobie

- la putréfaction anaérobie

c'est une question d'abondance, de concentration de l'azote.

La putréfaction est un processus lent de destruction des protides, lorsque ces derniers sont en masse compacte, comme dans les cadavres d'animaux. Elle peut, bien sûr, se produire au sein du sol, mais d'une façon générale, elle reste de peu d'importance par rapport à l'ammonification des résidus végétaux, moins riches en azote.

Le rapport C/N des substances aptes à se putréfier est beaucoup plus bas que dans les résidus végétaux, de l'ordre de 5, contre 50 à 100. Cela résulte, surtout, du faible taux d'azote des tissus végétaux : 0,5 % dans les chaumes et racines de céréales, 2,5 % dans les légumineuses, contre 8 à 16 % dans les cellules animales (par rapport à la substance sèche).

Le stade ultime de la putréfaction est, comme/ ^{dans} l'ammonification, l'eau, le CO₂ et l'ammoniac, mais auparavant, il se forme des composés malodorants, acides gras volatils comme l'acide butyrique, de l'hydrogène sulfuré, des

mercaptans : comme le méthyl-mercaptan : $\text{CH}_3\text{-SH}$, en particulier, dont l'odeur est nauséabonde, de l'indol et du scatol, des ptomaines toxines très actives (intoxications alimentaires).

Les germes les plus fréquents sont, soit anaérobies (Clostridium, surtout et Vibrion septique,) soit aérobies (Proteus vulgaris)

Cependant, une faible production d'indols par la putréfaction peut-être bénéfique, parce que certains indols comme l'acide indol-acétique, agissent comme substances de croissance sur les végétaux.

Les conditions déterminantes de la putréfaction sont donc la concentration en azote et l'anaérobiose. Dans les conditions naturelles, même s'il y a un apport important de cadavres de petits animaux, leur dispersion dans la masse du sol et leur coexistence avec les résidus végétaux a pour effet de favoriser l'ammonification et non la putréfaction.

Les résidus végétaux constituent, en effet, des apports très importants : de l'ordre de 3 tonnes après une sole de légumineuses (racines et chaumes) et dépassant souvent 15 tonnes par ha et par an sous forêt tropicale humide.

Il y a pourtant des cas inattendus de putréfaction : celle des chapeaux de certains Champignons.

Devenir de l'azote ammoniacal dans le sol.

a) oxydation

- Une partie va être oxydée en nitrite puis en nitrate.

b) immobilisation biologique

- Une autre partie est consommée par la microflore, elle-même, pour ses besoins énergétiques propres. La forme ammoniacale est d'ailleurs préférée à la forme nitrique par les Bactéries. La proportion d'ammoniac consommé par les Bactéries dépend en définitive du rapport C/N dans le matériel végétal à décomposer. C'est le cycle interne de l'azote (immobilisation ou réorganisation de l'azote - JANSSON, 1958).

- c d) fixation sur le complexe absorbant.

- Une autre partie est fixée sur le complexe absorbant sous forme échangeable et rendue ainsi moins accessible à l'oxydation, encore que sur ce point là, il y ait désaccord.

c) fixation par les argiles

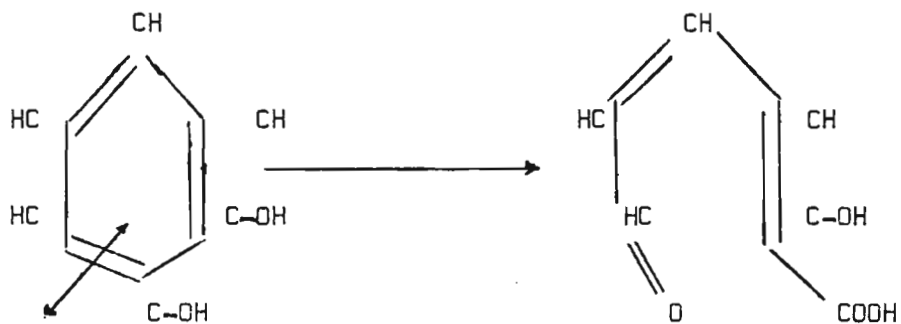
Il existe dans le sol plusieurs processus de blocage de l'ammoniac ; le blocage le plus sévère est probablement le fait des minéraux argileux : il y a alors fixation de l'ammonium dans les réseaux cristallins des argiles ; tel quel, il n'est plus nitrifiable, sinon après libération (ou "défixation").

d) fixation par la matière organique

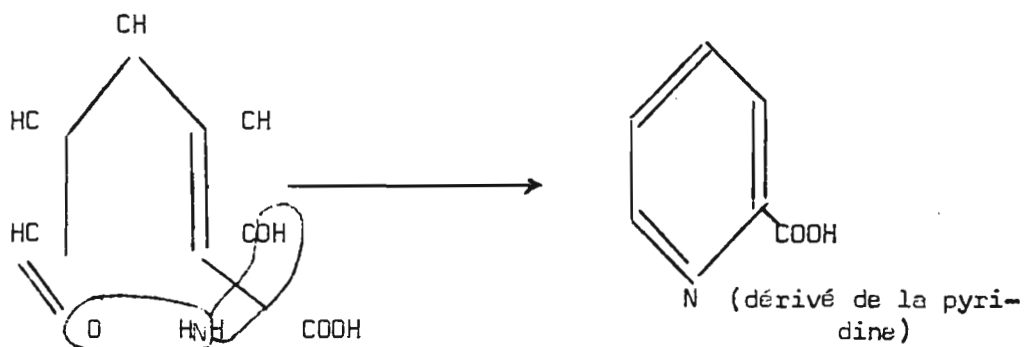
Joue également le blocage sur la matière organique du sol. Ce dernier processus en présence de matière organique a été appelé réversion non biologique par BROADBENT & NAKASHIMA (1967). Il se produit aussi une fixation très efficace sur la lignine. La formation d'humus à partir de la lignine fait intervenir ce blocage de l'azote. Les noyaux aromatiques peuvent s'ouvrir en présence d'ammoniaque pour donner un hétérocycle azoté comme dans l'exemple ci-après :

Exemple de fixation de l'azote sur les composés aromatiques

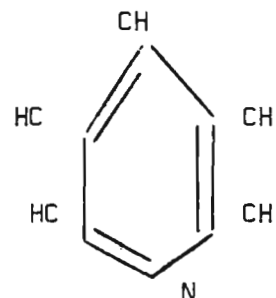
Double oxydation (dioxygénase) d'un diphenol s'accompagnant d'une ouverture du cycle (en méta : entre une des fonctions phénol, et l'atome de C voisin).



Un hétérocycle azoté est formé par l'adjonction d'une molécule d'ammoniac et la perte de 2 H₂O



c'est le noyau de la pyridine



ces actions enzymatiques provoquant l'ouverture des cycles sont assurées par des germes variés, parmi les Bactéries, Champignons et Actinomycètes. On peut citer en particulier les Basidiomycètes lignivores.

L'azote ainsi fixé, stabilisé sur la matière organique du sol, devient très résistant à la biodégradation ultérieure. Il est plus stable que l'azote protéique microbien. Cependant, il peut être repris lentement par les germes ammonifiants.

e) perte dans l'atmosphère

- Une autre partie de l'ammoniacque peut se perdre dans l'atmosphère, mais sa proportion reste négligeable dans la pratique. Elle a plus de chance de se produire en sol très sableux, où la faible capacité d'échange ne retiendrait pas l'ammoniac produit. En fait l'expérience sur le terrain, même en sol Dior (3 % d'argile, 0,4 % de carbone), montre que la perte dans l'atmosphère est très faible. Après la pluie, l'eau du sol nu s'évapore et avec elle un peu de l'ammoniac dissous (BLONDEL à BAMBEY).

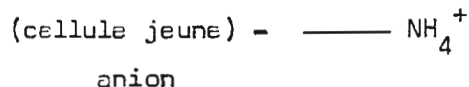
Quelques pertes dans l'atmosphère sont théoriquement possibles, aussi en milieu basique, calcaire par exemple, mais elles semblent très faibles. En eau de rizière calcaire à température élevée, on a signalé parfois de faibles dégagements d'ammoniac.

f) absorption par les racines

- Les racines quant à elles peuvent absorber une partie de cet azote ammoniacal. Faisons, si vous voulez une petite diversion à ce sujet. Les formes ammoniacales ou nitriques sont-elles absorbées indifféremment et aussi bien par les racines ?

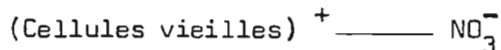
Vous l'avez peut-être vu en physiologie végétale, les plantes jeunes préféreraient généralement l'ammoniacque ; les plantes âgées préféreraient les nitrates.

Cela parce que les cellules jeunes des racines se situent du côté basique du point isoélectrique, au-dessus de pH 4 par exemple. Leur protoplasme amphotère (cf. l'amphotérie des acides aminés) se comporte alors comme un acide, comme un anion et fixe plus volontiers l'ion ammoniacque.



P.I.
cellule vieille cellule jeune pH

Au contraire les cellules vieilles des racines se situent plutôt du côté acide du point isoélectrique et se comportent⁺ comme des cations, d'où préférence des nitrates :

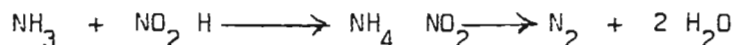


La même raison fait que dans les sols acides, à cause de l'influence du milieu sur la plante, la forme nitrate est préférée et c'est le cas de la plupart des sols tropicaux.

De toute façon la présence de Mycorhizes, moisissures symbiotes des racines, permettent au végétal d'utiliser l'azote ammoniacal et même parfois l'azote organique (BONNIER-BRAKEL, Lutte biologique contre la faim, Gembloux).

g) Réaction de Van Slyke

- Enfin, parmi les différents sorts de l'ammoniac, rappelons sa réaction possible avec les nitrites (sels ou acide nitreux).



Ce processus n'est pas celui de la dénitrification vraie que l'on verra plus loin, mais plusieurs auteurs considèrent qu'il est important pour expliquer les pertes d'azote.

PHOTO-AMMONIFICATION - Ammonification non biologique

On a parlé de photo ammonification ; elle pourrait avoir un rôle en sols tropicaux. On considère souvent qu'elle n'est pas mise en évidence de façon satisfaisante, parce qu'il est toujours difficile d'affirmer qu'un sol a été parfaitement stérilisé et qu'il reste stérile.

De fait, on a constaté souvent un accroissement du taux d'azote ammoniacal dans les sols tropicaux exposés au soleil.

Comme il y a le plus souvent dessiccation concomitante, plusieurs processus entrent en jeu ; on parle d'ammonification non biologique, malgré la possibilité déjà vue de l'ammonification à très faible humidité et nitrification bloquée.

Il y a aussi augmentation de l'ammoniac des sols après autoclavage ou exposition aux rayonnements infra-rouges (DOMMERGUES 1960).

DROUINEAU a signalé l'ammonification non biologique dès 1953 en sols tempérés. DOMMERGUES estime qu'il faut en tenir compte en sols tropicaux soumis aux saisons sèches. BIRCH, en Afrique Orientale, invoque l'affaiblissement de la protection de la matière organique par l'argile au cours de la dessiccation d'où minéralisation beaucoup plus facile.

Il s'agit donc, semble-t-il de l'interaction :
fragilisation de la matière organique-attaquée microbiennes et l'importance de ce processus est grande en régions tropicales à saison sèche sévère (fragmentation : surface de contact augmente).

Ammonification brute et nette

Pour en terminer avec l'ammonification, vous pouvez connaître les termes parfois employés d'ammonification brute et d'ammonification nette.

On les emploie pour tenir compte de la réutilisation de l'ammoniaque apparu par les germes telluriques eux-mêmes.

Cette réutilisation est d'ailleurs appelée habituellement immobilisation ou réorganisation.

L'ammonification brute, c'est la totalité de l'azote ammoniacal libéré des combinaisons organiques ; l'ammonification nette, c'est la résultante des 2 processus d'ammonification brute et d'immobilisation :

$$(1) \quad \text{ammonification brute} - \text{immobilisation} = \text{ammonification nette}$$

$$AB \qquad \qquad \qquad I$$

(il s'agit d'immobilisation brute selon l'acception donnée plus loin).

Dans (1) AB plus grand que I

Le rapport C/N, critique, au-dessous duquel la minéralisation nette apparaît est de l'ordre de 20-25. On distingue parfois une immobilisation brute (c'est l'azote ammonifié absorbé par les microorganismes si sa quantité n'est pas supérieure à l'ammonification brute).

Si cette quantité est supérieure, la teneur du sol en azote ammoniacal original diminue et on parle d'immobilisation nette : I plus grand que AB

$$\text{Immobilisation brute} - \text{ammonification brute} = \text{immobilisation nette}$$

$$I \qquad \qquad - \qquad \qquad AB \qquad \qquad = \qquad \qquad I_n$$

En fait, et pratiquement, on n'a pas les moyens de dissocier ces processus (on le pourrait par l'azote marqué) et on entend le plus souvent par ammonification :

l'ammonification nette et par immobilisation : immobilisation nette.

Mesures

C'est le cas dans les mesures du pouvoir ammonificateur du sol après incubation en étuve en présence d'urée par exemple (3 %). La différence entre le taux final et le taux initial d'ammoniac constitue le pouvoir ammonificateur du sol qui est d'ailleurs un bon test de fertilité.

Les techniques de mesure sont conventionnelles. L'ammonification, étant le premier maillon des réactions qui amènent l'azote à la disposition des plantes dans le sol, a un grand impact sur la fertilité, d'où l'intérêt de la mesure de son intensité.

Une technique simple consiste à ajouter 1g de substance organique azotée (poudre végétale) à 100g de sol, de mélanger, de porter à une humidité voisine de 60 % de la saturation.

On incube 7j à 30° et on dose l'ammoniac dans le sol par distillation avec de la magnésie (témoins sans incubation). Si on utilise de la peptone ou de l'albumine d'oeuf ou de la caséine, 3 jours d'incubation suffisent.

La technique, en France, est plutôt à l'incubation en présence d'urée (3 %). Elle est plus rapide : on n'incube que 24 h. On distille le sol également en fin d'expérience, mais il faut une distillation modérée (55°), sinon on décomposerait l'urée en excès. On peut exprimer les résultats en mg $N-NH_3/100g$ sol.

Rendement

On désigne parfois par rendement le rapport :

$$\frac{N-NH_4 \text{ libéré}}{\text{azote protéique du sol}}$$

azote protéique du sol

On peut se tourner aussi vers les techniques enzymatiques. On bloque l'activité microbienne par un antiseptique ou bactériostatique (toluène, benzène, bore - MOURARET 1965) et l'ammoniaque apparu est le fait des enzymes soit des cellules qui sont lysées (asparaginase - MOURARET), soit des enzymes fixées sur le complexe absorbant.

Il s'établit dans les sols un équilibre entre les processus de minéralisation et d'immobilisation de l'azote. Cet équilibre est fonction des variations saisonnières, des apports organiques, des traitements culturaux.

C'est ainsi que BLONDEL (agronomie tropicale, Déc. 71, Influence du mil sur l'équilibre immobilisation-minéralisation) a trouvé que la culture du mil augmente la minéralisation dans les sols Diors pauvres en N . mais favorise l'immobilisation quand les teneurs en N sont fortes.

NITRIFICATION

La nitrification amène l'azote du sol de la forme ammoniacale à la forme nitrate qui est en règle générale, la plus assimilable par les végétaux. On connaît depuis fort longtemps la transformation naturelle de l'ammoniaque en nitrate et il y aurait peu à reprendre aux soigneuses instructions éditées en France à la fin du XVIII^e siècle pour la production des nitrates destinés aux poudrières.

Dès 1877, SCHLOESING et MUNTZ avaient démontré la nature biologique de la nitrification. Cela dans des tubes contenant du sable et de la chaux et percolés avec une solution ammoniacale. Seuls les tubes n'ayant pas été chauffés ou traités par des antiseptiques (chloroforme, sulfure de C) subissaient une nitrification.

L'ammoniac ne s'accumule que de façon exceptionnelle dans le sol (si l'acidité est trop forte par exemple). Normalement, il est rapidement oxydé en nitrites (nitrosation) puis en nitrates (nitratation). La nitrification est l'ensemble des 2 processus. La découverte, relativement tardive de ces germes, est due à leur caractère particulier. En effet, étant autotrophes, chimiolithotrophes c'est à dire, tirant leur énergie de l'oxydation de l'ammoniac et leur C du CO₂, ils ne poussent pas sur les milieux organiques classiques que l'on utilisait dans les premiers temps de la microbiologie. C'est Winogradsky qui a réussi la première culture pure de germes nitrificateurs, en repiquant de multiples fois les souches microbiennes (un mucus bleuâtre) qui s'étaient développées en milieu liquide ammoniacal ensemencé avec un peu de

terre et en présence de carbonate de Mg.

Cette technique est devenue classique sous le nom de technique d'enrichissement.

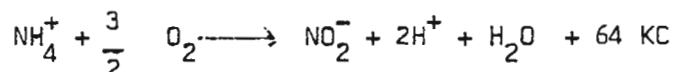
Winogradsky a repris l'étude de la nitrification en 1933 grâce au silicogel. Le silicogel est recouvert de CO_3Ca et imprégné d'une solution ammoniacale. Les germes nitreux se développent et l'acide dissout le calcaire, on repère donc les colonies microbiennes et cette technique permet un comptage facile et l'isolement des germes. Le silicogel présente toujours de l'intérêt pour estimer l'activité des germes de la nitrification, cependant il existe une nouvelle méthode de préparation du silicogel par les résines plus commodes que celle utilisée par WINOGRADSKY. Nos connaissances sur la nitrification ont beaucoup progressé en ce qui concerne l'écologie et les processus de transformation de l'azote par différents stades intermédiaires.

On examinera successivement :

- 1) - Les processus de transformations de l'azote
- 2) - Les germes qui en sont responsables
- 3) - L'écologie de la nitrification
- 4) - Le devenir de l'azote nitrique apparu dans le sol
- 5) - Le cycle interne de l'azote dans le sol, c'est à dire la prise en considération des processus simultanés de nitrification et d'immobilisation .
(Les points 4 et 5 pourraient être confondus mais le cycle interne de l'azote est une question importante qui retiendra mieux votre attention en la traitant à part).
- 6) - La dénitrification
- 7) - Les causes de freinage des minéralisateurs de l'azote dans les sols.
- 8) - La mesure du pouvoir nitrificateur du sol
- 9) - L'azote apporté par les pluies.

1 - Les processus de transformation de l'azote

La nitrification, c'est à dire l'ensemble des deux processus de nitrosation et nitratation est plus exigeante en oxygène que l'ammonification. Les germes responsables sont strictement aérobies. Les réactions globales sont les suivantes (ce sont des réactions enzymatiques).

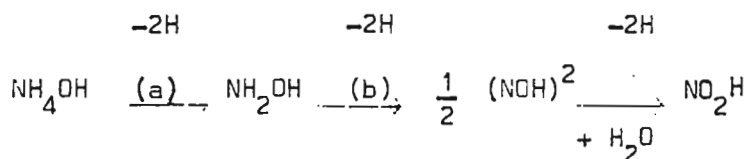


L'énergie libérée permet la réduction du CO_2 dans le cas présent des bactéries autotrophes, mais il y a aussi, on le verra plus loin, possibilité d'une nitrification hétérotrophe. Les carbonates sont utilisés au même titre que le CO_2 (CO_3Ca principalement).

Nitrosation

Considérons maintenant le mécanisme des transformations avec un peu plus de détails.

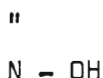
L'oxydation qui fait passer du stade ammoniacal au stade nitreux se fait en 3 étapes ; il s'agit de deshydrogénations successives :



hydroxylamine ac. hyponitreux (intermédiaire de nature incertaine)

Le stade intermédiaire de l'hydroxylamine après l'ammoniaque paraît bien élucidé. Cela a été fait par des poisons spécifiques des enzymes concernés dans les réactions (a) et (b) ammoniaque - (a) \longrightarrow hydroxylamine - (b) \longrightarrow acide nitreux. L'hydrazine bloque (b) et ne bloque pas (a). Des analyses chromatographiques très fines montrent alors l'accumulation de traces d'hydroxylamine dans les cellules de Nitrosomonas ; la thiourée bloque (a) et pas (b) ; l'oxydation de l'ammoniaque n'a pas lieu, mais si l'on ajoute de l'hydroxylamine, on arrivera à l'acide nitreux.

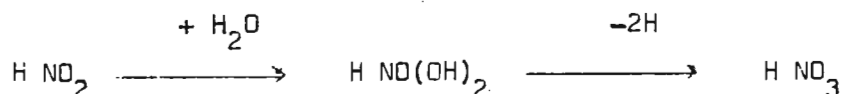
Par contre, la nature de l'intermédiaire entre l'hydroxylamine et l'acide nitreux est encore incertaine. L'hypothèse la plus répandue est qu'il s'agit d'acide hyponitreux $N - OH$



L'azote passe de la valeur -3 dans l'ammoniaque à la valence $+3$ dans l'acide nitreux. Je vous passe les autres formes intermédiaires possibles.

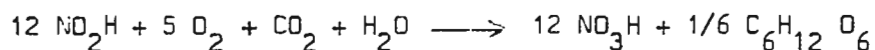
Nitratation

En ce qui concerne la nitratation, on ne connaît pas de produits intermédiaires. Le mécanisme consisterait en une deshydrogénation de l'ion NO_2^- qui se trouve sous forme hydratée.



L'énergie libérée dans la réaction permet la réduction du carbone et la biosynthèse de substances cellulaires.

Voici un type de réaction proposé par WURMSER et FROMAGEOT



En ce qui concerne la nitrification hétérotrophe possible, il ne semble pas qu'elle ait une part très importante dans le sol, par rapport à la nitrification autotrophe. La faculté d'oxyder le substrat azoté jusqu'au stade nitreux paraît assez courante parmi les Bactéries et les Actinomycètes, mais la production de nitrite reste basse, ne dépassant guère la teneur de 50 ppm d'N nitreux, contre 1 000 à 2 000 pour les germes autotrophes.

Le passage du stade nitreux au stade nitrique est plus difficile : les germes hétérotrophes qui le provoquent sont peu nombreux. En résumé, la nitrification peut aussi être réalisée dans le sol par des germes hétérotrophes, bien qu'ils soient moins actifs que les autotrophes. Cependant, la plus grande densité de ces germes dans beaucoup de sols est susceptible de compenser leur faible activité et c'est ainsi que ce processus parallèle pourrait jouer cependant un rôle non négligeable.

Enfin une nitrification non biologique est possible. C'est le processus de photonitrification qui n'est admis que par quelques chercheurs. Comme pour l'ammonification, la difficulté provient de l'incertitude de stérilité

du sol utilisé dans les expériences.

A l'appui de la thèse de la photonitrification, il y a l'observation que, sous l'influence du rayonnement solaire, certains oxydes (Titane, Cadmium, Zinc, Manganèse) peuvent oxyder l'ammoniac. Le Fer, à sa valence³, pourrait également jouer un rôle.

Et en saison sèche, c'est un fait d'observation que les sols rouges dénudés s'enrichissent en nitrates.

Par quel facteur prépondérant ? on l'ignore. Photonitrification ? Remontée des solutions du sol par évaporation en surface ? ou même faible nitrification biologique à la faveur de l'humidité atmosphérique (rosée), en l'absence de lessivage ou d'absorption par les racines ?

Je pense que la remontée des solutions joue un rôle principal.

2 - Les germes responsables

Pour les germes autotrophes, on peut connaître le germe nitreux le plus courant, le genre Nitrosomonas. Une espèce commune est N. europaea, bacille court à cil unipolaire ($2 \times 1,2 \mu$ environ, mobile. C'est le germe le plus actif de la nitrosation. Il se présente souvent en zooglée (en groupement allant jusqu'à 50μ). On a aussi décrit d'autres genres : Nitrosocystis, en zooglées dans les sols de prairie et de forêt. Nitrosoqloea dans les boues activées et les sols non cultivés. Nitrospira, forme peu active, Nitrosococcus.

En ce qui concerne les bactéries nitriques, le germe ubiquiste des sols les plus divers est le Nitrobacter. N. Winogradsky, le plus répandu est un petit bacille ($1 \times 0,6 \mu$), non mobile. Il y a aussi le genre Nitrocystis dont le rôle paraît secondaire.

Hétérotrophes

* Chez les germes de la nitrification non autotrophe, il a été mis en évidence beaucoup d'espèces microbiennes qui sont susceptibles de convertir l'azote ammoniacal en azote nitreux : Corynebacterium, Nocardia, etc... ; plus intéressantes, sont celles capables de pousser l'oxydation jusqu'au ter-

me ultime, le terme nitrique ; on peut retenir facilement, Aspergillus flavus, parce que ce même champignon est le responsable de la production d'Aflatoxine, la substance qui cause un cancer du foie. La production de nitrate par ce germe peut atteindre 100 ppm. Il pourrait jouer un rôle relativement plus important dans les sols tropicaux acides.

3 - L'écologie de la nitrification

La nitrification est sous la dépendance des facteurs écologiques du sol dont les principaux sont :

- le pH
- l'aération
- l'humidité
- la température et l'éclairement
- le substrat ammoniacal et nutritionnel
- la végétation et la présence éventuelle d'inhibiteurs

Le pH

Le pH optimum se situe un peu au-dessus de 7, certains le situent entre 6, 8 et 7,3 mais dans divers types de sols une nitrification active a lieu à des pH acides. Elle est possible à un pH supérieur ou égal à 4,6, mais, pratiquement, elle reste faible sous pH 6. Le chaulage, qui a pour effet d'élever le pH des sols acides, favorise généralement la nitrification, mais amène un épuisement des réserves azotées, d'où l'adage que vous connaissez sans doute que le chaulage enrichit le père et ruine le fils. On pourrait dire presque la même chose du feu de brousse en sols tropicaux acides, où les cendres élèvent le pH de façon éphémère et augmentent la flambée de nitrification en début de saison des pluies (avec pertes de nitrates par érosion très souvent). En fait, si une nitrification assez active a lieu même en sols acides on peut penser que c'est à la faveur de la microhétérogénéité du pH dans le sol. Le pH est plus élevé autour des particules de feldspaths, autour des microparticules de calcaires éoliens (débris de coquillages dans l'ouest malgache par exemple) et autour des débris organiques ammonifiés. Cela explique certains cas de sols nitrifiant sous pH 4.

A des pH supérieurs à 7 c'est un point important à souligner, en sols légèrement sodiques ou calcaires, par exemple, les bactéries de la nitrification sont moins actives que celles de la nitrosation.

Dans ces conditions, on risque un blocage au stade nitrite et des concentrations mêmes faibles en nitrites sont extrêmement toxiques pour les plantes (surtout en sols acides).

Ce phénomène aussi signalé en rizières après enfouissement du sulfate d'ammonique, et il se produit des tâches de stérilité.

En ce qui concerne ce risque de toxicité par les nitrites, l'urée est plus dangereuse que le sulfate d'ammonium parce que sa réaction est légèrement basique.

S'il y avait blocage initial au stade ammoniac, il y aurait aussi toxicité de l'ammoniac, mais moins grave parce qu'il y a absorption par le complexe absorbant même à l'état libre, la toxicité de l'ammoniac reste assez faible vis-à-vis de celle des nitrites surtout dans les sols acides (ainsi la toxicité se manifeste dès 2 ppm $N-NO_2$ à pH 4). Le risque est moindre à pH 7, ainsi le Maïs paraît bien tolérer jusqu'à 200 ppm $N-NO_2$. A titre comparatif, en ce qui concerne $N-NO_3$, des taux < 750 ppm sont bien acceptés (< 300 pour $N-NH_4$)

Aération

L'oxygène est indispensable au processus de nitrification. Cependant, sa teneur peut baisser beaucoup sans la stopper. Entre 21 % d' O_2 , la teneur de l'atmosphère libre et 11 %, aucune gêne n'est causée pratiquement. Le retard se manifeste fortement si la tension baisse sous 4,5 %.

| | | | | | | |
|--|---|---------|-------|--------|--------|--------|
| Teneur en O_2 | { | % 10,5 | : 4,2 | : 2,1 | : 1,9 | : 1,1 |
| | { | atm 1/2 | : 1/5 | : 1/10 | : 1/12 | : 1/20 |
| Baisse d'activité des germes de la nitrification | : | 95% | : 68% | : 45% | : 30% | : 16% |

Si on considère le taux de diffusion de l'oxygène (ODR) dont on a parlé à propos de l'atmosphère du sol, la valeur limite, cad. le seuil de : 10×10^{-8} gO_2/cm_2 / minute annule la nitrification (Brandt-1964-)

Au-dessus de ce seuil, BRANDT (1964) admet une augmentation sensiblement proportionnelle au taux de diffusion jusqu'à une valeur de $40 \cdot 10^{-8}$ g/cm₂ minute.

Une certaine teneur en CO₂ apparaît comme indispensable ; l'optimum se situerait entre 1 et 5 % en volume.

Les labours profonds diminuent la nitrification en laissant l'ammonification peu modifiée : il en résulte un risque d'accumulation des nitrites.

D'une façon générale, le potentiel nitrificateur d'un sol est étroitement lié à la porosité et à la bonne structure. On a noté qu'au centre d'agrégats plus gros que 3 cm, la nitrification était stoppée. L'émiettement du sol, pas trop poussé cependant, la favorise, c'est un phénomène de surface. C'est pourquoi le gel favorise la nitrification ultérieure.

Humidité

Le pf optimal peut se situer entre 1,0 et 3,0 donc assez variable. C'est fonction de la texture. Il est plus faible pour les sols plus sableux. Ceux-ci mieux aérés, supportent mieux un excès d'eau que les sols lourds. Mais d'une façon générale la nitrification est très vite inhibée au-dessus de la capacité au champ et cela tient surtout à la baisse d'aération qui en résulte.

(Pourtant, une bonne nitrification est parfois signalée en rizières submergées ; elle est explicable par la présence d'algues, en surface, qui dégagent de l'oxygène. Il y a nitrification en surface, mais les nitrates entraînés en profondeur y sont réduits, voire dénitrifiés). L'humidité optimale se situe par exemple, dans un limon argileux vers une tension de H₂O = 0,25 atm ; soit 250 cm H₂O : $\log 250 = 2,4$; ~~Dicos~~ vers capacité au champ (5 % H₂O) (pf ordre de 1,8) (capacité au champ pf variable selon texture, cf travail Combeau ; prise souvent à pf 2,7 - 0,5 atm - ou 2,5 (1/3 atm).

Aux faibles humidités la microflore nitrificatrice est moins résistante à des pf élevés (seuils 4,5-4,2) que les germes ammonifiants (pf 5,4-5,6) comme l'a montré DOMMERMUES (1962)

Température et lumière

La température optimale, d'après WAKSMAN, est de 27°5. En France, elle est signalée selon les sols entre 22° et 29°, mais sous climat tropical, l'optimum est plus élevé. Il y a une adaptation des germes à la chaleur. Je vous indique quelques valeurs trouvées au Sénégal.

Vertisols.....40°
Sols bruns subarides.....40°
" ferrugineux tropicaux..30° et 40°
(courbe à 2 optimum)
" faiblement ferrallitiques.....30°

Dans les sols du Sénégal, j'ai observé que la nitrification présente, plus que d'autres fonctions (respiration.....), une température optimale unique, soit à 40° dans les vertisols et bruns subarides, soit à 30° dans les sols ferrallitiques (forestiers) et ferrugineux tropicaux ; seuls ces derniers présentent un 2^e maximum à 40°.

Par rapport aux autres grandes fonctions physiologiques des germes du sol : ammonification, respiration.... la nitrification est la fonction la moins thermophile en sols tropicaux.

Les températures léthales sont de l'ordre de 55°, ce qui est très facilement atteint en surface des sols nus. Au Niger, la température de surface atteint facilement 70°. La microflore nitrifiante est détruite en surface mais elle se maintient en profondeur.

On a signalé (Gibbs 1919) une température létale un peu plus élevée pour Nitrobacter que pour Nitrosomonas (58° contre 54° C). Cela écarte le risque d'accumulation de nitrite .

Lumière

Elle est généralement considérée comme défavorable (études en sols tempérés)

Substrat ammoniacal et nutritionnel

En cas d'apports trop importants au sol d'engrais ammoniacaux ou d'engrais organiques très facilement ammonifiables, l'excès d'azote ammoniacal (si sa capacité d'échange est faible) inhibe, soit la nitrosation et la nitra-

sation soit la nitratisation seule. Nitrosomonas est plus résistant que Nitrobacter à une concentration élevée d'ammoniac.

L'apport au sol d'ammoniac anhydre élève, bien sûr, immédiatement le pH. La nitrification le fait baisser par la suite, mais moins qu'en cas d'apport de sels ammoniacaux, sulfate par exemple.

En ce qui concerne, la forme des ions "ammonium", échangeables, ou en solution, la question est de savoir si l'une est plus facilement nitrifiée que l'autre. On considère généralement que l'absorption, freine la nitrification. Enfin, l'ammonium fixé dans le réseau des argiles et peut-être, même, complexé par certains facteurs de la matière organique du sol n'est pas nitrifiable, tant qu'il n'est pas "libéré" ou "défixé" et il s'agit là de réactions d'équilibre entre les diverses formes.

Les éléments : P, Ca, Mg, Cu sont indispensables à faibles doses ;
Fe, Mo, Va sont stimulants.

Végétation et présence éventuelle d'inhibiteurs

La couverture végétale influe beaucoup sur la nitrification par la composition des résidus végétaux qu'elle abandonne : pH richesse en bases, rapport $\frac{C}{N}$ notamment. Les résidus végétaux à $\frac{C}{N}$ relativement faibles (légumineuses) nitrifient très bien. Exemples montrant la nitrification rapide pour des $\frac{C}{N}$ faibles. Le fumier de ferme, le fumier de mouton (22 et 15)

Certains résidus végétaux contiennent des substances hydrosolubles inhibitrices de la nitrification. Cela explique que la nitrification soit très souvent réduite en sols forestiers. Le cas des horizons de type Mor est classique. La déforestation et le brûlage en sols tropicaux font disparaître l'action inhibitrice

Les racines, aussi, peuvent sécréter des substances toxiques, cas des Eucalyptus. Les Graminées tropicales de savane sont, souvent, peu favorables à la nitrification comme Paspalum (Meiklejohn). Cependant les substances en cause sont généralement assez vite détoxifiées, de même que les herbicides et insecticides progressivement dégradés par la microflore tellurique. Il peut être intéressant de limiter la nitrification pour éviter les pertes d'azote par lixiviation et dénitrification ou consommation de luxe. On signale, même, des plantes

rendues toxiques pour les animaux par l'absorption d'excès de nitrates.

C'est pourquoi on a cherché à mettre au point des corps capables de bloquer la nitrification. On dispose actuellement de plusieurs substances ayant cette propriété : thiourée, cyanoguanidine, 2-chloro-6 trichloro-méthyl pyridine (N-Serve) à 0,5-2 % du $N-NH_4$ apporté et divers phénols. (N-Serve inhibe les autotrophes). Les deux premiers sont peu utilisés en milieu tropical, parce que trop vite biodégradés.

Le N-Serve, lui, plus résistant est signalé efficace en station d'essai, dans certains cas au moins (Bambey).

L'influence de la présence de la matière organique sur la nitrification est complexe. Au laboratoire, il est clairement établi que les cultures pures de nitrificateurs sont inhibées par divers types de matière organique : peptone, asparagine, urée.

Les nitrificateurs sont en effet, les meilleurs représentants des germes autotrophes, et pourtant, les sols organiques nitrifient.

L'explication réside dans l'existence d'associations microbiennes : la matière organique soluble peut ainsi être immédiatement utilisée par les hétérotrophes qui protègent ainsi les autotrophes. Il y a aussi des résidus végétaux et certaines sécrétions racinaires des substances activant la nitrification. Cela a été reconnu récemment dans la rhizosphère de Maïs de 14 jours par GIAMBIAGI (Revue Ecol. Biol. Sol. Juillet 1970).

| Distance de la racine | : | Nitrification potentielle |
|-----------------------|---|---------------------------|
| | : | $N-NO_3$ mg/kg sol |
| | : | |
| 0 cm | : | 42 |
| 5 | : | 38 |
| 10 | : | 38 |
| 20 | : | 36 |
| 30 | : | 33 |
| | : | |

L'existence de nitrifications hétérotrophes peut l'expliquer.

Une dernière cause à envisager qui peut augmenter ou réduire la nitrification dans un sol c'est la densité des germes de la nitrification; ainsi au Ghana, MEIKLEJOHN (1962) a attribué la carence en azote nitrique en certains

sols de Savane à l'absence de nitrificateurs.

4) Devenir de l'azote nitrique

Quel est le devenir de l'azote nitrique. Le devenir économique le meilleur, bien sûr, est l'utilisation par les racines des plantes cultivées. On peut se rappeler ici, que surtout en sols acides, c'est la forme nitrique qui est préférée à la forme ammoniacale .

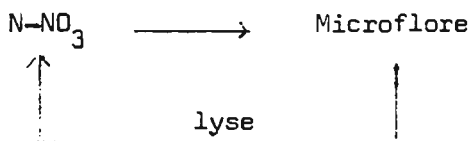
Mais une partie plus ou moins importante peut-être lixiviée. L'intensité des averses tropicales est une cause supplémentaire de perte d'azote que ce soit par lessivage vertical ou ruissellement.

Les nappes phréatiques des zones tropicales sèches, où la couverture végétale est trop lâche, en début de saison des pluies, présentent souvent des nitrates. Je vous citerai le cas d'une nappe dans le sud de Madagascar avec 1% de nitrates (AMPANIHY) ; même avec 400 ou 500 mm de pluie par an, et sans qu'on observe de drainage réel en cases lysimétriques, un lessivage des nitrates est possible au fond des micro dépressions naturelles où le ruissellement s'accumule.

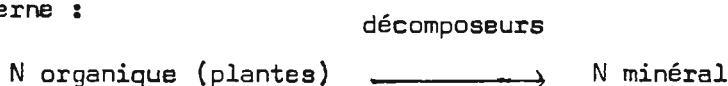
5) Cycle interne de l'azote dans le sol

La microflore hétérotrophe du sol peut faire concurrence aux végétaux en assimilant l'azote minéralisé du sol. C'est le processus d'immobilisation brute de l'azote (ou réorganisation). A la mort des microorganismes, leur protoplasme est lui-même minéralisé et l'azote redevient disponible. On peut comparer le rôle de la microflore à celui d'une mauvaise herbe qui bloque les nitrates et restitue ensuite de l'azote organique. Cette partie du cycle de l'azote qui se déroule au sein du sol est appelé cycle interne de l'azote ou cycle d'immobilisation-minéralisation par opposition au cycle externe ou cycle bio-géochimique.

Cycle interne :



Cycle externe :



Il faut bien réaliser que dans le sol, les deux processus de minéralisation et d'immobilisation sont simultanés, cela est mis en évidence par l'azote marqué, il en résulte un effet net qui est la résultante des deux processus ; il y aura

minéralisation nette

ou

immobilisation nette

selon que le rapport $\frac{C}{N}$ des résidus végétaux sera inférieur ou supérieur à une valeur de l'ordre de 20-25.

Les cas de faim d'azote sont classiques lorsqu'on enfouit du matériel végétal à $\frac{C}{N}$ élevé, paillis par exemple, mais en sols tropicaux, la faim d'azote est de moins longue durée à cause de l'intensité de la biodégradation.

6) Dénitrification

La dénitrification est un processus microbien par lequel les nitrates (et accessoirement les nitrites) sont réduits à l'état gazeux. C'est un phénomène néfaste puisque ces produits gazeux : azote et protoxyde d'azote = N_2O (ou oxyde azoteux) surtout, s'échappent du sol en pure perte. C'est un processus strictement anaérobie, c'est pourquoi il ne faut pas en exagérer l'importance, sauf dans des cas très spéciaux de sols asphyxiques, ce qui peut se produire principalement en sols hydromorphes, en rizières par exemple. Cependant, même en sols bien drainés, comme le milieu est très hétérogène, on peut avoir, en présence d'apports élevés de matière organique riche en éléments solubles, des zones localisées très réductrices, des niches, selon le terme écologique ; la matière organique est le substrat énergétique et les nitrates servent d'accepteurs finals d'électrons. Mais le lessivage reste, dans les sols tropicaux, la principale cause des pertes d'azote : exemple de la chute systématique à 0 des nitrates du sol, après une pluie.

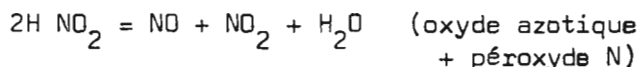
De plus, la dénitrification est favorisée par des pH supérieurs à 7, ce qui n'est pas fréquent en sols tropicaux. J'ai pris, ici, le terme de dénitrification dans le sens qui lui est donné par les agronomes et les biologistes du sol. C'est le sens restreint, c'est la dénitrification vraie, ou nitrate respiration : dissimilatory nitrate reduction des auteurs anglo-saxons.

Ceci, par opposition à une dénitrification au sens large qui inclue la réduction assimilative des nitrates : réorganisation de l'azote (assimilatory nitrate reduction ou nitrate assimilation). Cette réduction en ammoniac est

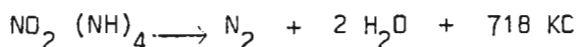
le stade obligatoire de l'utilisation des nitrates par les bactéries ou les végétaux. Le terme de dénitrification sensu lato couvre donc l'ensemble des 2 processus.

Dénitrification sensu lato {
 (réorganisation de l'azote
 {
 (dénitrification vraie

Il y a en outre ce que l'on a appelé une dénitrification chimique. Elle est due à l'instabilité des nitrites qui peuvent se décomposer spontanément:

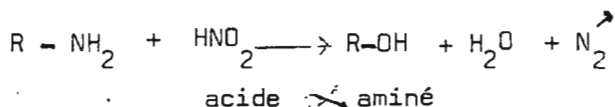


Le nitrite d'ammonium est très instable en dehors des milieux basiques :



Réaction de Van Slyke

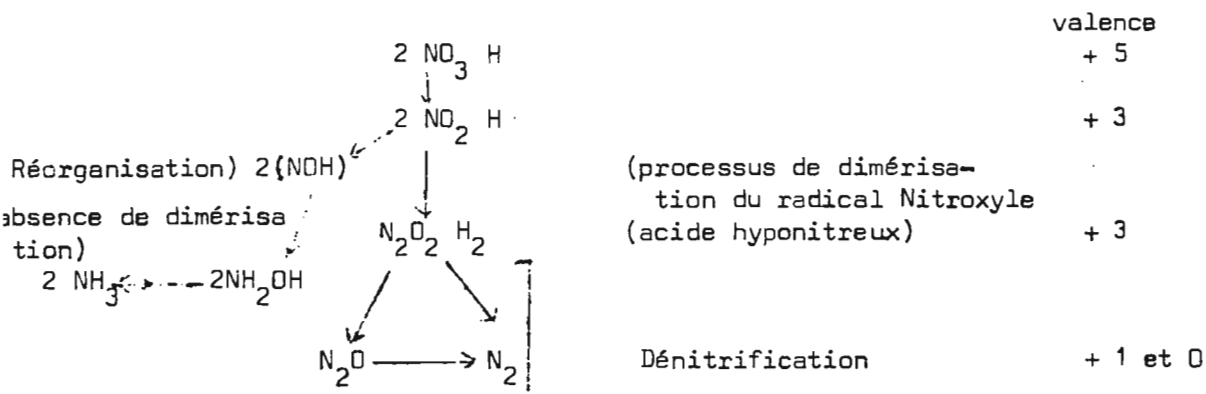
Les nitrates peuvent aussi donner la réaction dite de Van SLYKE en présence de divers corps organiques, acides aminés en particulier, réaction qui aboutit à l'azote moléculaire.



Les espèces microbiennes dénitrifiantes vraies sont assez peu nombreuses on les trouve surtout dans les germes :

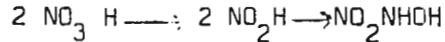
Bacillus, Pseudomonas, Micrococcus.

Sous l'action d'une nitrate-réductase, les réductions suivantes ont lieu (KLUYVER 1953)

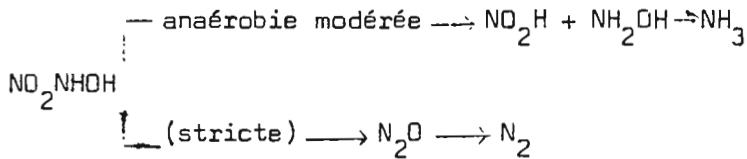


On a même signalé des dégagements possibles de gaz NO et NO₂ le dernier en présence d'ensilage.

Une autre théorie de (CAMPBELL et LEES 1967), admet l'intervention de nitrohydroxylamine NO₂NHOH; corps dont l'apparition a parfois été signalée également au cours de la nitrification.



La nitrohydroxylamine évolue soit vers l'ammoniac, soit vers l'azote moléculaire et l'oxyde azoteux selon que l'anaérobiose est modérée ou stricte.



Dans un domaine tout différent, celui de la pollution, on peut essayer au contraire de favoriser la dénitrification. Un travail récent, paru en Décembre 1970 (BOLLAG, Soil Sci. Proc.,) étudie la dénitrification sous l'angle des causes qui la défavorisent.

En effet, dans certaines conditions de pollutions, les nitrates des eaux usées sont une nuisance et l'absence de dénitrification pollue les nappes phréatiques. BOLLAG signale des conditions qui ne sont que partiellement favorables à la dénitrification et peuvent la bloquer au stade nitrite parce que la réduction des nitrites en N₂O ou N gazeux se fait moins facilement que la réduction des nitrates en nitrites.

pour en terminer avec la dénitrification, citons les principales causes susceptibles de la favoriser :

Richesse en matière organique facilement décomposable

Mauvaise aération du sol liée à la mauvaise structure ou à la texture fine.

pH situé entre 7,0 et 8,6, ou, selon d'autres auteurs, voisin de la neutralité.

(les pH limites sont 5,0 - 10,5)

Une température élevée (optimum 60-65°) (l'eau du sol contient aussi moins d'oxygène quand la température est élevée.)

7) Processus inhibiteurs de minéralisation (Stabilité de la matière organique).

On sera bref, car on doit en parler à propos de la matière organique. Les transformations dans le cycle de l'azote sont freinées par la protection des argiles. Les liaisons matière organique-argile sont favorisées par un certain taux de calcium : l'argile (H) se lie beaucoup moins facilement à la matière organique que l'argile (Ca)

→ Par des processus de condensation, de polymérisation, de fixation de l'azote sur la lignine .

→ Par des bas pH en sols tropicaux ou par la présence à ces pH de composés plus ou moins toxiques : Aluminium, manganèse. Il est possible que ces cations bloquent aussi des sites possibles d'attaque par la microflore en se fixant sur les groupements électro-négatifs de la matière organique.

Même aux basses latitudes, on peut trouver des sols très organiques. Exemple des tourbes (Lac Alaotra à Madagascar) où le cycle est bloqué par l'hydromorphie. Exemple des sols d'altitude où le freinage de la minéralisation est dû à la faible température et à l'acidité. Mais le caractère apparemment inassimilable d'une fraction plus ou moins importante de l'azote organique d'un sol donné est, souvent, dû à l'absence de matériel énergétique nécessaire à une population microbienne active, parce qu'il s'est produit un enrichissement progressif en corps organiques les plus résistants à la biodégradation. Ce point de vue est confirmé par ce qu'on appelle l'effet d'activation ou priming effect. Le priming effect se traduit par une minéralisation accélérée de la matière organique originelle du sol par un apport frais facilement décomposable. Il y a aussi la résistance intrinsèque de la MO que l'on appelle recalcitrance. On peut citer enfin la présence de composés organiques inhibiteurs.

8) Mesure du pouvoir nitrificateur du sol

La méthode la plus directe consiste tout simplement à incuber le sol humide 4 semaines à 30°. L'azote nitrique est dosé avant et après l'incubation. La différence constitue le pouvoir nitrificateur du sol, qui reflète très bien sa fertilité.

On peut ne pas tenir compte de l'azote nitrique préexistant compte tenu de son taux faible (Black, congrès Pédol. Paris 56) Pouvoir nitrificateur = $N - NO_3$ mg/kg sol/28 j/30°

Coefficient de nitrification

$$\text{(azote nitrifiable)} \quad \frac{N - NO_3 \text{ apparu}}{N \text{ total}} \times 100$$

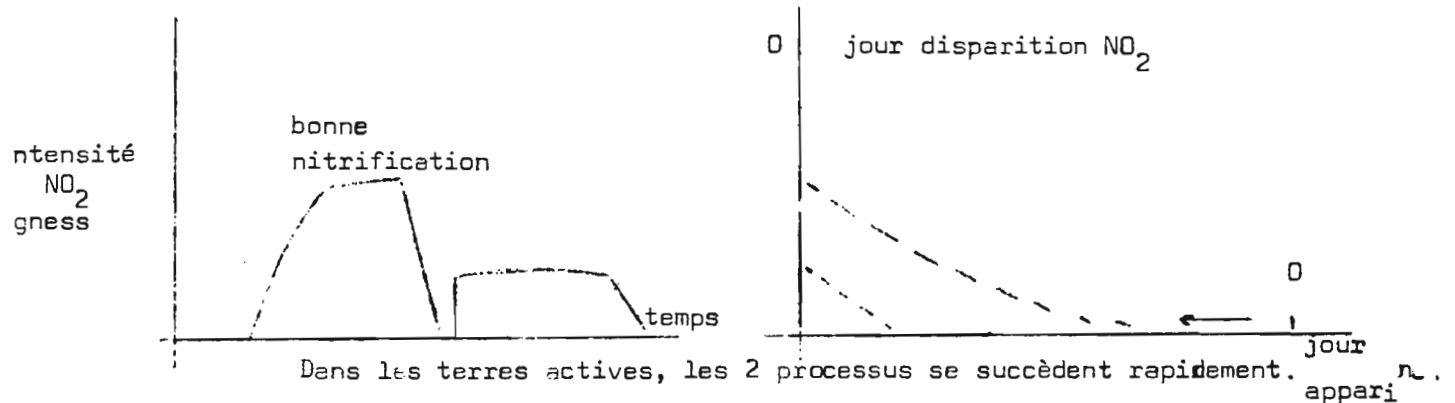
D'autres auteurs (Dommergues, Drouineau) ont défini un coefficient de minéralisation ou d'azote minéralisable

$$\frac{N - NH_4 + N - NO_3}{N \text{ total}} \times 100$$

Il y a eu plusieurs études sur la relation inverse trouvée entre le pouvoir nitrificateur indiqué par cette technique, et la réponse aux apports d'azote (STANFORD 1955, Soil Sci. Proc., 19, 74-77). Des corrélations positives entre le pouvoir nitrificateur et les rendements sont aussi rapportées. C'est normal, l'azote étant souvent le facteur limitant. J'ai moi-même utilisé le pouvoir nitrificateur dans un indice de fertilité à Madagascar et au Sénégal (MOUREAUX, Académie Malgache T. 37, 1959).

- Coef. nitrification Vertisols 0,8 %
- Ferr.trop.6,5
- Brun subas...8,3
- Faibl^t ferrall..4,5 Sénégal.

On mesure aussi un indice de nitrification en milieu de culture liquide avec du sulfate d'ammonium comme source d'azote ; 200 mg/l sulfate d'ammoniaque, l'ensemencement est fait avec la terre à tester. On suit l'apparition, puis la disparition des nitrites au réactif de Griess.



(KAUFFMANN, BOQUEL An. Inst. Pasteur, 1951)

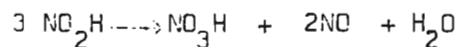
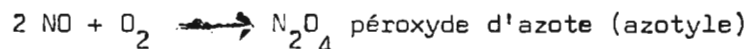
9) Azote apporté par les pluies.

Pour en terminer avec le cycle de l'azote, puisque je ne vous parle pas ici de sa fixation par la microflore, je vous donnerai quelques indications sur les quantités d'azote apporté par les pluies. Elles sont moins élevées qu'on ne l'a cru dans un moment et sont généralement considérées maintenant comme variables entre 1 et 20 kg par ha et par an, selon les régions. J'ai mesuré 6 kg/ha/an à Tananarive. C'est du même ordre en Côte d'Ivoire.

Pourtant, on signale des valeurs beaucoup plus élevées. En Afrique occidentale, en Gambie, un chiffre supérieur à 50 Kg/ha/an a été avancé. Cela paraît très fort. Il est vrai qu'il s'agit de la plaine cotière (Thornton 1965, Nature du 6 mars) où des arrivées d'embruns sont possibles (la teneur de l'eau de mer en nitrate peut atteindre 0,7mg/l). En Inde, des chiffres de 30 livres/aire soit environ 35 kg N ha sont rapportés pour une période de 2 mois, alors que l'apport de 60 kg N par an est signalé au Nigéria (A.W. Moore Soil and Fert., Avril 1966).

Dans le monde, on indique souvent des proportions à peu près égales dans la pluie, d'ammoniac et de nitrate, cette dernière forme pouvant apparaître, on le sait, sous l'action des éclairs électriques de l'atmosphère (Bull. B.I.S. Avril 1964). Il y a des traces de NO_2 , généralement négligées, dosées avec NO_3^+

$$t > 2\ 000^\circ\ \text{C}$$



En Ouganda, les mesures d'azote nitrique dans la pluie accusent des taux entre 0,2 et 16 mg/l

L'ammoniac, qui est très soluble, semble dû au passage de la pluie à travers des couches d'air où il peut exister des traces d'ammoniac (comme il existe aussi du SO_2)

Et, justement, on a parlé aussi d'une absorption possible de l'ammoniac, à partir de ces très faibles teneurs atmosphériques sur l'argile ou la matière organique, ou, même, par la plante, et cela pourrait constituer une sour-

ce notable d'azote. Il a été estimé (D.B. Peters, Science 18 Fév. 1972, p. 771 : Atmosphèric Ammonia, absorption by leaves) que les récoltes peuvent prendre 10 % de l'azote nécessaire par absorption directe à partir de l'ammoniac contenu dans l'atmosphère. Peters considère que cet aspect a été beaucoup sous-estimé. Il est possible, en outre, que la concentration de NH_3 a augmenté depuis 100 ans dans l'atmosphère :

en 1875 (Schloesing) = 20 γ NH_3/m^3 air
maintenant 30 à 40 γ
New Jersey 57 γ et jusqu'à 220

C'est dû à la combustion de C, de gaz naturel, au gaz des voitures, des industries etc.

Un autre aspect est celui des poussières atmosphériques. Il est probable qu'une partie plus ou moins importante des nitrates contenus dans les pluies tropicales provienne de ces poussières enlevées dans l'atmosphère par les trombes, surtout à partir des zones tropicales sèches, où les sols sont souvent plus riches en nitrates. Ces poussières sont ensuite lavées par les pluies, d'où leur teneur en nitrates. Un autre point de vue, même en dehors des pluies, c'est l'apport probable variable, de poussière à teneur plus ou moins marquée en nitrates par vent d'harmattan, par exemple, en Afrique occidentale. Au Sénégal, l'apport de poussière est important en saison sèche. Le soleil peut être voilé, plusieurs jours par des nuages de poussière et toutes les surfaces se recouvrent d'une pellicule pulvérulente. Je n'ai pas eu l'occasion d'y doser les nitrates, mais je serais étonné qu'il n'y en ait pas.

Un exemple d'analyse de poussière est donné en Allemagne près de Munich par Hüser (1971). Il trouve un apport d'azote variant de 2,4 à 4,3 kg par ha et par an et il signale des apports possibles de 15 kg N/ha/an ($\frac{1}{2}$ inorganique, $\frac{1}{2}$ organique).

Sans parler d'apports plus exceptionnels ! (trombes d'eau = pluies de crapauds).

A côté des gains d'azote par la pluie en sol tropicaux, il faut signaler ici un facteur de perte d'azote : les feux de brousse. Le feu fait perdre aussi du p

Généralités sur les autres cycles : soufre, manganèse, phosphore

Les éléments P et S sont très importants en nutrition végétale ; ils sont irremplaçables dans les chaînes métaboliques.

Le Mn, lui, comme le fer d'ailleurs, est un oligo-élément indispensable qui se comporte d'une manière assez parallèle à celle du fer.

Ici, encore, tous les cycles sont étroitement liés à la décomposition de la matière organique. Les tissus végétaux renferment 1 à 5 ‰ de S et 1 à 14 ‰ de P en régions tempérées, mais les teneurs peuvent s'abaisser à 0,2 ‰ en région tropicale.

| | | |
|-----------------|----------|----------------------------|
| Ex teneurs en P | feuilles | Niaouli 1,3 ‰ |
| | | Teck 1,5 ‰ |
| | Bois | Kad (Acacia albida) 0,18 ‰ |
| | | Teck 1 ‰ |

Les teneurs en N sont beaucoup plus faibles (100 pp m)

On peut mesurer toute l'importance du Stock organique en sols tropicaux par les proportions de

N , S , P

qui s'y trouvent temporairement bloquées. Environ

98 % du N total

80-90 % du S total

50 % du P total

En ce qui concerne le S et le P, il faut mettre à part deux catégories de sols.

Pour le Soufre, sols de régions sèches sur gypse avec beaucoup de sulfate de Ca (Bassin de Majunga - Madagascar - ; Afrique du Nord). En sols tempérés - Paris - beaucoup de gisements, mais pas en surface.

Pour le phosphore, il y a aussi des sols particuliers ceux des îles avec fort apport de guano donnant diverses formes minérales phosphatées ; prédominantes : phosphate de Ca-d'Alumine-de Ca et Na. Le Sol peut être un minerai de P. A signaler aussi, le P fréquemment bloqué sous forme de phosphates de fer, d'alumine ou même de magnésium.

Revenons au cas général des sols évolués tropicaux avec les proportions citées de N, S et P organiques, c'est bien la minéralisation de la MO du sol qui met ces éléments à la disposition de la plante.
(cf aspect cyclique de la fertilité)

En ce qui concerne le Mn et (le Fe), la matière organique intervient dans le cycle en tant que réducteur, parce que ces éléments sont plus solubles à l'état réduit manganeux et ferreux.

2 CYCLE DU SOUFRE

A côté du soufre minéral du sol, (sulfates de Ca, K...) la majeure partie du soufre du sol, jusqu'à 90 % en sols tropicaux des régions humides, se trouve donc sous forme organique : hétéroprotéines (le S peut être condensé avec la fraction humique comme le N), glucosides, (=hétérosides) sulfates organiques, acides aminés soufrés comme la cystine et la méthionine. Il y a aussi des substances très variées, des sécrétions fongiques antibiotiques (Pénicilline) qui contiennent du S.

Ce blocage à l'état organique (réserve et volant de S), on pouvait s'y attendre surtout en sols tropicaux humides puisque les sulfates solubles tendent à être éliminés par la lixiviation.

La capacité d'échange anionique du sol joue un rôle très faible pour la fixation de l'ion SO_4 .

(Elle pourrait jouer un peu plus sous pH_6)

Ce soufre organique va donc être minéralisé plus ou moins intensément par des bactéries spécialisées hétérotrophes par l'intermédiaire d'enzymes comme les sulfatases. Ce sont des processus d'oxydation qui aboutissent, selon la disponibilité de l'oxygène, ou du potentiel d'oxydo-réduction, aux sulfures, au soufre élémentaire, aux polythionates ou aux sulfates. Nous n'envisagerons ici que les processus d'oxydation, parce que la sulfato-réduction sera traitée par ailleurs à propos de la rhizosphère.

La minéralisation du S organique est effectuée par des germes hétérotrophes ; ensuite les autotrophes et hétérotrophes interviennent dans l'oxydation des formes minérales.

La minéralisation du S par la microflore est un cycle biologique annuel assez parallèle à celui de l'azote et l'utilisation par les plantes s'effectue au fur et à mesure. Comme toujours, il se pose des problèmes de coïncidence des besoins et des disponibilités. Ainsi, il y a des cas où après jachère avec accumulation de matière organique, des carences se produisent dues à une minéralisation trop lente, le soufre étant pris dans des composés organiques assez résistants à la décomposition. Avec le travail du sol, les minéralisations s'accroissent et les carences disparaissent, mais c'est, alors, la phase où le sol épuise ses réserves. On retrouve la double action de la microflore, elle procure la fertilité, mais en même temps elle entame les réserves du sol. Pour que la minéralisation du S se produise normalement en sol bien drainé, il est nécessaire que le rapport du C au S, $\frac{C}{S}$ soit de l'ordre de 100 ou inférieur à 100. Il faut aussi que $\frac{S}{N}$ soit de l'ordre de $\frac{1}{10}$. Voici les proportions souhaitables sous forme organique dans le sol.

Pour 100 parties de C, il faut 10 parties de N, 1 de S et 1 de P.

De même qu'on mesure le pouvoir nitrificateur des sols en les incubant pendant un temps donné et en dosant les nitrates ce qui donne un précieux indice de fertilité, de même on pourrait doser les sulfates après incubation.

La carence en soufre assez fréquente, en sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux, explique l'effet bénéfique du sulfate d'ammoniaque par rapport à l'urée. L'exportation par les cultures tropicales est, souvent, de l'ordre de 15 kg à l'ha. Les oléagineux sont relativement plus exigeants en S par leur richesse en protides soufrés.

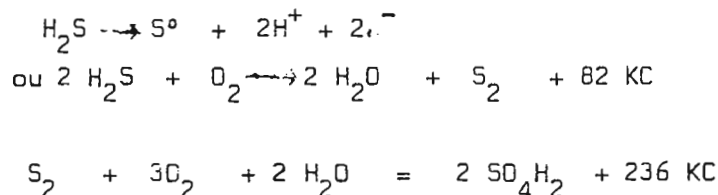
Le cycle du soufre prend une importance particulière en sols hydromorphes organiques surtout s'ils contiennent des sulfates ; ils sont souvent, en même temps, dans ce dernier cas, un peu salés, (par exemple, dans le Delta du Sénégal).

Dans les périodes où le sol est anaérobie, le soufre se trouve sous forme réduite de :



Ces éléments réduits proviennent soit de la minéralisation de la matière organique soit de la réduction des sulfates. Les bulles qui se dégagent dans l'eau submergeant le sol sont constituées des gaz H_2S , CH_4 , H_2 , CO_2 . Là, H_2S est hautement toxique s'il ne trouve pas assez de fer pour le bloquer à l'état insoluble de sulfure de fer. C'est une cause d'infertilité des rizières en Afrique du Nord et au Japon. Ce sont les bactéries sulfato-réductrices qui sont alors actives dans la réduction des sulfates comme Desulfovibrio desulfuricans, anaérobies strictes, travaillant à des potentiels d'oxydo-réduction très bas (- 100 mv à pH 7) à des pH compris entre 5,5 et 6,5. L'énergie provient de la matière organique, comme on le verra avec la réduction du soufre.

Quand le sol s'exonde, (Bassin de Majunga, les alluvions de la Betsiboka, rizières récupérées sur la mangrove en Casamance tourbières salées voisines de la mer en Californie, ce sont alors les bactéries chimiolithotrophes du S qui vont oxyder les sulfures en produisant une forte acidité, le sol étant généralement pauvre en bases.



S passe de la valence -2 à +6

C'est une cause d'infertilité, mais les formes oxydées se lessivent facilement et le pH qui pouvait atteindre des valeurs très basses, voisines de 2,5, remontera à l'immersion. Les Bactéries les plus actives dans les processus d'oxydation du S sont les Thiobacillacées. Ce sont des autotrophes stricts.

Citons le germe assez connu qui produit de l'acide sulfurique en oxydant les sulfures, le S élémentaire et les thiosulfates : Thiobacillus thiooxidans. Il est capable de pousser encore à pH 1, avec un optimum entre 2,0 et 3,0 (limite pH 0,5 ; Selon Bergey, il n'oxyde pas les sulfures, mais S et thiosulfate).

Si vous avez entendu parler de la maladie de la pierre qui sévit sur beaucoup de monuments à Paris, c'est ce même germe qui est l'un des responsables.

Le S réduit remonte dans les pierres poreuses à partir du sol par capillarité ou bien est amené par l'air pollué des villes (H_2S). La pierre devient pulvé-
rulente (M. POCHON qui est microbiologiste des sols à l'Institut Pasteur a étu-
dié ce problème.

Les bactéries de la nitrification peuvent aussi jouer un rôle im-
portant dans la maladie des pierres, comme l'a montré Kauffmann ici.

Revenons dans le sol où se trouvent d'autres espèces de Thiobacilles,
plus répandues que Th. Thiooxidans. Ces Thiobacilles sont relativement neutro-
philes ; ils jouent le rôle principal dans les processus d'oxydation du soufre
minéral. Ce sont :

Thiobacillus thioparus (aérobie)

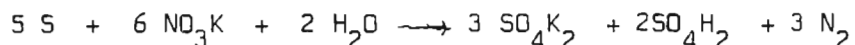
H_2S thiosulfate (selon Dommergues pas selon Bergey) $\longrightarrow S \longrightarrow SO_4^{=}$; il oxyde aussi les
tétrathionates et les thiosulfates.

Th. ferroxidans (aérobie)

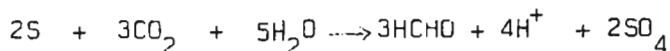
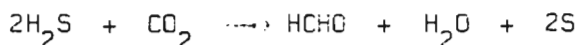
oxyde le fer ferreux et le thiosulfate

Th. denitrificans

Il est anaérobie facultatif et intéressant à connaître, parce qu'il
a un impact sur la dénitrification. En effet, si l'oxygène libre manque, il s'a-
vère capable d'utiliser les nitrates comme accepteur d'électron pour oxyder le S.



Il y a également oxydation du S en anaérobiose par les bactéries sul-
fureuses photosynthétique : Thiorhodacées et chlorobactériacées (utilisation des
sulfures comme donneurs d'électrons).



Le rôle de ces bactéries anaérobies est limité aux sols hydromorphes
(marais, rizières).

Microflore hétérotrophe

Quelques germes hétérotrophes sont aussi capables d'oxyder le S
minéral, mais le rôle majeur de cette microflore hétérotrophe est la minérali-
sation du S organique ; il existe là de très nombreux germes. aérobie ou anaéro-

bies : Bactéries des genres Protéus, Serratia, Pseudomonas, Clostridium ;
Champignons parmi les genres Aspergillus, Microsporuset même Actinomycètes.

S organique \rightarrow H₂S ou composés soufrés volatils (méthylmercaptan)
 ou des sulfates directement. (terme de sulphydrisation dans le cas des sul-
 fures produits par la minéralisation). Ex. d'études effectuées sur la minéra-
 lisation de la cystéine

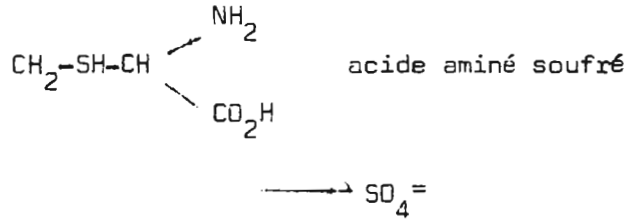
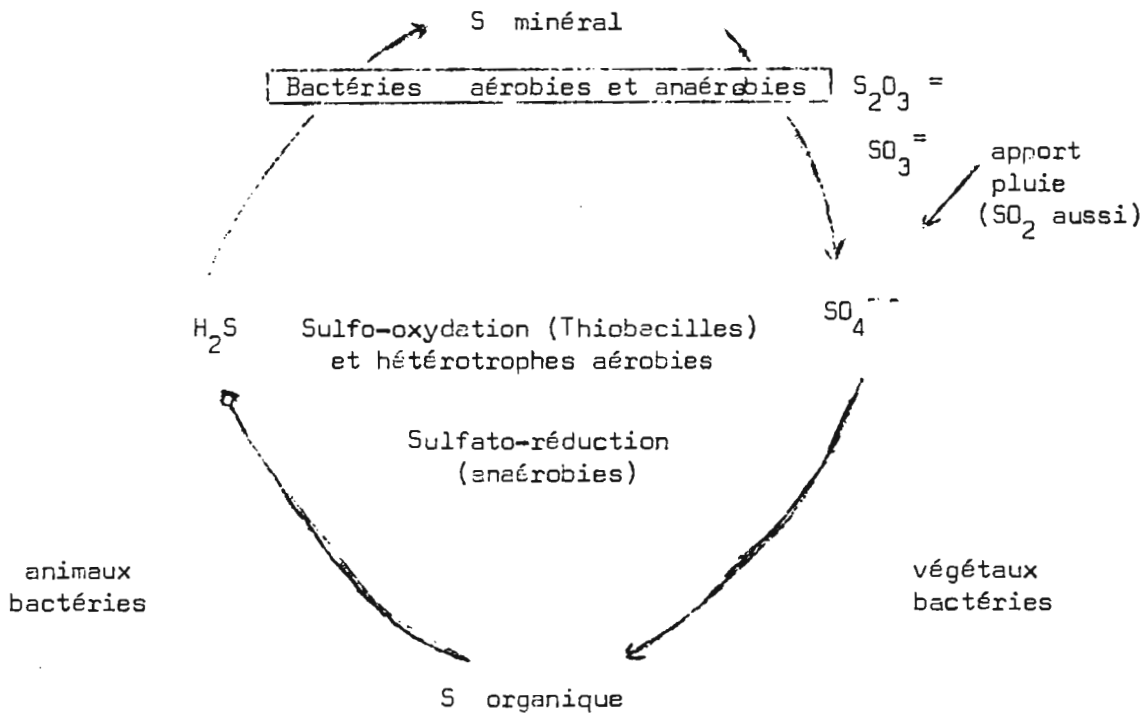


Schéma du cycle du S



Aperçu sur l'écologie de la sulfo-oxydation

L'humidité optimale est voisine de l'humidité équivalente. Les températures de 25° - 30° sont probablement les plus favorables (au-dessus l'eau est trop appauvrie en oxygène)

En ce qui concerne le pH, sa neutralité est favorable. Comme dans le cas de l'azote, le chaulage des sols acides active la minéralisation du S.

Inversement, une humidité excessive, un pH faible, un rapport $\frac{C}{S}$ supérieur à 200 favorise l'immobilisation du Soufre.

Intérêt agronomique de la sulfo-oxydation

1°) En sols sodiques, on peut apporter du S. La sulfo-oxydation abaisse le pH et l'acide sulfurique produit déplace Na. Il faut drainer pour éliminer le sulfate de Na. Si Ca manque on apporte aussi SO_4Ca .

2°) Solubilisation des phosphates tricalciques par apport de S. C'est le compostage selon le procédé Lipman.

Enfin en ce qui concerne la Géologie, la sulfo-oxydation a été utilisée pour le traitement des minerais à faible teneur (incorporation de S et perfusion lente ; récupération des éléments minéraux dans les eaux de drainage acide).

3 CYCLE DU MANGANESE

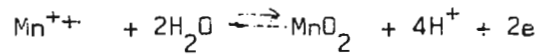
Le manganèse, bien que peu abondant, existe dans tous les tissus végétaux (généralement moins de 50 ppm). C'est un élément indispensable qui entre dans la constitution de beaucoup d'enzymes oxydantes, comme la laccase qui oxyde les phénols.

C'est un constituant indispensable d'enzymes respiratoires et d'enzymes actives dans les synthèses protéiques.

Le Mn est favorable à la Synthèse de la chlorophylle. Sa déficience dans le sol diminue la fonction chlorophyllienne.

De même que dans le cas du fer, il y a dans le sol un équilibre entre les formes manganeeuses Mn^{2+} , plus solubles, et les formes manganiques insolubles Mn^{4+} . Cet équilibre est régi par le pH, l'état d'oxydation du milieu et les activités de la microflore qui, en présence de matière organique rendent

le milieu réducteur.



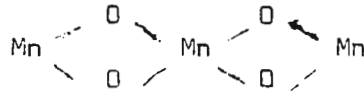
Selon les sols, les processus d'oxydation ou de réduction, soit physico-chimiques, soit biologiques, prédominent.

Les formes insolubles sont représentées par les oxydes où le Mn est tri- ou tétravalent :

MnO₂ bioxyde de Mn (pyrolusite)

Mn₂O₃ oxyde manganique ou sesquioxyde (braunite)

Mn₃O₄ (Hausmannite : MnO₂ + 2MnO)



L'ion trivalent Mn³⁺ n'est pas assimilable.

L'absorption racinaire se fait sous la forme bivalente: en solution ion Mn⁺⁺ Sel BO₄Mn (très soluble)

Le bicarbonate Mn (CO₃H)₂ est probablement assimilable (Pas MnS pratiquement insoluble - alabanite).

L'hydroxyde de Mn (OH)₂ est très légèrement soluble et sensiblement plus à pH et rH bas.

Le Mn est également assimilable sous forme ionique échangeable sur le complexe absorbant et à l'état de complexes solubles avec certaines fractions organiques (complexes ou chélates organo-métalliques).

La réaction d'équilibre est la suivante, oxydation ou réduction de nature physico-chimique ou biologique selon les conditions du milieu.



Processus biologiques de réduction (anaérobiosé) ou d'oxydation (sol aérobie) surtout entre pH 5,5 et 8,0

Processus physico-chimiques dominants :

d'oxydation si pH > 8,5 (carence Mn possible. au dessus de pH 7).

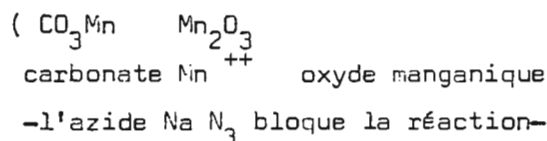
de réduction sous pH 5,5

| | | | | |
|------------------|---|-------------------|-----|-------------------|
| Réduction | : | oxyd ⁿ | : | oxyd ⁿ |
| physico-chimique | : | biologique | : | physico-chimique |
| | : | | : | |
| | | 5,5 Réduction | 8,0 | pH |
| | | biol. | | |

L'oxydation est donc favorisée quand le pH s'élève : l'optimum est entre 6,0 et 7,5, pour l'oxydation biologique ; au-dessus de pH 8, l'oxydation est surtout chimique.

La réduction, elle, est lente en sol neutre, plus rapide en sol acide et là, le cycle du soufre peut interférer avec celui du manganèse : l'oxydation du 1er abaissant le pH et favorisant la réduction du 2è.

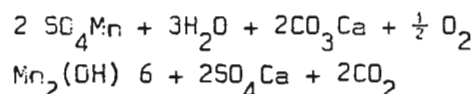
La nature biologique de l'oxydation du Mn a été mise en évidence, par Beijerinck, d'abord (1913)



ensuite par MANN et QUASTEL en 1946 par la méthode de perfusion. Les microorganismes responsables comprennent (1) des Bactéries (comme Siderobacter), Champignons et Actinomycètes parmi les hétérotrophes et (2) des Bactéries autotrophes impliquées dans le cycle du fer qui accumulent dans leur gaine du MnO₂ ou de l'hydroxyde manganique Mn₂(OH)₆ en quantité importante (fourreaux jusqu'à 24 microns x 1 cm) à côté des hydrates ferriques et semblant tirer leur énergie de l'oxydation du Mn comme de celle du fer. On peut citer des genres fréquents :

- Clonothrix
- Leptothrix (major)
- Sphaerctilus (manganifera)

Ex. de réaction par des germes autotrophes



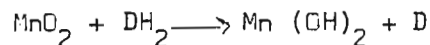
Les germes en association sont plus actifs qu'à l'état isolé comme l'ont montré BROMFIELD et STERMAN en 1950.

Dans le cas d'oxydation par des hétérotrophes, Mulder (E.G.) a montré qu'il existe des interférences Cu-Mn ; des traces de Cu stimulent fortement l'oxydation fongique du Mn (cité par Pochon p. 320)

Le genre Siderobacter (hétérotrophe) semble jouer un rôle actif dans l'oxydation biologique du Mn (Cf Bergey p.227)

En ce qui concerne la réduction des formes manganiques, on peut donc considérer que les processus physico-chimiques sont normalement prédominants en milieu acides peu aérés, cependant il y a action indirecte de la microflore puisque ces conditions sont souvent dues aux activités bactériennes en présence de matière organique. pH bas \rightarrow carence cf plus bas.

Mais le cas est connu aussi, d'une réduction biologique directe en anaérobiose, Mn^{4+} jouant le rôle d'accepteur d'électrons en présence d'un substrat carboné métabolisable, soit DH_2 (donneur d'électrons). Les microorganismes catalysent la réduction grâce à l'enzyme MnO_2 - réductase (comme Bacillus)- cf Trimble



on a signalé que des pH trop bas (< 4) peuvent entraîner des carences parce que Mn^{++} est lessivé plus vite (Thèse Dominique Rambaud, Orsay 1969 p. 145)

Au cours des processus d'altération, une partie du Mn $\rightarrow Mn(HCO_3)_2$, stable qui va enrichir la solution d'altération ; une autre partie précipite (oxyde et hydroxyde de Mn).

En résumé, retenir, d'une façon pratique que la réduction, donc la phase d'assimilation du cycle du Mn est favorisée par les 3 conditions :

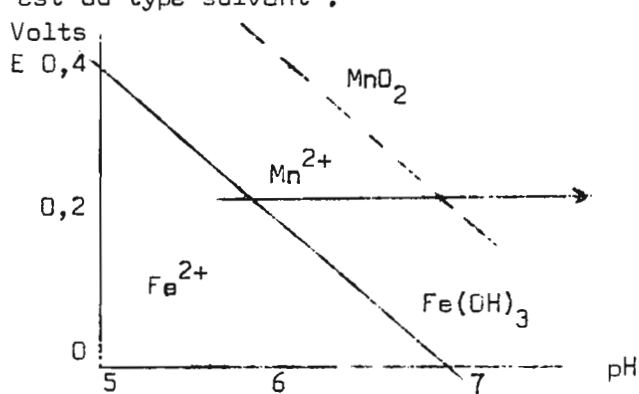
- 1) Présence de matière organique facilement métabolisable.
- 2) pH acide.
- 3) faible aération (Eh inférieur à environ 500 mv à pH 6)

L'ion Mn^{2+} (comme Fe^{2+} , d'ailleurs) présente une solubilité notable dans des conditions assez peu acides, courante dans les sols ; il peut donc se trouver fréquemment sous forme cationique. On peut comparer les seuils de réduction du Mn et du fer. Le Mn est plus facilement réduit que le fer.

| transition forme manganeuse à bioxyde de Mn ou
Fe^{2+} à $Fe(OH)_3$ | | |
|--|----|---------------|
| | pH | Eh (volts) |
| Manganèse | 6 | 0,500 |
| Fer | 5 | 0,350 à 0,200 |

Il en résulte que si un sol s'aère ou que son pH augmente c'est le fer qui précipite avant le manganèse.

Le diagramme d'équilibre entre les formes oxydées et réduites est du type suivant :



quand on augmente le pH (à E constant), on voit que c'est le fer qui précipite le 1er

Pour le Manganèse, la séparation des formes réduites et oxydées est décalée à droite par rapport au fer.

4. Phosphore

Une grande partie du P se trouve dans les sols tropicaux sous forme de composés organiques : résidus animaux ou végétaux, soit dans les composés humiques, soit dans les cellules de la microflore ou de la microfaune du sol dont le protoplasme sera minéralisé après leur mort. Dans les sols

tropicaux, les phosphates sous forme minérale sont généralement très peu abondants que ce soit sous les formes solubles de sels de Na, K, NH₄ ou insolubles de Ca, Mg ; cependant, il peut y avoir, surtout en sols ferrallitiques, riches en fer et alumine, pas mal de phosphates de fer et d'alumine qui sont insolubles.

Ainsi, on a noté dans un sol fortement ferrallitique de Côte d'Ivoire les quantités suivantes : (cité par Boyer Synthèse Fertilité sol tropicaux 1972).

| | P ₂ O ₅ mg/kg sol |
|-----------|---|
| P soluble | 0 |
| P (Al) | 17 |
| P (Ca) | 6 |
| P (Fe) | 863 |

P organique 141 mg/kg sol

Le P lié au fer, comme vous le voyez, peut devenir important dans les sols tropicaux aux faibles pH (4,5 ici). Le P, bloqué dans des concrétions ferrugineuses, est pratiquement irrécupérable si la concrétion est grosse.

En sols Diors, secs, le phosphate d'alumine n'est pas utilisé par la plante, même en présence d'humus (expérience à Bambey citée par Boyer); par contre il l'est en sols humides (Sénégal). Le phosphore est rare en sols tropicaux. L'exemple suivant montre son faible poids impliqué dans le cycle biogéochimique de l'Ecosystème sol Dior-Acacia albida (Kad) (Jung G. Sénégal Orstom)

Quantités des éléments minéraux faisant annuellement retour au sol (M.O. totale 11,5 t/ha) en

en kg/ha

| | | | | | | |
|---|-----|---|---|---|-----|----|
| : | : | : | : | : | : | : |
| : | N | : | P | : | K | : |
| : | : | : | : | : | Ca | : |
| : | : | : | : | : | : | Mg |
| : | : | : | : | : | : | : |
| : | 187 | : | 4 | : | 76 | : |
| : | : | : | : | : | 222 | : |
| : | : | : | : | : | : | 39 |
| : | : | : | : | : | : | : |

Les formes organiques les plus banales du P dans le sol sont la lecithine, la phytine, les acides nucléiques, les phospho-lipides. Ces formes organiques subissent une minéralisation biologique.

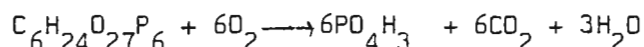
Des Bactéries et Champignons hétérotrophes très variés sont capables de libérer le phosphore sous forme de phosphates en présence des sources d'énergie disponibles de carbone et d'azote. Une partie du P, tout au moins, est minéralisée parce qu'une autre est assimilée par les cellules et sera restituée à la mort de ces cellules. Ce "cycle interne du P" constitue un volant de fertilité.

Les microorganismes, Bactéries, surtout, Pseudomonas, Micrococcus, Bacillus mycoïdes et megaterium agissent par leurs enzymes, les phosphatases, qui permettent la minéralisation du phosphore sous forme de phosphates.

Ainsi, la phosphatase dite phytase amène la déphosphorylation des 26 % du P contenu dans la phytine, substance abondante dans les résidus végétaux.

Cette phytase est classique chez A. Niger cf Mc Laren. Le P se trouve dans la phytine sous forme d'acide phytique $C_6H_{24}O_{27}P_6$ (ester hexaphosphorique de l'inositol). La phytine qui est le sel de Mg et de Ca de l'acide phytique représente 40 à 80 % en moyenne du P organique des sols (Stevenson 1964).

acide phytique



pH optimum 3 (A. Niger)

5 - 6 (plantes)

parce que la phytase des Aspergillus diffère des phytases végétales (agit à pH plus faible).

Les acides nucléiques (ARN, surtout, plus que les ADN) sont rapidement dégradés, beaucoup plus rapidement que la phytine, en orthophosphates minéraux, bases puriques et pyrimidiques. Ils ne seraient pratiquement pas protégés

par l'adsorption de la montmorillonite, contrairement à d'autres corps organiques

La lecithine est un peu plus résistante.

A côté de cette minéralisation microbienne du P organique dans le sol, il existe ce qu'on peut appeler une solubilisation microbienne des phosphates du sol.

Ces phosphates insolubles, sont lentement attaqués, solubilisés par les acides organiques issus des activités bactériennes. Les acides citrique et succinique semblent les plus efficaces. Il y a aussi l'acide 2 - ceto-glucosonique.

C'est particulièrement important dans les sols tropicaux où le phosphore, ajouté au sol par les engrais, est rapidement bloqué sous forme de phosphate de fer et d'alumine ; phosphate de fer surtout aux pH bas, d'alumine à des pH plus proches de la neutralité, vers 6,0. Au-dessus de 7, il y aurait blocage par Ca-Mg. Seule l'activité bactérienne peut remettre les formes insolubles dans le cycle végétal en sols bien drainés. Il semble que les phosphates de Ca soient surtout solubilisés par les champignons inférieurs : Penicillium, Aspergillus, Trichoderma.

En sols immergés, dans les rizières, par exemple, le P_2O_5 assimilable augmente, parce qu'en dehors de la réduction du phosphate ferrique en ferreux plus soluble, la décomposition anaérobie de la matière organique favorise la production d'acides citrique, acétique, succinique etc... qui solubilisent les phosphates.

Donc rôle important des acides organiques, mais encore des acides minéraux comme l'acide nitrique et l'acide sulfurique produits aussi par l'activité bactérienne.

- L'acide nitrique par les bactéries nitrifiantes
- L'acide sulfurique par les bactéries du soufre que nous avons vues, Thiobacillus, en particulier.
- Le gaz carbonique, acide faible mais parfois très abondant jusqu'à 1 000 fois plus concentré dans l'atmosphère du sol qu'à l'air libre.

L'action des acides produits par les activités microbiennes est plus grande s'ils sont susceptibles de séquestrer les cations : Fer, Aluminium Calcium

surtout, c'est à dire de former avec eux des complexes ou chélates. C'est le cas de l'acide 2-cétoqluconique (DUFF et WEBLEY 1959) pour les phosphates de Ca, ou de l'acide citrique pour les phosphates de Fe et Al. L'humus pourrait également former des complexes avec le fer et l'aluminium et augmenter ainsi la solubilisation des phosphates (MACURA 1966).

On peut distinguer avec DOMERGUES -"une solubilisation microbienne directe" : les germes interviennent par les acides organiques qu'ils synthétisent - et une solubilisation microbienne indirecte. Dans ce dernier cas, les germes ont alors assimilé les phosphates insolubles. Le P est immobilisé temporairement avant d'être minéralisé à la mort des cellules.

Un autre point à signaler, c'est celui où les résidus végétaux en décomposition seraient très pauvres en phosphore, moins de 2 ‰ ; les germes du sol puiseraient alors le surplus de phosphore nécessaire à leur développement dans le sol. Pour que ce phénomène de concurrence entre la plante et la microflore ne se produise pas, il faut que, dans les résidus végétaux, le rapport $\frac{C}{P}$ ne soit guère supérieur à 200, et il faut prévoir pour une bonne décomposition $\frac{C}{P}$ de la matière organique, une teneur de 2 à 3 ‰ en phosphore. $\frac{C}{P} < 200$

En fait la carence ou l'abondance relative du phosphore est liée aussi à la teneur en azote d'où l'importance d'un autre rapport à ne pas perdre de vue : le rapport $\frac{N}{P_2O_5}$ qui doit être compris entre 2 et 4 pour que les alimentations phosphorée et azotée s'équilibrent (ou $\frac{N}{P}$ compris grosso modo entre 5 et 10). Un exemple de $\frac{N}{P}$ bas (c a d excès de P) est donné par les acides nucléiques qui subissent une minéralisation rapide du P.

$$\frac{N}{P} = 1,8$$

La Lécithine (10 ‰ P) est un peu plus résistante.

La Phytine, elle est minéralisée beaucoup plus difficilement ; les phytates de Fe et d'Al sont très peu solubles ; de Ca, un peu plus solubles - c'est pourquoi le chaulage en élevant le pH peut augmenter la minéralisation du P.

Ecologie de la minéralisation du P organique

Les exigences ne sont pas très strictes parce qu'un très grand nombre d'espèces sont impliquées dans les processus.

pH

La neutralité ou pH > 7 semble favorable (cf phytate Ca plus soluble).

Température

En sols tropicaux, on peut penser à une adaptation des germes aux températures élevées.

La température la plus favorable à la minéralisation de la fraction organique du Phosphore est assez élevée : KALPAGE le situe vers 40° dans les sols sous arbres à caoutchouc de Ceylan (Jl. Ind. Soc. Soil, June 1970 p. 133).

Hydromorphie

L'anaérobiose produit des acides organiques d'où effet favorable.

Matière organique

Favorable si $\frac{C}{P} < 200$.

D'après Tardieux et Roche (1966)

| | |
|---------------------------|-----------|
| MD humifiée sans effet | } sur sol |
| MD fraîche très favorable | |

Effet rhizosphérique

La microflore solubilisant ces phosphates est souvent stimulée dans la rhizosphère, mais pas plus que les autres groupes de germes.

De toutes façons son rôle est relativement accru puisque les phosphates solubilisés sont là immédiatement absorbables au contact des racines.

Des équipes de chercheurs anglais mettent actuellement en lumière le rôle important des mycorrhizes pour l'absorption du P (augmentation du volume exploré notamment). (Mycorrhize = Endogone).

Remarque sur la rareté du P dans les sols

Elle est reflétée par le

Coefficient d'absorption biologique = teneur moyenne de l'élément dans les cendres des plantes terrestres divisée par

abondance de l'élément dans la lithosphère
(cf Géochemistry of epigenesis. A.I. Perel'man 1967
Plenum Press N.Y.)

Ce rapport est très fort pour P, Cl, S
moyen pour : Si, Fe, Cu, Ni
Faible pour Al.

P = 1,18 ‰ dans la croute terrestre.

S moitié environ.

PLAN III^e PARTIE

MICROORGANISMES ET MATIÈRE ORGANIQUE DU SOL

1 - Aperçu sur le cycle du carbone

- a) Grandes lignes du cycle du C. b) Photosynthèse et productivité. c) Minéralisation de la Matière organique
1)- Cellulose 2)- Ligninolyse.

2 - Processus d'humification sur l'angle microbiologique

- a) Rappel des différentes fractions de l'humus. Structure
b) Les 3 processus d'humification :
 1) voie de la lignine
 2) voie microbienne proprement dite
 3) Humification directe (parfois qualifiée de non biologique)
c) Facteurs de l'environnement
 1) Nature des résidus végétaux
 2) Aération
 3) pH
 4) Nature et quantités des argiles, des cations
 5) Type de microflore

3 - Deshumification

- a) micro-organismes de la deshumification
b) deshumification enzymatique
c) facteurs de la deshumification
1) Apport de M.C. fraîche
2) Facteur rhizosphère

4 - Stabilisation de la Matière organique

A. Stabilisation intrinsèque

- a) récalcitrance
b) Stabilisation par complexation
 polymérisation, enrobage, acidité

B. Stabilisation extrinsèque

- a) Inhibition microbienne
 empêchement biologique
 empêchement biologique
 empêchement biologique
b) Inhibition des enzymes du sol

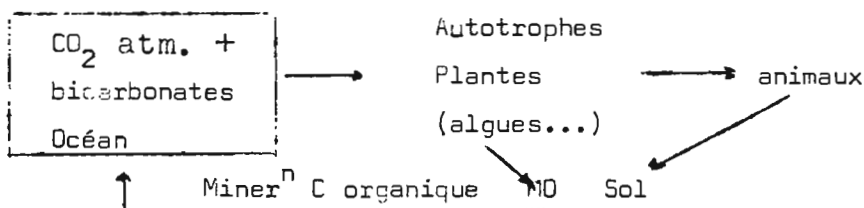
C. C o n c l u s i o n

MICRO-ORGANISMES ET MATIERE ORGANIQUE DU SOL

- 1 - Aperçu sur le cycle du carbone
- 2 - Processus d'humification sous l'angle microbiologique
- 3 - Deshumification
- 4 - Stabilisation de la matière organique.

Aperçu sur le cycle du Carbone

a - On peut retracer rapidement les grandes lignes du cycle c



On peut faire 2 remarques : la respiration des plantes et des animaux retourne du CO₂ dans l'atmosphère ; la fixation de CO₂ peut-être effectuée par quelques hétérotrophes (divers germes du sol, champignons signalés récemment).

b - Photosynthèse et productivité

L'intensité de la photosynthèse se traduit par ce qu'on appelle la productivité.

La productivité c'est la vitesse de stockage de l'énergie solaire dans un écosystème (énergie solaire : 2 petites calories/cm²/minute)

On distingue la PRODUCTIVITE PRIMAIRE BRUTE, c'est la fixation totale du carbone.

La productivité primaire nette tient compte de la perte de C par la respiration. C'est cette dernière qui nous intéresse. Elle varie beaucoup selon les sols, les climats...

On l'exprime en poids de C/m² et par jour

24 mg zone arctique ;

elle atteint 7g et même 33g en régions tropicales

dans le cas de système photosynthétique très actif (canne à sucre cf rendement > 10t sucre ha.)

c - Minéralisation

La minéralisation des résidus végétaux et animaux est le fait des micro-organismes. Sans eux on arriverait à un épuisement du CO₂ atmosphérique (dans les conditions naturelles)

La photosynthèse utilise environ 1/7 par an du stock de CO₂.

L'équilibre entre la fixation et le dégagement du CO₂ est souvent mal respecté en région tropicale (excédent de minéralisation). Au cours des ères géologiques il y a eu excédent de fixation (atmosphère très riche en CO₂). On se limitera à 2 exemples de minéralisation :

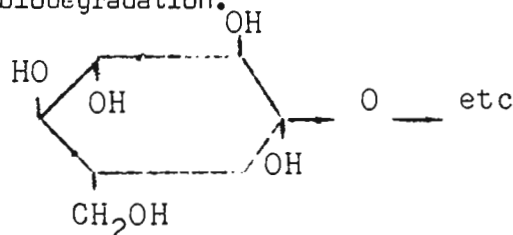
- 1) Celle de la cellulose
- 2) Celle de la lignine.

1) LA CELLULOSE

La cellulose est un polysaccharide végétal très commun qui représente en moyenne environ 40 % des résidus végétaux (40 % paille céréales
90 % fibre coton).

Or, elle disparaît en grande partie dans la matière organique humifiée (sauf en tourbières, dans certains sols forestiers).

Elle présente une structure en chaîne (d'unités glucopyranose réunies par des liaisons glucosidiques). Chaînes constituées en fibrilles. Il se produit plusieurs étapes dans la biodégradation.



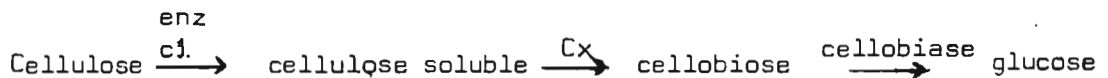
Les premiers groupes de micro-organismes (doués des enzymes CELLULASES, dites C₁, rompent les chaînes de cellulose en morceaux plus courts constituant alors une cellulose soluble (par hydrolyse ou peut-être oxydation).

La poursuite de l'hydrolyse par le Complexe enzymatique de diverses celluloses

dites C_x

aboutit à la cellobiose (rupture de nouvelles chaînes glucosidiques), puis au glucose (action de la cellobiase)

En résumé



Certains germes possèdent dans leur équipement enzymatique l'ensemble de toutes les enzymes permettant d'aller jusqu'au glucose. Ce sont les cellulolytiques vrais

Les cellulolytiques secondaires n'effectuent qu'une partie des transformations, mais leurs associations permettent d'aboutir au terme glucose.

On distingue 1) une microflore cellulolytique aérobie

2) une microflore cellulolytique anaérobie.

1) - Dans la première, les représentants les plus connus sont les cytophaga ; ce sont des myxobactéries (cellules rampantes recouvrant une surface par une couche de mucus sur lequel elles reposent ; on les compte sur silico-gel-papier) (source de N = nitrate)

Ce sont surtout des germes mésophiles (optimum vers 30°) qui sont assez tolérants vis-à-vis de l'acidité.

Parmi les champignons, les Basidiomycètes comprennent de nombreuses espèces à pouvoir cellulolytique actif, (attaquant en même temps la lignine (action moins rapide que les myxobactéries, mais répartition plus vaste).

Les trichoderma (viride etc..) sont aussi très répandus.

Les Actinomycetes sont intéressants parce qu'ils se signalent par leur grande résistance à la sécheresse (rôle relativement plus grand en sols tropicaux à saisons alternées). Il semble que la dégradation dans certains sols (acidification par le sulfate d'Ammoniaque) s'accompagne d'une prédominance de la flore cellulolytique fongique. (à Bambej, Sepa, fonte de Somis).

2) - Microflore anaérobie

Elle intervient sous r.H de 9,3 (Pochon et Tchan 1947). Elle est moins active que la cellulolyse aérobie.

Les Clostridium et Plectridium sont les principaux représentants (ils comptent des cellulolytiques thermophiles -50 à 65°-). (Pas de champignons ici) Ces germes se rencontrent aussi dans la microflore intestinale des ruminants et ils leur permettent l'assimilation de la cellulose.

Dans les sols, on a insisté (Pochon) sur leur association probable avec le

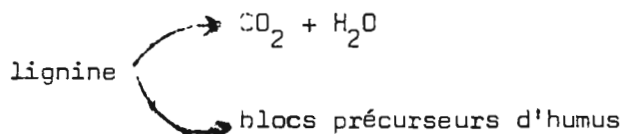
fixateurs d'azote anaérobies.

La décomposition moins rapide en anaérobiose est le point de vue classique. Cependant, on connaît des cas de disparition très rapide de la M O en immersion (eaux aérées ?). Egalement apport M O plus fort en sols hydro-morphes ou palustres

2) LIGNINOLYTIQUES

La lignine est un polymère aromatique dont la maille est un phénylpropane (C_6C_3) diversement substitué. On reviendra plus tard sur sa dégradation qui comporte 2 types de décomposition :

- Une décomposition totale
- Une décomposition partielle.



Ces blocs précurseurs de l'humus nous amènent à l'examen de notre 2^e point, celui de l'humification. Une image est parfois citée et qui reflète assez bien la synthèse de l'humus : ces blocs issus de la lignine constituant les briques de l'édifice humus, alors que la cellulose fournit l'énergie par sa décomposition aboutissant aux sucres $CO_2 + H_2O$. On verra que ça n'est pas tout-à-fait exact parce que en présence de cellulose seule, beaucoup de germes sont capables de former de l'humus.

Humification

a) Rappel des différentes fractions de l'humus

On peut tout d'abord donner une définition de la Matière organique (M O) du sol.

On peut y distinguer 3 composantes :

- * la M.O. fraîche sensu stricto,
- * la M.O. labile (qui n'est pas humifiée)
- * la M.O. humifiée (humus sensu stricto)

Les deux premières composantes sont souvent appelées M.O. fraîche (au sens large).

Les deux dernières Humus sensu lato.

La M.O. fraîche (é) comprend les microbes, les exsudats racinaires les feuilles tombées, fleurs, bois, fruits (cf portion importante fleurs et fruits-

gousses-d'Acacia albida-Kad). Quand on dose le C du sol, on tamise, on élimine les racines, feuilles fraîches etc. L'analyse ne reflète pas la totalité du sol.

La deuxième composante, partie labile non humifiée, c'est la fraction légère séparée par densimétrie (peu ou pas de liaison à l'argile).

La MO humifiée (C) est constituée des acides humiques, fulviques. C'est une fraction colloïdale.

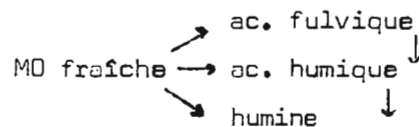
L'humine est le résidu à la suite de traitements extractifs, cad la forme non extractible de la MO.

Le poids moléculaire augmente des acides fulviques à l'humine.

Sous Pin, par exemple, Bruckert et Jacquin (1971)-Bull Nancy (juin p. 34) signalent les acides fulviques sous

pm < 6 000
les humiques " < 20 000 Extrêmes 3 000 à 300 000.

Il y a des fractions hypercondensées d'humine très résistante, en équilibre avec des fractions biodégradables.



La MO fraîche par biodégradation peut passer assez vite à l'humine (directement, outre les passages verticaux)

Composition des substances humiques :

| | |
|---|-----------|
| C | 45 à 65 % |
| O | 30 à 48 % |
| N | 2 à 6 % |
| H | 5 % |

avec de nombreux groupes réactifs :

| | | |
|---------------------|-----------|------------------------------|
| - CO ₂ H | carboxyle | -OH |
| - NH ₂ | amine | -O-CH ₃ méthoxyle |
| >C = O | carbonyle | |

Les radicaux C = O et CO₂H → acidité.

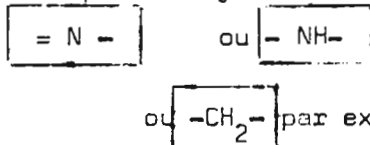
Beaucoup de composantes de l'humus sont sensibles à l'oxydation

(d'où extraction parfois effectuée en atmosphère N) et leur hydrolyse fournit des phénols.

Structure de l'humus (très schématisée)

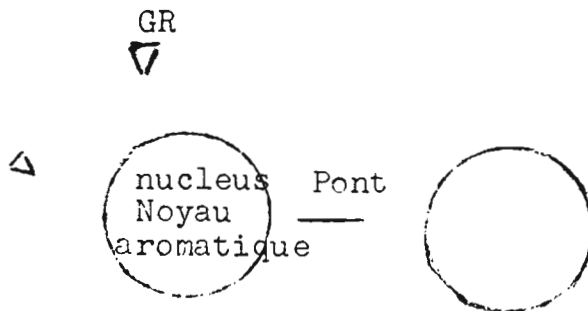
Dans les molécules d'humus, on considère qu'il y a un noyau de base, un nucléus.

Ces nucléus, qui sont des noyaux aromatiques, semblent reliés et groupés dans des unités structurales par des systèmes de ponts : liaisons



On pense que ces nucléus sont constitués de noyaux benzéniques (ou phénoliques, ou quinoniques, ou même hétérocycliques).

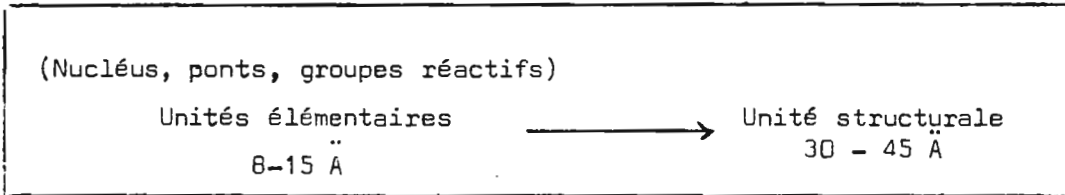
Sont fixés sur les nucléus des groupes réactifs (cf. plus haut) qui confèrent à l'humus ses propriétés.



L'azote pourrait faire partie intégrante des nucléus (hétérocycle) ou se présenter comme chaînes latérales d'acides aminés. On parle aussi de contamination des nucléus par l'atome N.

D'après Pauli F.W. 1967 (Soil Fertility, Hilger, London) une unité structurale d'humus, 30-45 angstroms comprend quelques nucléus liés entre-eux par les ponts et fixant divers groupes réactifs.

Les micelles d'humus (300-400 A environ = 1/30 μ) sont des agglomérats d'unités structurales.



Agglomérats d'unités structurales ou micelle d'humus
300 - 400 Å

$$1 \text{ Å} = 10^{-4} \text{ micron}$$

$$10 \text{ Å} = 1 \text{ } \mu$$

On va voir maintenant le rôle des micro-organismes dans les 3 processus d'humification.

- 1) Voie de la lignine
- 2) Voie microbienne proprement dite
- 3) Humification directe

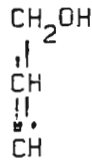
(le qualificatif de non biologique n'étant pas entièrement exact).

1) VOIE DE LA LIGNINE

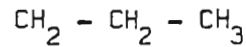
Dans la nature, la lignine est moins abondante que la cellulose : il existe environ 60 parties de lignine pour 100 de cellulose.

La lignine est un polymère de composés phénoliques en C₆, avec des chaînes C₃.

Les monomères, ou mailles, sont des unités phényl propane avec diverses substitutions, par exemple :



ou

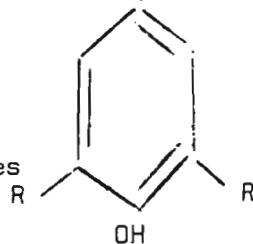


OH

par exemple. En chaînes latérales, il y a des groupements méthoxyles abondants (OCH₃) de 15 à 20 %. Le poids moléculaire est as-

m 8 à 10 000

groupements méthoxyles abondants en chaînes latérales



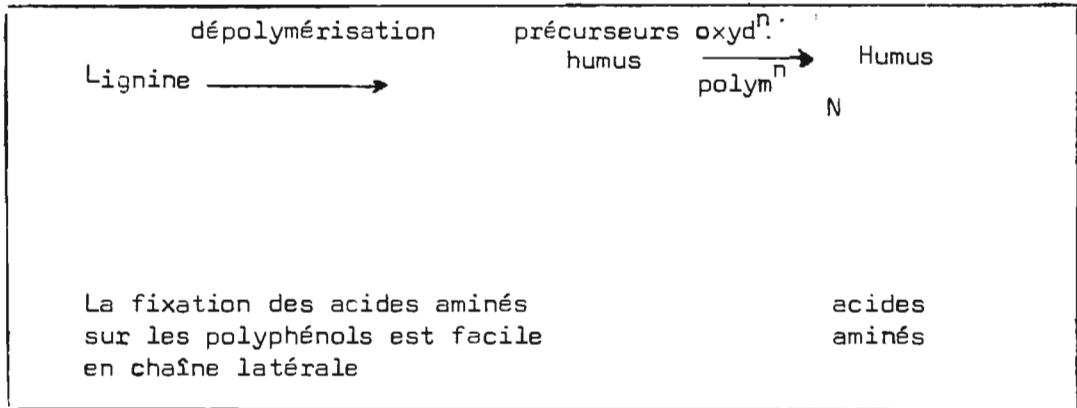
Dépolymérisation

sez élevé (8 000 à 10 000) peut-être). Certains microorganismes sont capables de dépolymériser la lignine en ses unités (monomères) qui constituent des précurseurs de l'humus.

Oxydation

Ensuite, il y a oxydation, puis polymérisation en substances brunes ou sombres (condensation avec N)

Polymérisation



Basidiomycètes

Le clivage et les processus oxydatifs sous l'action d'enzymes oxydases (laccase) sont réalisés par certains Basidiomycètes.

Certains ne font que dépolymériser.

D'autres poussent la dégradation trop loin jusqu'à CO₂ et H₂O.

Il faut une action ménagée, un équilibre pour arriver à une bonne humification.

D'après Toutain (Nancy) Bull. Inst.) XIV, 1, 1972, les 3/4 de l'humine dans un sol brun, sous Hêtre (Est France) semblent hérites directement de la lignine.

1/4 résulterait d'une maturation biochimique (polymérisation et liaisons avec Fe ou avec argile.)

Rôle faible des Bactéries

Dans cette biodégradation de la lignine, les Bactéries jouent un rôle faible à côté des champignons beaucoup plus actifs. Il y a eu de nombreuses études sur divers genres fongiques responsables de divers types de pourriture du bois.

POURRITURES MOLLES

POURRITURES BRUNES

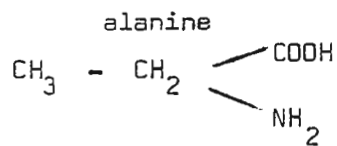
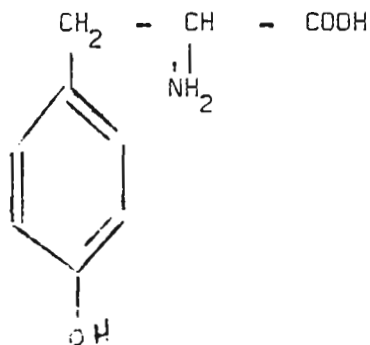
POURRITURES BLANCHES

AU TOTAL, il se déroule simultanément des processus d'origine microbienne, d'origine enzymatique (catalysant les oxydations) et d'origine chimique (condensation polymérisation).

Modèles simplifiés

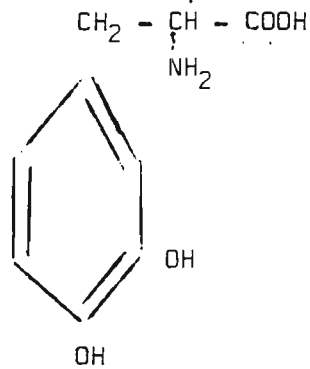
On a essayé de saisir ces processus à partir de modèles simplifiés.

Celui de la tyrosine par exemple, c'est un composé phénolique (4 - hydroxy-phényl-alanine ou acide para-oxyphényl amino propionique) existant dans la corne,



Il y a oxydation en 3/4 dihydroxy phényl alanine ou Di Oxy Phényl Alanine = DOPA sous l'action d'une enzyme microbienne, la tyrosinase.

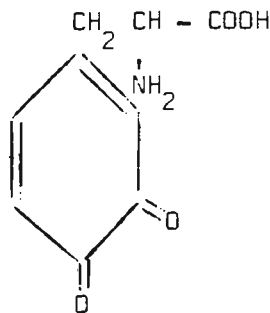
DOPA



Ensuite, par oxydation chimique, cette fois, on passe à un composé

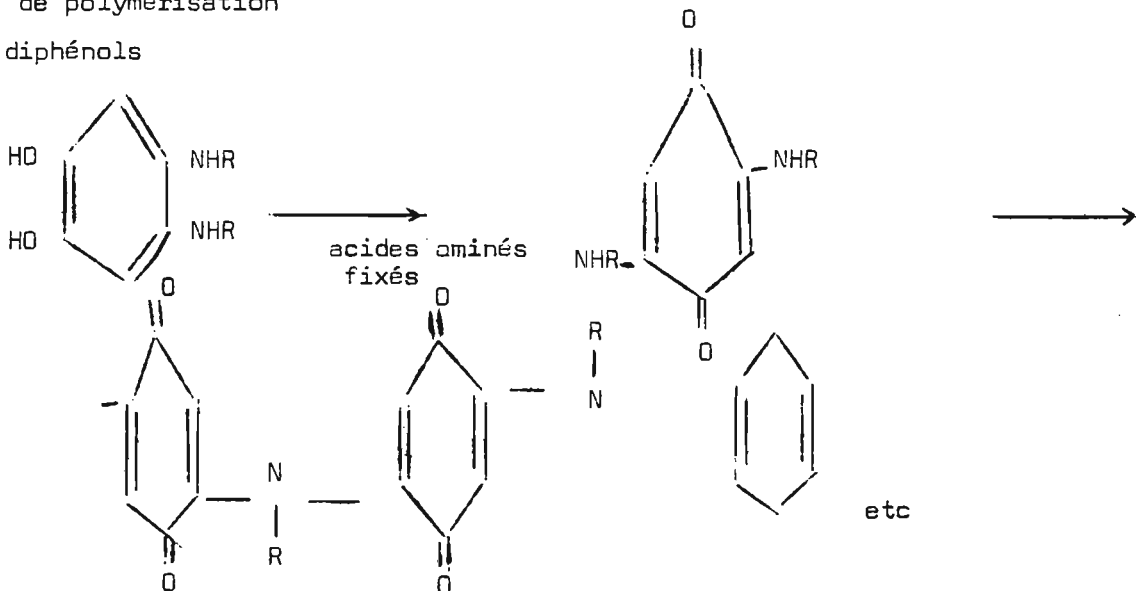
noirâtre

avec
apparition de
quinones



Il se produit des polymérisations, comme on peut le voir avec les diphénols (semblant favorisés par les alternatives d'humidité et de sécheresse cf. humus moins évolués en régions tropicales humides)

Ex. de polymérisation
de diphénols

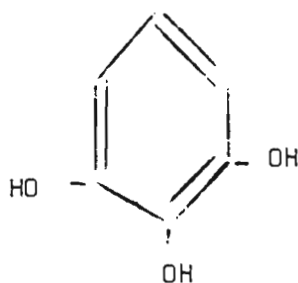


Les polymères sont beaucoup plus résistants à la biodégradation. Les enzymes comme la Tyrosinase sont répandues dans les végétaux, champignons, bactéries, actinomycètes. Les microorganismes sont donc intervenus à deux stades : dépolymérisation et oxydation par les enzymes.

2) VOIE MICROBIENNE DIRECTE

En dehors de la dégradation de tout composé aromatique, les microorganismes sont capables de synthétiser des précurseurs de composés humiques (diphénols, triphénols) à partir de substances assez simples.

ex : glucose + asparagine \longrightarrow composés humiques



Epicoccum nigrum

Ainsi, le champignon Epicoccum nigrum cultivé sur asparagine et glucose

\longrightarrow 2 à 6 g acides humiques

En 5 - 6 semaines pour 15 litres de culture.

Les Aspergillus aussi sont actifs (Moniliaceae). On a comparé la capacité d'échange ^T de ces humus avec celle des humus des sols.

| | T |
|-------------------------|--------------|
| Humus sol | 200 me/100 g |
| <u>Epicoccum nigrum</u> | 300 me/100 g |
| <u>A. Niger</u> | 240 |
| Autres champignons | 180 à 212 |

L'azotobacter chroococcum produit aussi des substances humiques (Etudes par le Dr Pochon et ses élèves). Apparition de diphénols (comme la pyrocatéchine (= orthodiphénol C_6H_4 $\begin{matrix} \text{OH} \\ \diagup \\ \text{OH} \end{matrix}$), quinone (résultant de la deshydrogénation du paradiphénol ou hydroquinone. Il y a ensuite des processus de polymérisation.

3) HUMIFICATION DIRECTE

Elle est appelée à tort abiologique, mais on aurait dû dire amicrobiologique. Ce sont les plantes en réalité qui interviennent et non les microbes.

Les feuilles contiennent des composés phénoliques qui s'oxydent par les enzymes d'origine végétale. Jacquin et Mangenot (1966), Metche (1968) ont montré qu'il y a condensation oxydative de composés phénoliques et de substances azotées sous l'influence des enzymes de la plante.

Les composés humiques produits sont très voisins de ceux du sol.

Il existe également des processus de tannage des protéines par les tannins végétaux.

Ils forment des complexes (stables) avec les protéines et leur toxicité vis-à-vis des actions enzymatiques doit contribuer à renforcer la stabilité de ces composés comportant des fonctions phénols et des protéines.

Pour conclure sur ces processus d'humification, retenons que les 2 principales voies sont les 2 premières :

- la voie de la lignine
- et la voie microbienne.

l'azote est incorporé dans l'humus, semble-t-il, par des chaînes d'acides aminés fixées sur les nucléus (et peut-être aussi des protéines).

C) Facteurs de l'environnement

- 1 Nature des résidus végétaux
- 2 Aération
- 3 pH
- 4 Nature et quantité des argiles, des cations
- 5 Types de microflore.

†) NATURE DES RESIDUS VEGETAUX

Elle influe considérablement sur les processus d'humification surtout par sa teneur en lignine, parce que la lignine fournit, comme on l'a vu, des pré-curseurs d'humus (cf foret).

On peut insister aussi sur l'équilibre chimique dans les résidus végétaux entre les éléments nutritifs.

cf C : 100 N : 10 P et S1 S'il y a une carence en un élément, il joue le rôle de facteur limitant.

2) AERATION

Pour une bonne humification, l'aération ne doit pas être trop forte. L'humification est microaérophile. On sait qu'une légère anaérobiose augmente la production d'acides aminés.

3) pH

Peu d'indication. Cependant s'il y a présence de bases, l'humification est plus poussée parce que des composés plus résistants à la dégradation sont formés.

4) ARGILE

Elles amènent une stabilisation de la MO, surtout dans le cas de la montmorillonite et de l'allophane (argile des andosols). Il semble aussi que les phénomènes d'oxydation et de condensation puissent être favorisés en présence d'argile.

5) TYPES DE MICROFLORES

On dispose d'assez peu de renseignement. Des germes actifs se trouvent aussi bien parmi les Bactéries et Actinomyètes que parmi les champignons. On ne peut conclure à une efficacité plus grande des microflores bactériennes que fongiques. On peut évoquer ici le rôle très favorable des vers de terre vis-à-vis de l'humification (mélange intime MO-argile, dilacération, fragmentation des débris... humification bactérienne plus complète)

3 - Deshumification

a) micro-organisme de la deshumification

Les micro-organismes interviennent aussi pour dégrader l'humus. Il s'agit surtout de la microflore autochtone (au sens de Winogradsky [≠] Zymogène). Selon les sols, la résistance de l'humus à la biodégradation est variable. On a pu mettre la microflore deshumifiante en évidence par diverses expériences. Cf Didier de St Amand :

décoloration des humus par une bactérie et un actinomycète (gélose + humus en boîte de Pétri).

D'autres expériences ont fait intervenir des champignons, Basidiomycètes en particulier.

Les Actinomycètes sont connus comme déshumifiants caractéristiques des humus très évolués.

Il se produit une ouverture du noyau benzénique et la minéralisation de l'humus aboutit à CO_2 et H_2O .

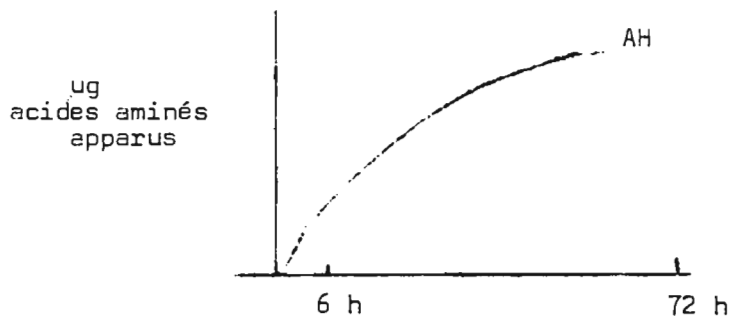
Il est probable (Alexandrova 1953) que la deshumification se produit sous l'action de populations complexes, d'associations microbiennes qui sont seules capables de posséder les enzymes indispensables à la rupture des nombreuses liaisons dans la molécule d'acide humique.

En région tropicale, la microflore déshumifiante peut être trop active

b) Deshumification enzymatique

Il existe aussi une deshumification enzymatique. Ainsi on signale des enzymes du sol qui peuvent libérer les chaînes aminées (ainsi une protéase produit une coupure après 6h de contact avec des humus.

Ex. de libération physico-chimique d'acides aminés à partir de l'humus in vitro



c) Facteurs de la deshumification

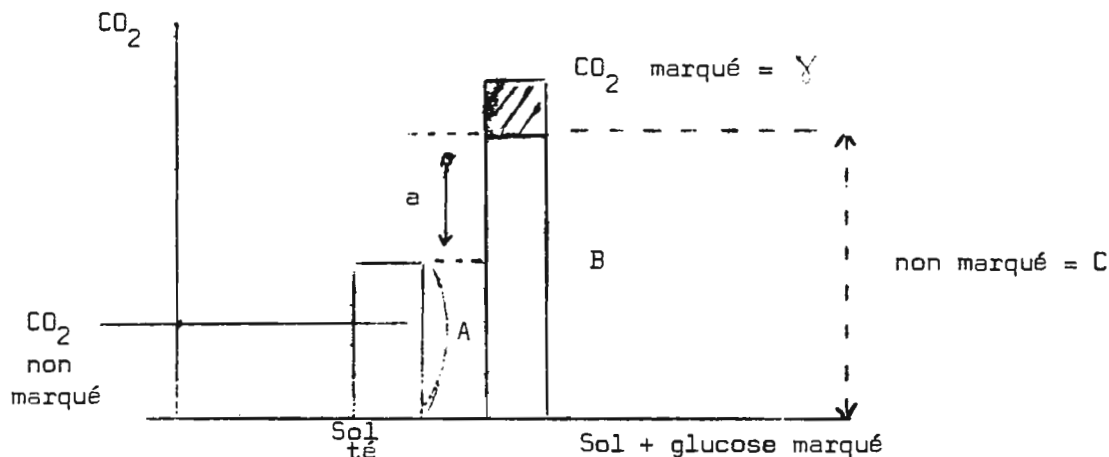
- 1) apport de MO fraîche
- 2) facteur rhizosphère

1) MO Fraîche

On constate souvent que l'apport de MO fraîche provoque une dégradation accélérée de la MO originelle du sol.

(priming effect ou effet d'activation)

on le met en évidence par le carbone marqué



Le dégagement total de CO_2 (B) est plus grand que celui du té (A) + γ (CO_2 marqué).

$$B = C + \gamma$$

$$B > A + \gamma$$

Activation $\frac{C}{A}$ (5-10 %)

$$\text{Activation} = a = B - A \quad \gamma$$

ou $\frac{C}{A}$ de l'ordre de 5 - 10% en général.

Ce phénomène peut-être important sur le plan agronomique et peut expliquer qu'un sol après engrais vert puisse être retrouvé plus pauvre qu'avant en MO.

2) Facteur rhizosphère

Il se produit, semble-t-il dans la rhizosphère une stimulation de la deshumification.

On peut penser à un effet d'activation par les exsudats racinaires.

4 - Stabilisation de la Matière organique

On peut distinguer 2 types de processus de stabilisation :

A - Stabilisation intrinsèque

a) récalcitrance

b) stabilisation par complexation

polymérisation, enrobage, acidité.

B - Stabilisation extrinsèque

a) Inhibition microbienne

empêchement physique

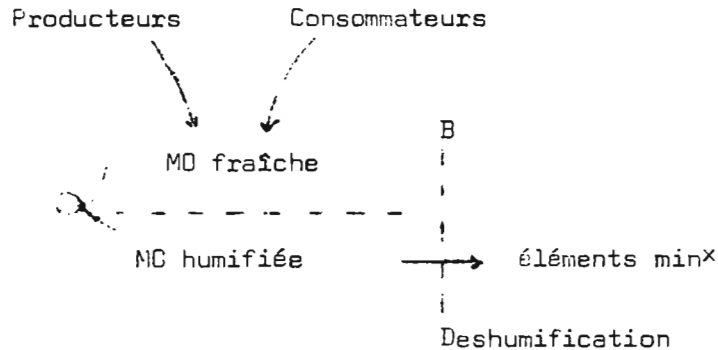
" chimique

" biologique

b) inhibition des enzymes du sol

c - c o n c l u s i o n

Le schéma du fonctionnement de l'Ecosystème Sol-Plante



nous montre que l'équilibre humique des sols est régulé à 2 niveaux (1) passage MO fraîche à MO humifiée.

(2) Stabilité de la fraction humique formée.

Il semble exister dans le sol un paradoxe.

La MO du sol paraît très résistante alors que la MO ajoutée se dégrade tout de suite (caseïne...)

On peut citer une expérience récente de Mayaudon, spécialiste belge de l'humification (Louvain). Il prend comme modèle la biodégradation d'un mélange de 2 acides phénols = acide vanillique
acide férulique (cinnamique, cf. cannelle)

(C marqué)

Il suit la dégradation 1) dans le sol

2) en milieu liquide.

(Fomes)
en faisant agir 2 champignons)
(Polyporus)

Il s'aperçoit que dans le sol la décomposition est beaucoup plus lente que dans le milieu liquide, même si elle démarre un peu plus vite.

| | | | |
|-----------------|---------|------|------|
| | | | |
| | | 5j | 30j |
| acides restants | liquide | 20 % | 67 % |
| | sol | <20% | 84 % |

Disons tout de suite que dans le sol, un facteur important de stabilisation est l'argile. Elle diminue les activités microbiennes.

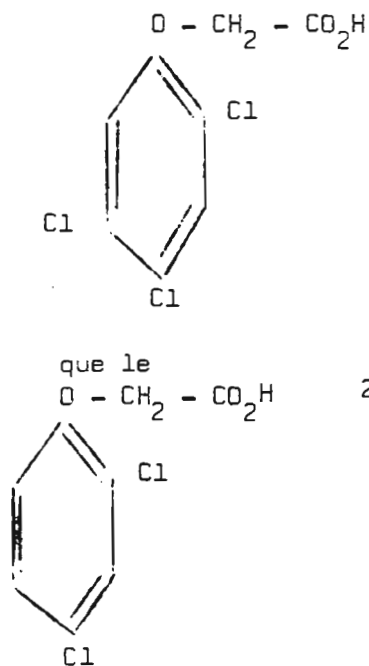
A Stabilisation intrinsèque

a) Récalcitrance C'est la stabilité propre de la MO fraîche ou humifiée. Elle pourrait avoir une structure moléculaire telle qu'il n'existe pas de micro-organismes doués des enzymes capables de l'attaquer.

C'est ce qu'on appelle la RECALCITRANCE (terme d'Alexander). Il n'y a donc pas d'infaillibilité microbienne comme on aurait pu le penser à priori.

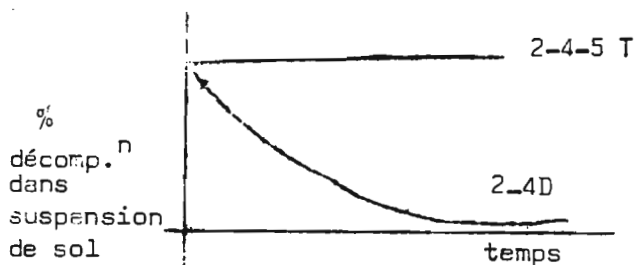
La récalcitrance d'un composé peut résulter d'une variation minime dans sa forme chimique par rapport à un composé labile et plus fragile. Cette microvariation peut suffire à rendre la biodégradation très difficile.

Ex. d'un composé phénoxy-acétique



2-4D

c'est l'herbicide 2-4-5 T
 défoliant également.
 Il est très résistant, beaucoup plus



Le D D T a une rémanence considérable qui peut se prolonger plus de 10 ans.

Les substances qui ne se décomposent pas sont considérées comme polluantes. La législation actuelle tend à les interdire (pollution de nappes phréatiques, d'aliments).

Il existe aussi quelques produits naturels très résistants (ciras, lignine, divers phénols).

On peut considérer comme un cas de stabilisation intrinsèque, la présence dans les résidus végétaux de composés inhibiteurs des activités microbiennes (huiles essentielles...)

b) Stabilisation par complexation, polymérisation, enrobage, acidification

Ces processus peuvent expliquer en grande partie la biodégradation relativement lente de l'humus.

On vient de voir la résistance des phénols.

Présents dans le sol sous forme de résidu de lignine en chaînes polyphénoliques, ils peuvent fixer des acides aminés pour former ce qu'on appelle :

LE COMPLEXE ACIDES AMINÉS - LIGNINE

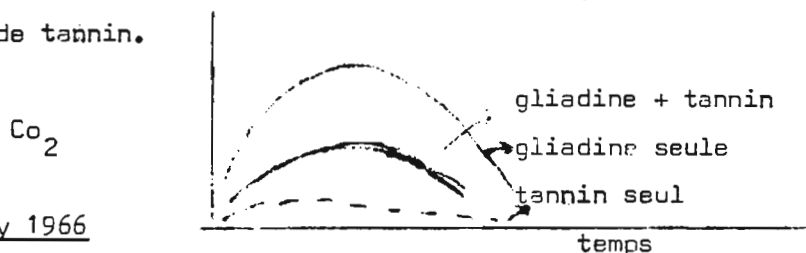
Il existe un autre complexe, très résistant aussi, qui se forme entre la phytine et l'humus :

LE COMPLEXE PHYTINE-HUMUS

Rappelons aussi, la protection des protéines par les tannins, on parle du

TANNAGE DES PROTEINES

Graphique montrant le ralentissement de la biodégradation de la gliadine en présence de tannin.

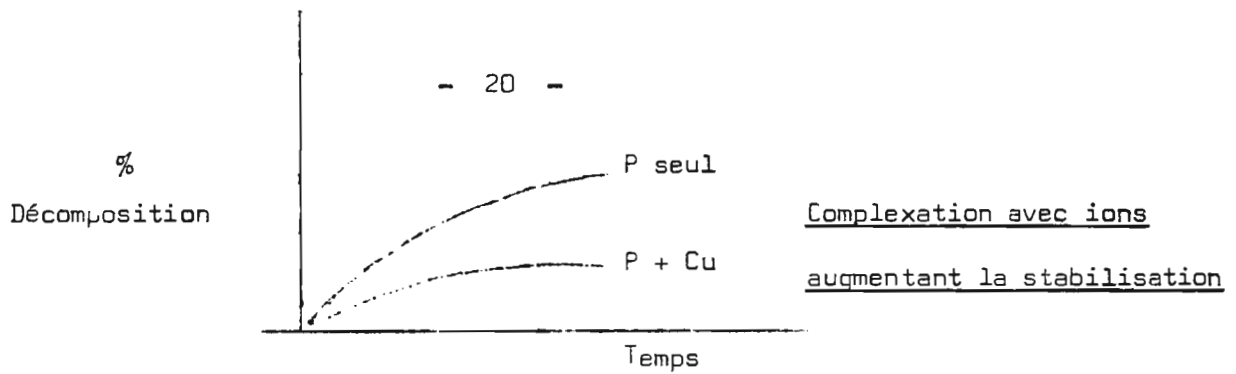


Exp. de
Basaraba, J et Starkey 1966

Effect of plant tannins
on decomposition of
organic substances

Soils à 101(11)
(Documents p.40)

La complexation avec différents ions augmente aussi la stabilisation.



Décomposition d'un
polysaccharide (gomme microbienne) = P

Autres mécanismes de stabilisation

La polymérisation diminue le nombre de sites d'attaque par la microflore.

L'enrobage amène une protection (ex cellulose, fragile, enrobée par la lignine)

Incrustation = c'est l'infiltration de certains composés minéraux (silicification).

Calcification

par ex : amenant la conservation des bois.

Acidité : certains résidus végétaux sont acides : Filaos, Eucalyptus, et se décomposent moins bien. (cf. humus acide des podsoles).

B - STABILISATION EXTRINSEQUE

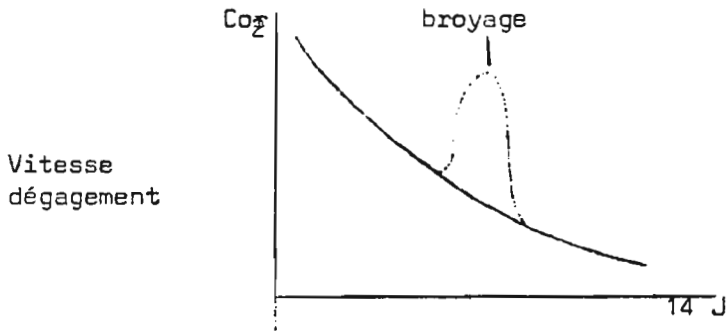
a) Inhibition microbienne

Il peut y avoir dans le sol de nombreux facteurs défavorables aux activités microbiennes.

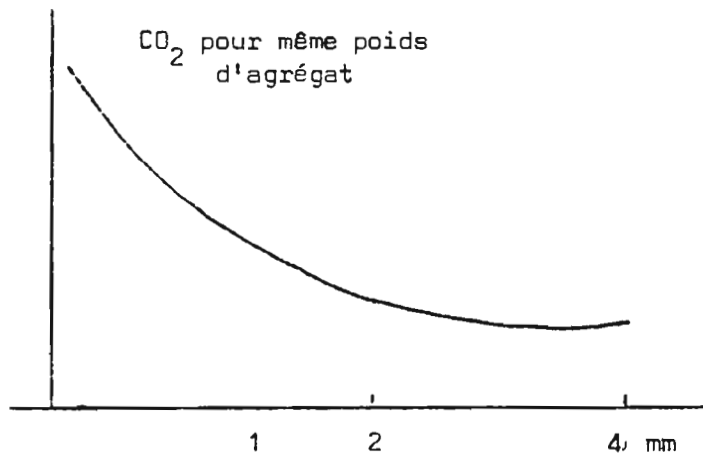
facteurs physiques

Les espaces lacunaires entre les agrégats peuvent être trop étroits pour laisser pénétrer les microorganismes (si pore plus petit que 1/10 micron)

La MO ainsi protégée n'est plus biodégradable. La dimension trop grande des agrégats bloque la microflore. Si on broie le sol, le dégagement de CO₂ augmente.



La minéralisation du C et du N est fonction de la taille des agrégats



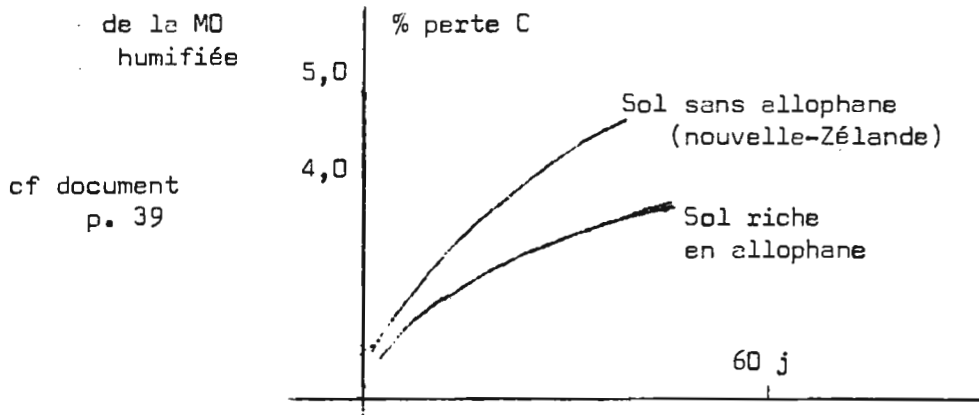
Très important aussi est le rôle des argiles.

La MO liée aux argiles se décompose moins vite.

kaolinite faible protection

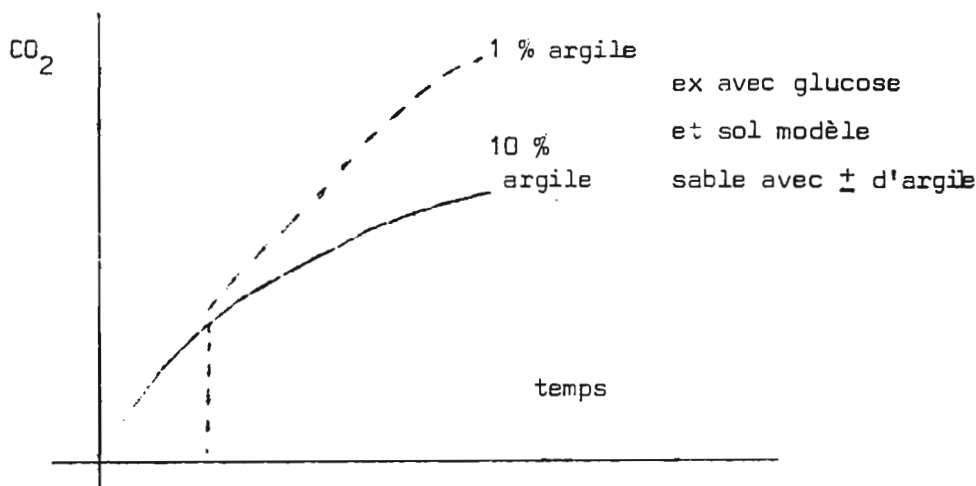
Montmorillonite et surtout allophane : forte protection

Ex. Broadbent F.E. 1964 Soil Sci. 98 (2) p. 118



La MO humifiée est adsorbée sur l'allophane

Pour la MO fraîche, pas de différence si les complexes n'ont pas encore eu le temps de se former



C'est dans la 2^e phase que le glucose donne des produits intermédiaires (polysaccharides) qui forment les complexes.

Facteurs chimiques de l'inhibition microbienne

Il peut exister dans le sol des composés antimicrobiens (Niaouli gomméniol, essence végétale des Résineux), bactériostatiques ou antiseptiques. Certains peuvent provenir des résidus végétaux, d'autres être produits par certains microorganismes, comme les antibiotiques (par beaucoup de champignons et d'Actinomycètes)

A pH bas, l'action des inhibiteurs est souvent renforcée. Un autre facteur chimique est celui des carences (carence en P par exemple on tourbières alcalines expliquant le blocage des cellulolytiques).

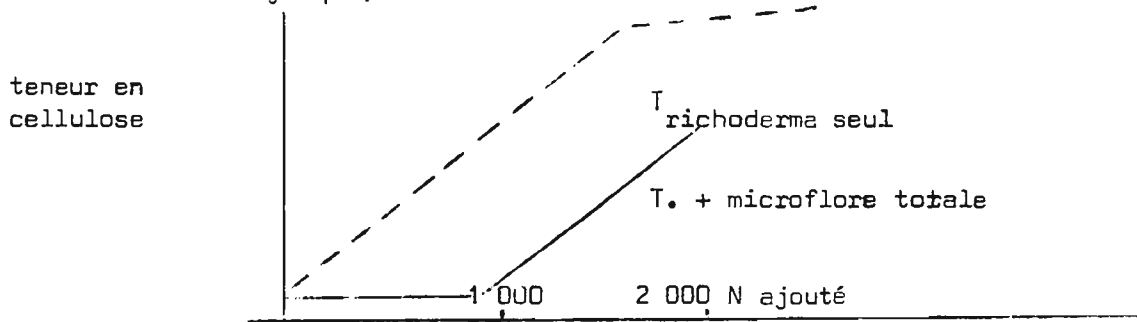
La carence en azote utilisable joue aussi ($\frac{C}{N}$ fort)

Ces carences peuvent déboucher sur des Facteurs biologiques inhibitions biologiques. Un exemple (documents...) est cité par Kong et Dommergues.

On ajoute NH₄Cl à une tourbe acide en présence de Trichoderma, cellulolytique exigeant en N seul/avec la microflore totale
ou

| | | |
|--|--|--------------------------------------|
| Trichoderma | | 0 - 1 ‰ N pas de cellulolyse |
| Viride + microflore
totale de tourbe
acide | | > 1 ‰ N développement et cellulolyse |
| Trichoderma
seul | | Celluloactive dès 0,5 ‰ N |

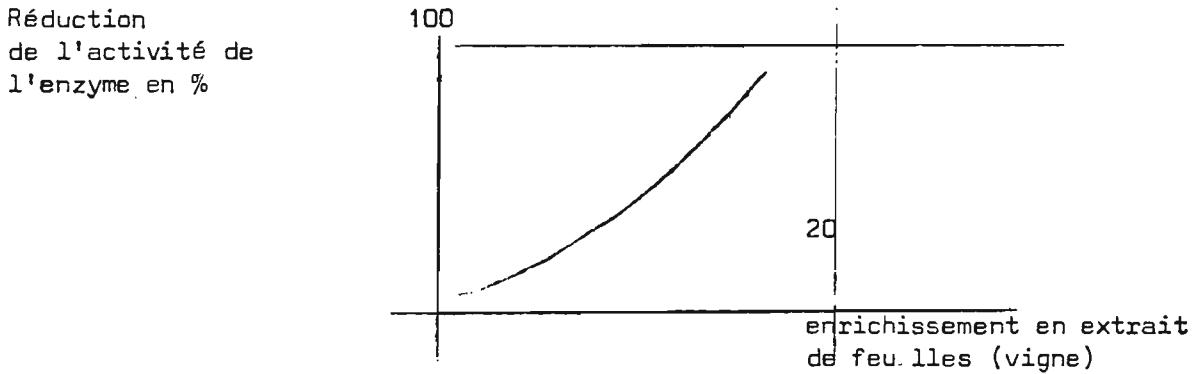
Il semble que ce soit la carence en N minéral qui induise un antagonisme par compétition entre T. (viride) et la microflore totale (cette dernière non cellulolytique)



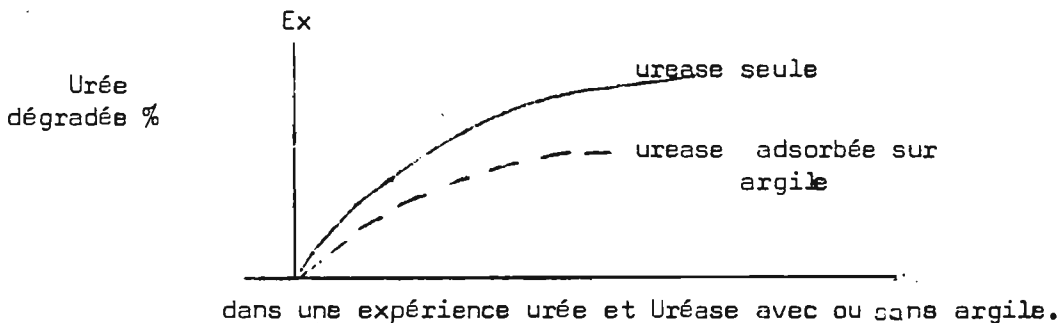
Egalement, l'inhibition entre groupe, de germes par antibiotisme est très courant dans les sols (entre Armillaire et Trichoderma, par exemple cf. Introduction).

b) Inhibition des enzymes

Beaucoup de résidus végétaux contiennent des inhibiteurs d'enzymes, de la cellulase, notamment comme le montre une expérience de Bell (T.A.) 1962 (Inhibition of cellulase by certain plants) (Bot. Gaz Chicago 123).



Il y a des inhibitions de type physique aussi par absorption sur les argiles.



dans une expérience urée et Uréase avec ou sans argile.

3 Conclusion

Au total, les processus de stabilisation de la MO sont assez efficaces, puisqu'on peut estimer que 20 à 30 % de la MO fraîche subissent l'humification, le reste étant minéralisé totalement assez vite.

Sur le plan agronomique, quel est l'intérêt de cette mise en réserve ?
Un premier avantage est évident sur le plan de la nutrition végétale surtout dans les sols soumis à un fort lessivage (minéralisation progressive de N par exemple, limitation des pertes par lixiviation).

Un 2^e avantage porte sur la structure des sols améliorée par la persistance de la phase organique, l'aération étant nécessaire au développement des racines.

Un 3^e avantage concerne la capacité de rétention du sol pour l'eau, pour les éléments nutritifs. (L'augmentation de la capacité d'échange, surtout notable en sols kaoliniques). Inversement, il peut y avoir des inconvénients (accumulation) MO en régions froides, mauvaise minéralisation si l'ion Ca stabilise trop la MO).

Mais en sols tropicaux, on souffre presque toujours d'une minéralisation excessive.

Est-il possible de la ralentir ?

Si on peut proposer différentes solutions, aucune n'est parfaite.

- Incorporation MO au sol
- Paillis
- Augmenter l'apport de produits ligneux
- favoriser l'action des argiles (amendement)
(Difficulté de réalisation)
- Substance inhibitrice (technique limitée à la nitrification)

Dans le cas inverse de minéralisation trop lente, il est plus possible d'intervenir par :

- Chaulage (augmentation du pH)
- Brûlis (récupération de tourbière ; le procédé étant très nocif en sol forestier, bien drainé).
- Aération (drainage, billonnage)...

4è partie

ROLE DES MICROORGANISMES DANS LA PEDOGENESE

INTRODUCTION

Considérations générales sur les processus d'altération des roches et des minéraux.

Les activités microbiennes comme facteur de pédogenèse.

Cycle biogéochimique (altération, migration, précipitation) ; le facteur énergétique. Germes lithobiontes : possibilités d'action en dehors des apports organiques du sol.

I - ALTERATION MICROBIENNE DES MINERAUX DANS LES SOLS.

a) Solubilisation d'origine microbienne

1. Mise en évidence
2. Mécanismes (acidolyse, complexation, chélation)
3. Microflore responsable

b) Altération sensu-stricto. Néosynthèse de minéraux

Attaque microbienne des micas. Transformations en verticulite ou montmorillonite.

Mécanismes directs et indirects.

Altération biologique directe ou indirecte.

Agressivité microbienne en milieu pauvre.

Conséquence sur la pédogenèse.

Biogenèse de Sulfures, oxydes, carbonates, silicates.

II- ROLE DES MICROORGANISMES DANS LES PROCESSUS DE BLOCAJE DES MIGRATIONS.

a) Blocaje des migrations d'éléments non complexés.

Précipitations biogéniques par oxydations,
Variations de pH, apparition de corps nouveaux.

b) Biodégradation des complexes organo-métalliques

1. Microflore responsable,
2. Facteurs écologiques, résistance à la biodégradation, toxicité du milieu, température.
3. Conséquences pédologiques.

4è partie - Rôle des microorganismes dans la Pédogenèse

G é n é r a l i t é s

Nous envisageons, surtout, ici, les processus microbiens de solubilisation et de précipitation des minéraux.

Leur étude s'insère dans le thème général de l'altération des roches et des minéraux - De nombreux pédologues se spécialisent dans ces recherches (Labo de géomicrobiologie, Orléans, La Source, BRGM ; ORSTOM.....)

Les résultats obtenus peuvent concerner différents aspects :

1 - Pédogenèse

Réapprovisionnement du sol en éléments à partir des minéraux primaires, maintien des éléments nutritifs sous forme soluble, assimilable.

2 - Formation des gisements superficiels de minéraux

utiles : Fe, Al et Mn à l'état de cuirasses.

Ni dans les garniérites, (silicate Ni-Mg)

Sels dans les salines et évaporites. Sulfures des métaux lourds.

Il a été estimé, par exemple, que la plus grosse partie des gisements russes de manganèse étaient d'origine biologique.

3 - Qualité des eaux

4 - Sédimentation en mer

et même :

5 - Urbanisme (maladie de la ...)

L'impact du facteur microbien sur les minéraux s'exerce au sein du macroécosystème constitué par la biosphère et plus particulièrement dans la partie basse de l'atmosphère, l'hydrosphère (mer) et la partie supérieure de la lithosphère (jusqu'à environ 2 000 m de profondeur).

L'importance du facteur biotique dans la formation des sols, on l'a reconnue dès l'origine de la Pédologie et au même titre que celle des autres facteurs de la pédogenèse que vous connaissez :

Roche mère, climat, topographie, temps.

Le sol étant la résultante des interactions de ces facteurs.

Cependant, en ce qui concerne le facteur biotique, l'accent était mis surtout sur la végétation, les variations de couverture végétale, sur l'importance aussi de l'intervention humaine.

On considérait bien un peu la microbiologie, mais l'attention se portait alors sur le rôle des microbes du sol dans les transformations de la matière organique ou des éléments fertilisants. On s'était intéressé aussi aux modifications de la structure du sol sous l'influence des activités microbiennes.

Mais, on ne s'attachait guère à une éventuelle importance des microbes dans les processus d'altération de roches.

Le terme de cycle biogéochimique est récent, qui implique le facteur biotique dans les successions géologiques.

Pour les Pédologues, l'importance du facteur biotique est maintenant bien reconnue puisqu'on trouve souvent le sol ainsi défini comme : la résultante de l'action des organismes vivants sur la lithosphère.

Des géologues, même, comme ERHART, voient dans le sol le point de départ des grands phénomènes géologiques (Théorie des migrations d'éléments : Si, Ca pendant la Biostasie.....Rhexistasie)

Depuis longtemps, la présence de diverses bactéries et algues avait été mise en évidence sur les laves de volcans, celles du Krakatoa, par exemple en Indonésie, (éruption de 1883), sur les pierres en cours d'altération, mais le rôle de ces germes était discuté. On considérait ce rôle le plus souvent comme négligeable à côté des facteurs physico-chimiques comme l'action de l'eau, du CO₂. Pourtant, dès 1903, en Inde, le géologue HOLLAND jugeait très probable l'intervention des bactéries dans la formation des sols latéritiques.

Le Français LACROIX, en 1926, connu par ses ouvrages de Minéralogie sur la Guinée et Madagascar avançait aussi l'hypothèse des actions microbiennes dans l'altération des minéraux et des roches.

VERNADSKY en 1938 (Acad. Sci. URSS) faisait état d'une altération profonde des alumino-silicates, obtenue dans son laboratoire, par voie microbienne, mais sans donner de précisions. Il émettait déjà l'opinion que la plupart des phénomènes géologiques ne pouvaient se réaliser en l'absence de matière vivante.

Mais, c'est seulement depuis 20-25 ans que la diversité des interventions microbiennes a été progressivement mise en lumière, dans les cycles biogéochimiques ; leur rôle est plus ou moins important bien sûr, selon les éléments.

C'est au point que même l'industrie fait des essais de solubilisations microbiennes sur des minerais à faible teneur (Cu, Zn, Fe, Pb).

On travaille même sur l'or qui pourrait être exploité dans des roches à très faible teneur par des germes qui enrichissent les solutions à 4 ou 5mg/l tandis qu'une concentration de 1g par tonne en milieu solide est sans intérêt. C'est la teneur de certains sols latéritiques sur quartzite autour de Tananarive.

Quelle est l'importance des actions microbiennes par rapport aux phénomènes d'altération physico-chimiques dans les cycles biogéochimiques et dans la Pédogenèse ? On est loin de pouvoir répondre entièrement à cette question, mais plusieurs processus sont déjà mis en lumière que l'on examinera tout à l'heure. On s'attachera dans une première partie aux processus microbiens d'altération des minéraux, tandis qu'on verra, dans une deuxième partie, les processus inverses de blocage des migrations.

Pour un élément chimique donné, il pourra donc se produire une 1ère phase : Une altération, ce qui signifie changement d'état, transformation d'un minéral en un autre minéral, la mise en solution en est un cas particulier important qui rend possible la 2ème phase^{qui} est un déplacement éventuel (migration); puis dans une 3ème phase, a lieu une précipitation. Cette succession constitue un cycle géochimique ou plutôt biogéochimique le facteur biotique intervenant.

Dans la 1ère phase, on peut avoir plusieurs types d'altération ou transformations : attaque (solubilisation) par l'eau = hydrolyse
attaque (solubilisation) par acide = acidolyse
formation de complexe (ou chélate) soluble = complexolyse.

Les actions microbiennes, les altérations microbiennes des minéraux ou des roches peuvent être rapportées surtout aux processus d'

ACIDOLYSE et de COMPLEXOLYSE

Il peut se produire également des actions enzymatiques directes (p. ex. germes réduisant Mn par la MnO_2 - réductase).

Cela a permis une classification des altérations microbiennes en

- a) processus directs (enzymatiques)
- indirects (par acides, complexes)

2è phase

Dans la 2è phase, on désigne les migrations par différents termes selon l'agent de solubilisation.

Solution (eau)

= soluviation (acide)

éluviation (complexe)

= chéluviation (chélate)

3è phase

Dans la 3è phase, la précipitation a lieu principalement :

par oxydation, élévation pH

destruction de complexe, évaporation (concentration)

Sont particulièrement liés aux activités biologiques les processus de destruction des complexes et d'oxydation

Bassins versants

On peut tenter d'évaluer les éléments déplacés à la suite des phénomènes globaux d'altération par les études de bassin versant.



On fait des mesures de débit et des analyses d'eau dans la rivière qui draine l'ensemble du bassin versant à sa sortie (S).

Les éléments sont solubilisés plus ou moins intensément. IL n'y a pas de règle fixe quant à la mobilité plus ou moins grande des éléments.

On peut citer la séquence de mobilité établie par Crampton (CR Congrès Pédol. Madison USA 1960) pour différents éléments.

| | | | |
|------------------------|----------------------|-----------|----------|
| Cl = 100 | SO ₄ = 57 | | |
| Ca = 3 | Mg = 2,4 | Na = 1,3 | K = 1,25 |
| SiO ₂ = 0,2 | Fe = 0,04 | Al = 0,02 | |

Vous pouvez remarquer au passage que le Ca d'après ces valeurs est 75 fois plus mobile que le fer.

Dans les eaux de ruissellement, l'ordre décroissant suivant s'observe souvent (régions continentales USA)

Na Si K Ca Mg Fe Mn

Mais, la nature des eaux est naturellement fonction des roches et des sols.

D'une façon générale, les minéraux ferromagnésiens s'altèrent plus vite que les feldspaths ; et de leur côté, les feldspaths potassiques sont plus résistants que les plagioclases. On peut isoler à partir des listes classant les minéraux par ordre de résistance croissante, quelques minéraux des plus courants :

Olivine

Biotite

Augite

Andésite

Muscovite

Tourmaline

Quartz

Vous remarquerez la résistance de la muscovite mica, dioctaédrique, par rapport à la biotite, mica trioctaédrique.

De ces 2 micas, dans les profils latéritiques, la biotite est détruite dès la zone de départ, alors que la muscovite peut se retrouver à la partie supérieure du sol à côté du quartz.

En anglais, il y a 2 termes possibles pour altération : weathering et altération. Le premier désigne surtout l'altération superficielle des roches en présence de l'atmosphère et des facteurs biotiques ; le 2ème désigne plutôt les transformations physico-chimiques sous l'action des eaux thermales, par exemple.

Pour nous, l'altération peut englober au sens large toutes les transformations, mais on peut convenir d'envisager les processus sous les 2 rubriques :

a) solubilisation. Il peut y avoir transformation chimique, mais ce qui nous intéresse c'est la mise en solution d'un élément donné (fer, par exemple), c'est la possibilité pour cet élément de migrer soit dans le profil, soit hors du profil du sol.

b) altération sensu stricto : c'est la transformation d'une forme minérale dans une autre.

Pour qu'une altération microbienne ait lieu, il faut obligatoirement une source d'énergie. Dans un sol déjà formé, plus ou moins pourvu en matière organique, en présence d'une litière forestière ou dans la rhizosphère, cette condition sinè qua non est remplie.

Mais sur la roche nue, ou dans les zones de départ profonde, les roches pourries à la base des profils ferrallitiques, souvent à plusieurs dizaines de mètres de profondeur, y a-t-il des sources possibles d'énergie ?

En ce qui concerne la roche en surface, on n'a aucune hésitation à répondre oui.

L'eau de pluie chargée de CO_2 dissous des traces minérales et des Algues amènent par leur fonction chlorophyllienne, à la lumière, les premières molécules organiques, l'azote pouvant être dû à la fixation d'azote atmosphérique soit par certaines Algues elles-mêmes (Algues bleues), soit par les Azotobacters. A la rigueur même, l'azote amené par les pluies peut intervenir au tout début.

Des substances acides ou complexantes, on le verra tout à l'heure, sont produites, des microattaques de la roche ont lieu, des lichens, des mousses s'installent c'est un microprofil qui s'établit.

Mais, en profondeur, à l'obscurité, le facteur microbiologique n'est plus susceptible d'intervenir que par l'activité de germes autotrophes, en l'absence de matière organique.

Quelle est la possibilité d'action des autotrophes (ou chimiolithotrophes) ? (On dit aussi : lithobiontes, c'est à dire organisme vivant sur les pierres). On peut supposer une synergie entre les Bactéries du fer et celles qui réduisent les sulfates.

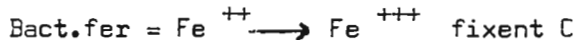
En effet, les premières utilisent l'énergie libérée par l'oxydation du Fe^{++} en Fe^{+++} pour réduire le CO_2 . Du carbone organique est ainsi disponible. Mais ces germes ont besoin d'azote et ils ne fixent pas l'azote gazeux. Or cet azote indispensable pourrait être fourni par des Bactéries sulfato-réductrices (LE GALL 1959) utilisant comme source d'énergie et de pouvoir réducteur les résidus organiques laissés par les bactéries du fer.

Autre source d'énergie possible :

Et même l'hydrogène, toujours présent en faible quantité dans l'atmosphère (0,5 ppm H_2), grâce à une enzyme hydrogénase utilisant H_2 comme source d'énergie et d'électrons. Certains volcans dégagent beaucoup d' H_2 .



Bact. Sulfato-réductrices $\rightarrow H_2S$, fixent N (Energie = trace MO) ou hydrogène moléculaire)



en des zones contigües réductrices ou oxydantes.

Mais cela n'empêche pas qu'une fois les activités microbiennes établies, elles peuvent s'étendre à des hétérotrophes qui disposeront des divers résidus organiques des cellules mortes. J'ai eu moi-même l'occasion de prélever stérilement des eaux profondes, percolant des zones de départ granitiques sur les Hauts-Plateaux Malgaches et j'ai constaté plusieurs fois la réduction active des sulfates. Ensuite, dans les eaux phréatiques qui s'aèrent, il y aura oxydation des sulfures par les autotrophes, Thiobacillus thiooxidans, par exemple, et attaque possible des minéraux par SO_4H_2 produit. Je crois qu'il est très difficile de trouver où que ça soit des zones absolument abiotiques : ainsi les prélèvements sur les parois des grottes les plus profondes ont toujours été trouvés, à ma connaissance riches en germes. Il y a même des bactéries du S dans les gisements de pétrole.

Quelle est l'importance des processus microbiens vis-à-vis de l'altération des roches. Je/crois faible en profondeur en comparaison des facteurs physico-chimiques, mais en surface, en présence de matière organique, elle peut être prépondérante. J'ai fait au laboratoire des comparaisons avec du granit broyé percolé de façon continue à l'eau distillée : soit en conditions stériles, soit en présence des germes en surface de la roche, et cela absolument sans apport organique. Après quelques mois, les moyens d'analyses disponibles n'ont pas pu montrer de déplacement minéraux plus faible du côté du témoin stérile. L'eau elle-même en effet déplace déjà pas mal d'éléments ; Ca, K, en particulier

et il est très difficile de déceler des microdifférences. Mais à une microdifférence éventuelle, le facteur temps confère une grande importance dans les cas des sols ferrallitiques développés dès le Tertiaire par exemple à Madagascar, c'est à dire vieux de millions d'années.

J'ai effectué, par contre, la même percolation de roches, mais avec apports de carbone, glucose par exemple, et d'azote; à ce moment-là, en présence de microbes, la solubilisation, l'altération de granit est très fortement accrue.

On peut concevoir que dans la nature, c'est le départ de la vie qui est très lent ; une fois constitué un volant de C organique, les phénomènes peuvent s'accélérer. Il y a des possibilités multiples d'intervention des microorganismes.

Voyons maintenant plus précisément les processus de

I - L'altération microbienne des minéraux dans les sols

a. Solubilisation d'origine microbienne

On verra successivement les points suivants :

- 1) Mise en évidence des phénomènes de solubilisation des minéraux ou des roches
- 2) Mécanisme
- 3) Microflore responsable

1. Mise en évidence des phénomènes de solubilisation d'origine microbienne.

Parmi les expériences les plus anciennes et les plus marquantes, on peut citer celle de GERRETSEN (Plant and Soil Janvier 1948) qui concerne la solubilisation des phosphates. Les vases de végétation avec phosphate tricalcique sont stérilisés et réensemencés ou non par des germes.

Les plantes (avoine, soleil) présentent des teneurs en P_2O_5 beaucoup plus élevées dans les pots réensemencés.

Une autre expérience en vases de végétation en présence d'apatite (Phosphate de Ca avec Fluor : $Ca_{10}(PO_4)_6(F OH)_2$) indique un bénéfice par ensemencement avec Bacillus megaterium.

(cf utilisation pratique par les Russes d'un engrais bactérien à base de B. megaterium var. phosphaticum)

Sous le nom de Phosphobactérine en fait, c'est plus souvent un inoculum mixte qu'ils utilisent avec mélange d'azotobactérine

ALEXANDROV (URSS) montre vers 1950, aussi, l'action de certains germes sur l'absorption de K_2O par les végétaux en présence de Silico-bactéries (bactéries des silicates). Dans les cases lysimétriques de la station agronomique de Versailles, les parcelles plantées libèrent davantage de K_2O dans les eaux de drainage que les parcelles nues ; donc : action des racines et, d'après ce qu'on sait par ailleurs probablement de germes de la rhizosphère.

Etudes sur silico-gel

Une autre façon d'aborder le problème sans passer par la végétation est de suivre la solubilisation des minéraux sur boîte de Pétri. On émaille le silicogel avec le minéral dont on veut étudier l'altération. Onensemence avec des grains de terre ou des dilutions de diverses provenances (de roches altérées par exemple)

De nombreuses études sont faites en milieu liquide avec différents germes.

Les Champignons (Aspergillus) sont particulièrement actifs et attaquent différents phosphates (apatite) carbonates, silicates, des roches et des minéraux divers qui cèdent des éléments en solution.

Ainsi HENDERSON a étudié la solubilⁿ de la vermiculite par Aspergillus sp. (1963, J. Soil Sci., 14, 236-46)

| | SiO ₂ | Al. |
|----------------------|------------------|------|
| A. sp. + vermiculite | 4,4 | 2,7 |
| vermiculite seule | 0 | 0,01 |
| A. sp. seul | 0 | 0,02 |

Aspergillus niger peut utiliser le K de la biotite, de la muscovite et autres minéraux.

A Madagascar, en sols alluviaux de Baiboho, avec très peu de K_2O échangeable, on n'observe pas de réponse à la potasse, le plus souvent parce que les nombreuses paillettes de biotite cèdent de la potasse aux végétaux. Le dosage de K_2O par Aspergillus niger donne d'ailleurs, régulièrement un chiffre plus élevé que le dosage chimique après échange.

Aristovskaya a mis en évidence une solubilisation de K_2O , Na_2O , Fe_2O_3 à partir de néphéline par Penicillium notatum et Pseudomonas. P. notatum est 10 fois plus actif que Pseudomonas.

La silice aussi est solubilisée (cf expérience Aristovskaya et Kutuzova 1968 citée dans les documents p. 35)

2. Mécanismes

La solubilisation microbienne a lieu surtout sous l'action des produits du métabolisme de la microflore.

Acides minéraux d'abord

CO_2 issu des activités microbiennes. Pedro (INRA, Versailles) a bien montré l'action du CO_2 (avec une restriction, cependant, pour nous, celle de la température de ses expériences : 70°).

Il percolait en Soxhlet divers minéraux par de l'eau chargée de CO_2 .

Presque tous les minéraux sont attaqués en donnant des sulfates, de la silice colloïdale

- Acides nitriques et nitreux
- SO_4H_2

Dans la nature il existe beaucoup d'eaux acides.

pH₄ tourbière
cr. très pH 1,5 (SO_4H_2)

Ces conditions, justement résultent d'activités bactériennes (germes du S...)

Une application consiste à apporter au sol un compost avec soufre élémentaire et du phosphate naturel. Le S, oxydé en SO_4H_2 , solubilise les phosphates en bi Ca ou Mono Ca (95 % du phosphate naturel devient assimilable (Procédé IPMAN)).

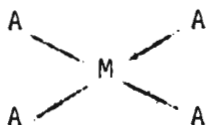
Sont aussi actifs de très nombreux :

acides organiques

Acides citrique ,acétique, butyrique, lactique, oxalique. Ils proviennent, non seulement des microorganismes, mais aussi des racines ou résultent de la biodégradation des résidus de récolte. Ces acides attaquent un grand nombre de minéraux. Beaucoup de ces acides agissent en même temps comme substances complexantes.

Jetons donc, maintenant un coup d'oeil sur : le phénomène de complexation

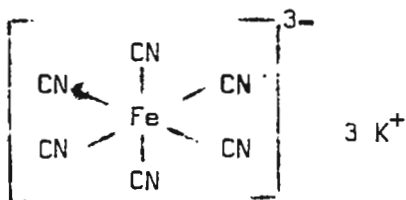
Il se forme entre un certain nombre de substances organiques, donneurs d'électrons , et divers cations métalliques, receveurs d'électrons, ce qu'on appelle les complexes organo-métallique :



Exemple où un métal M accepte
4 électrons d'un donneur organique A

Le métal M est lié aux ions organiques A par des liaisons de coordination ; l'ion métallique, accepteur d'électron subit une attraction électrostatique de la part des donneurs d'électrons. Pour le fer, les liaisons de coordinations sont au nombre de 6 ou, exceptionnellement de 4 (pour Fe^{3+} dans certains cas). Presque tous les métaux sont susceptibles de donner des complexes. Les anions organiques peuvent être des protéines, des acides aminés, des acides organiques, des polysaccharides, les phénols, polyphénols des substances humiques (les acides fulviques sont plus efficaces que les acides humiques). Dans ces anions organiques, les donneurs d'électrons sont presque toujours : S, O ou N.

Un exemple de complexe est celui du ferricyanure (fer ferrique et 6 anions cyanogènes) :



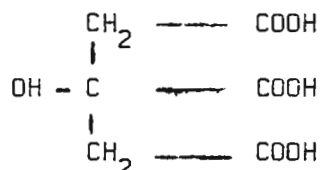
gros anions dont l'excès de charge est compensé par des cations extérieurs (K⁺)

Une catégorie spéciale de complexes est constituée par les chélates (racine grecque = pince)

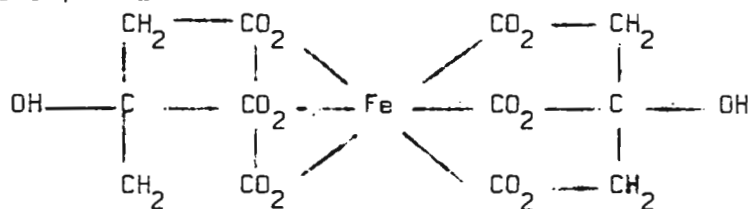
Dans les chélates, les anions A ne sont plus indépendants les uns des autres, le métal est pris dans une sorte de pince. Les chélates forment donc un type particulier de complexes : tous les chélates sont des complexes, mais tous les complexes ne sont pas des chélates.



Chélate ac. citrique-fer Avec l'acide citrique



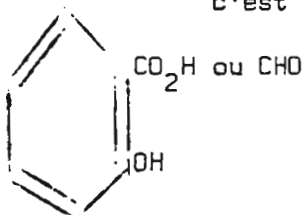
le fer forme un chélate : Fe (C₆H₅O₇)₂ - différent du citrate ferrique FeC₆H₅O₇, 5H₂O.

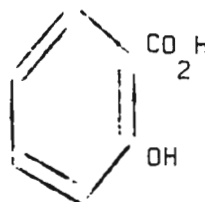
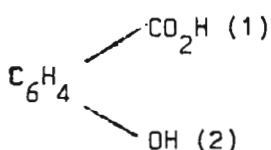


Les produits organiques cycliques qui présentent en position "ortho" les groupements COOH et OH ou CHO et OH

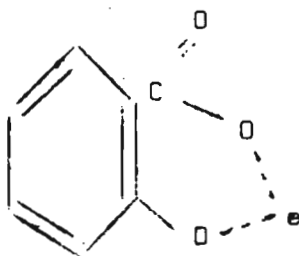
(Pl. Soil Aug 69 p.207) sont particulièrement aptes à former des complexes.

C'est le cas de l'acide Salicylique





avec le fer, chaque molécule d'acide salicylique fournit 2 donneurs d'électrons (oxygène dans les radicaux COOH et OH). Le fer peut-être pris entre 3 molécules d'acide salicylique, au centre d'un octaèdre.



Il est donc chélaté, c a d "pincé" fortement. On appelle aussi SEQUESTRATION la chélation des éléments en complexes solubles.

Du point de vue de la pédogenèse, les complexes et chélates favorisent beaucoup le maintien en solution d'éléments comme le

Fer , le Manganèse, l'Aluminium, le Zinc etc...

Ainsi les migrations sont possibles, la nutrition végétale facilitée dans le cas où le métal à l'état d'ion serait très facilement oxydé et précipité.

Fe^{2+} au-dessus du pH 6,5 par exemple

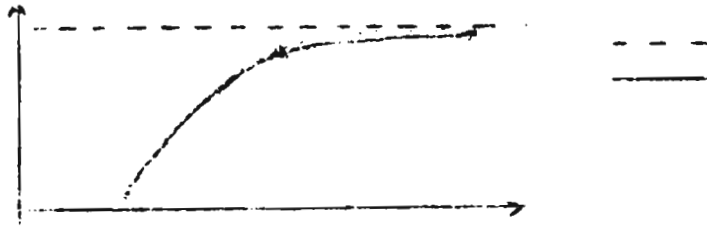
Fe^{3+} 2,5

(à pH 5,5, la précipitation de $\text{Fe}(\text{OH})_3$ est totale.

Al^{3+} au-dessus de pH 5,0

c'est le cas aussi de presque tous les oligo-éléments en dehors des sols acides (sauf pour le Molybdène). Au contraire, les complexes et chélates restent solubles dans des conditions très étendues de pH et de potentiel (de pH 4,0 à 9,5 pour de nombreux complexes de fer, par exemple).

Leur stabilité est bien mise en évidence par une expérience de LOSSAINT 1959



Après addition de soude au mélange Sels de fer et MO, on observe un Seuil de complexation = $\frac{\text{litière}}{\text{fer}}$ qui est le rapport limite pour lequel il n'y a pas de floculation (20 à 100 selon les essences ; c a d que pour complexer 1g de fer, il faut 20 à 100 g de litière).

Une application connue est l'apport de Fer complexé avec l'E D T A, (Ethylènediamine tétraacétate)

Pourtant, l'assimilabilité d'un élément n'est pas absolument garantie par son apport au sol sous forme de complexe. Cet élément, en effet, peut-être déplacé du complexe par un autre élément : Ca ou Fer par exemple (Aberdeen 1966, Soil chem. and Fertility Trans. Pub I S S S 1967). C'est une question d'énergie de liaison dans le complexe entre la substance organique et le métal.

Ceci peut expliquer un certain nombre d'interactions ou d'antagonismes entre les oligo-éléments.

Complexes Al-MO L'ion organique par sa complexation avec un métal est . . rendu lui-même, aussi, plus résistant à la biodégradation. Cela a été bien mis en évidence avec l'aluminium : au fur et à mesure que la décomposition de la MO se poursuit, le nombre de groupement susceptible de donner des complexes avec les métaux augmente (Soil Sci.Proc. Mai-Juin 66). Il peut y avoir blocage par Al des sites convenables pour les attaques enzymatiques, c'est ainsi que la présence de Al (et peut être Mn), en sols tropicaux, peuvent expliquer localement des teneurs en MO plus fortes que les conditions climatiques ne le laisseraient attendre.

Pour former des complexes organo-métalliques, les acides hydroxycarboxyliques à courte chaîne sont très efficaces. :

Acides Citrique , lactique, malonique ($\text{CO}_2\text{H} - \text{CH}_2 - \text{CO}_2\text{H}$)

Rappelons aussi le rôle actif des acides fulviques vis-à-vis de la mobilisation du fer.

L'acide α -cétogluconique $\text{C}_5\text{H}_6 - (\text{OH})_5 - \text{CO}_2\text{H}$ est aussi souvent cité dans les processus de solubilisation microbienne.

En anaérobiose, l'acide butyrique $\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CO}_2\text{H}$ est signalé dans la mise en mouvement du fer.

Substances complexantes végétales

A côté des très nombreuses substances complexantes issues des activités microbiennes, il y a celles existant dans les résidus végétaux et elles ont fait l'objet d'études de nombreux pédologues.

- L'Ecole anglaise dès avant 1950 :

Bloomfield, Coulson

- Bétrémieux (Versailles, 1957)

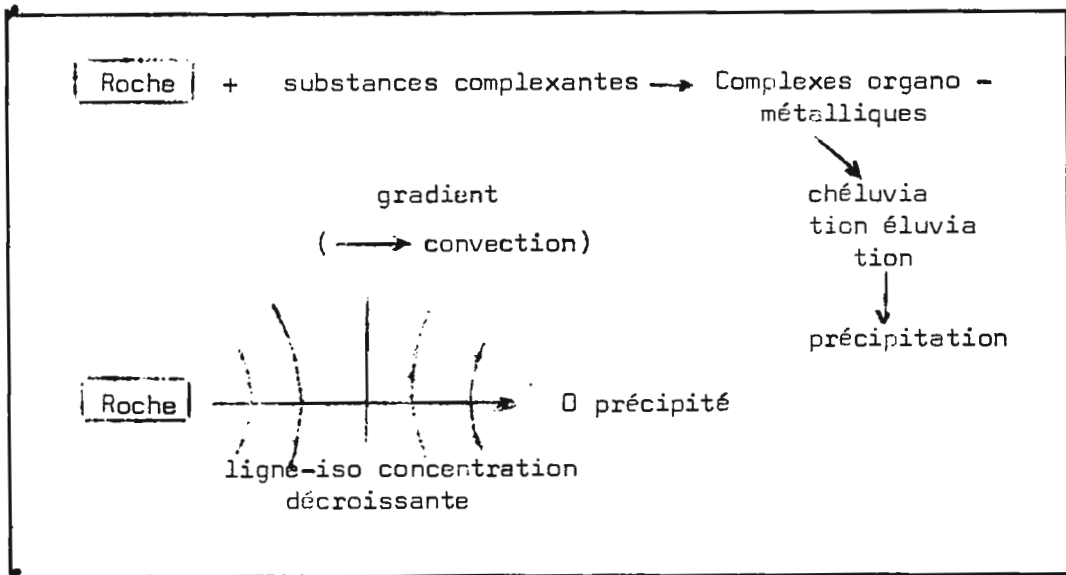
- Lossaint, Montpellier 1959.

Parmi ces substances végétales (dont beaucoup se retrouvent également parmi les métabolites microbiens), il faut citer les acides Malique, Citrique, oxalique, succinique ; les acides phénols : vanillique p-hydroxybenzoïque, les polyphénols. Les conifères contiennent beaucoup de ces substances qui persistent dans le sol. Les Lichens sécrètent des substances complexantes qui leur permettent de pousser sur la roche (Etude de Syers 1969 sur le pouvoir chélatant des Lichens saxicoles-saxum = rocher) Plant and Soil, Aug. 1969). Ainsi les Lichens peuvent concentrer l'Uranium dans leurs tissus et on a pu déceler, par leur présence, des zones uranifères au compteur Geiger.

De toute façon, il est très difficile de tracer une frontière entre les substances complexantes végétales ou microbiennes à cause de la rapidité de transformation des résidus végétaux.

Ex. des polysaccharides végétaux immédiatement consommés par la microflore qui produit d'autres polysaccharides.

Les complexes organo-métalliques, après la phase de migration, vont précipiter (concentration trop forte si évaporation, utilisation par la microflore de la "moitié" organique). Il en résulte un déséquilibre ; un gradient de concentration provoque un mouvement de convection qui favorise la mobilisation d'une nouvelle fraction de l'élément minéral à partir de la roche ("aspiration" vers la zone de précipitation, la concentration en complexes étant maximale contre la roche.



On peut citer une expérience de Tsyurupa (1964, Soviet Soil Sci., 3, 262) qui montre la part prise par les complexes dans la solubilisation d'éléments minéraux.

L'auteur fait l'électro-dialyse de suspensions d'albite après incubation ou stérile ou en présence de germes. On compare le témoin avant incubation et les incubations stériles ou non stériles. En présence de germes, le calcium est fortement augmenté à la cathode où il a migré comme ion + mais aussi un peu à l'anode, parce que les microorganismes interviennent, ici par formation de complexes chargés -. Le fer augmente à l'anode aussi. La comparaison avec le témoin montre que, dans la nature, il y a superposition des processus biologiques et non biologiques.

| | |
|-----------------|-------------------|
| Ca augm. un peu | Ca augm. beaucoup |
| Fe " | Fe " |
| anode + | cathode - |

Electro dialyse après incubation

Enfin, pour en terminer avec les mécanismes, par leur seule influence sur le pH et le potentiel d'oxyderéduction, les germes du sol peuvent avoir une action considérable sur les mises en solutions des éléments

minéraux.

Le cas du fer est typique : c'est ainsi que le passage des conditions oxydantes avec un pH de 8,5 à des conditions réductrices avec un pH de 6 multiplié par 100 000 la solubilité du fer.

Les phosphates bloqués par le fer deviennent solubles en sol submergés, par exemple, en présence de matière organique, les activités bactériennes rendant le milieu réducteur.

Phosphate ferrique \longrightarrow PH. ferreux
soluble

Microflore responsable

La microflore responsable des processus de solubilisation peut-être mise en évidence sur boîte de Pétri sur milieu solide (silicogel ou gélose). On trouve des Bactéries, des Actinomycètes et des Champignons. Les Bactéries, impliquées dans l'attaque des silicates, sont les Silico-bactéries. On a décrit les bacilles gommeux ou mucilaginosus ou circulans qui sont voisins. Ils sont entourés d'une grosse capsule (30 microns) très pauvre en N. Le germe est, lui-même, probablement un fixateur de faible quantité d'azote atmosphérique.

En fait, une très grande proportion des germes hétérotrophes du sol produisent des gommages (polysaccharides) qui, on le sait, sont susceptibles de former des complexes.

Webley a recensé les germes capables de dissoudre les silicates dans un lithosol. Leur fréquence est élevée (indiquée ici en % ; 1963 J. Soil Sci.)

| Nombre de souches testées : | S i l i c a t e s | | |
|-----------------------------|-------------------|------|-------------|
| | Ca | Mg | Zn |
| Bactérie | 265 : 83 % | 65 % | : non testé |
| Champignons | 149 : 94 % | 76 % | : 96 % |

Dans le cas du fer, il y a mobilisation par

Clostridium butyricum

Bacillus circulans
" mégaterium
" polymyxa

Divers champignons.

Pour les phosphates, on a vu l'engrais bactérien avec B. mégatetium Var phosphaticum. Au total, les champignons sont les plus actifs par l'abondance des acides produits.

Quant aux Algues, leur rôle est rendu plus facile sur roche nue par la possibilité de fixation de N atmosphérique (Diatomées sur granite-Madagascar-)

b) Altération Sensu stricto-Néosynthèse de minéraux

On peut parler d'altération proprement dite quand la solubilisation de certains éléments à partir d'un minéral s'accompagne d'une transformation de ce minéral. Il peut y avoir destruction d'un minéral ou formation d'un autre minéral.

Exemple 1- Kaolinite cédant de l'aluminium et subissant une destruction de son réseau cristallin comme dans l'expérience de Kononova en présence d'humus.

| 1 g acides | mg Al solubilisés à partir Kaolinite |
|------------|--------------------------------------|
| Fulviques | 1,5 |
| Humiques | 4,5 |

Exemple 2- Formation d'un autre minéral

La biotite perdant du fer, SiO_2 , différents ions (K...) donne de la vermiculite sous l'action de divers germes.

Weed (1969), Soil Sci. proc. 33, p. 702) signale des Champignons qui "absorbent" le potassium des micas en dégradant leur structure. Le phénomène est surtout intense s'il y a échange avec du Na existant dans le milieu.

Il y a introduction de cations étrangers hydratés dans les couches phylliteuses.

Les échanges d'ions sont possibles lorsqu'ils ont des rayons ioniques voisins. Ainsi le Cu (gros ion) (0,83A) peut remplacer le fer ferreux dans des phyllites.

(pas le fer ferrique de diamètre plus petit - 0,67 A-)

En ce qui concerne toujours l'altération de la biotite, on peut citer une étude de Boyle et Voigt (1967) Science 13/1/67).

Ils ont comparé l'altération de la biotite.

- 1) soit en présence de divers sels : NaCl, MgCl₂
- 2) soit par des Champignons dont A. niger

1) En présence de sels , l'altération physico-chimique se produit par le départ du K de la biotite. Il est remplacé par des ions hydratés. La biotite gonfle. Le gonflement peut atteindre 40 % ; il y a transformation en vermiculite et les cristaux de biotite altérée présentent une couleur noire sur leur bordure.



2) En présence de Champignons dont A. niger qui sécrètent des acides les ions des couches octaédriques sont éliminés et il ne reste qu'une matrice fragile de matériel amorphe.



La bordure des cristaux de mica présente une teinte claire à l'inverse du cas précédent. Il y a eu dissolution de tous les éléments de la biotite en proportion à peu près égale à celle qui est la leur dans la biotite, sauf pour le fer et l'aluminium qui sont éliminés un peu plus, probablement par chélation.

Dans ces processus d'altération microbienne, un autre point intéressant à étudier est la nature de la microflore en fonction du sol.

Lorsque le sol est pauvre en minéraux, les germes tendent à produire davantage d'acides.

Cela a été montré par Molliard (1922) et Aristovskaya (1956)

Tout se passe comme si l'attaque des minéraux primaires devenait alors indispensable aux microflores adaptées à des sols pauvres en éléments minéraux solubles. Aristovskaya désigne ces microflores par le terme d'"oligotrophes"

L'intérêt de ces processus sur la pédogenèse est évident, surtout en sols tropicaux acides, pauvres en éléments assimilables et enrichis en minéraux primaires par l'érosion (alluvions et colluvions de Madagascar).

Cf. Résultats K_2O = pas de carence en présence de biotite dans certains sols à K_2O éch très faible. Il s'agit d'une véritable régénération du sol, d'une pédogenèse, non plus à partir d'une roche mère à la base du profil, mais disséminée dans les horizons supérieurs.

Dans la nature, dans les sols où les roches sont en cours d'altération, et où la frontière est difficile à tracer entre altération physico-chimique et microbienne, et même si les réactions physico-chimiques l'emportent, les microorganismes sont souvent considérés comme jouant le rôle de catalyseurs.

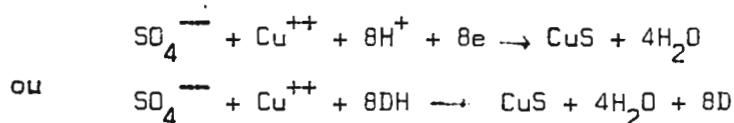
GISEMENTS On peut parler de méosynthèse de minéraux dans les processus de biogenèse liés à la mise en place de certains gisements. Beaucoup de gisements de sulfures, c'est bien reconnu, sont dûs à l'activité biogénique réductrice des germes.

BIOGENESE DES SULFURES

Fe En ce qui concerne le fer, la biogenèse du sulfure de fer est certaine. C'est le cas, sans doute, aussi pour la plupart des autres métaux lourds.

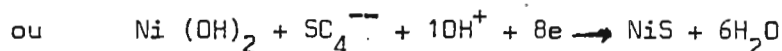
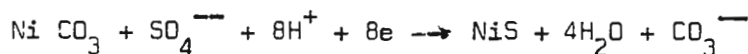
Mn (Pas toutefois, pour le Mn dont le sulfure est instable en milieu acide et à l'air).

Cu Ainsi, le sulfate de Cu est réduit en CuS ou Cu_2S ou $Cu_{10}S_9$ par Désulfovibrio selon la réaction. :



DH = molécule organique.

Le même germe réduit les formes oxydés : sulfates et carbonates de Ni :

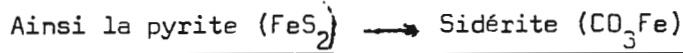


(Silverman et Ehrlich, Adv in applied microbiology 6, 1964).

BIOGENESE DES CARBONATES

Les carbonates de Fe, Mn, Ca sont très souvent d'origine biologique.

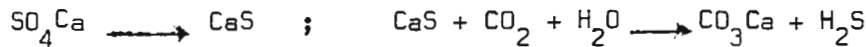
Fe ou Mn (matière organique en milieu hydromorphe) + CO₂ → carbonates



Dans le cas de Ca, les algues pourvues de l'enzyme
anhydrase carbonique

précipitent CO₃Ca à partir du bicarbonate un peu soluble dans les eaux.

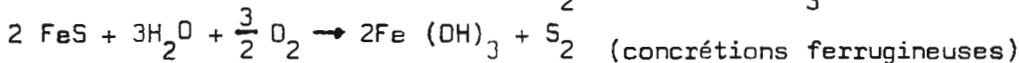
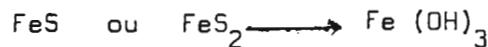
Autre possibilité de formation biologique du CO₃Ca :



BIOGENESE D'OXYDES DE FER ET DE Mn

Dans le domaine des oxydations, les oxydes de Fe et de Mn, dans les dépôts sédimentaires ont une origine biochimique certaine. On peut réaliser ces formations in vitro en présence de microorganismes

Ainsi, dans les rizières

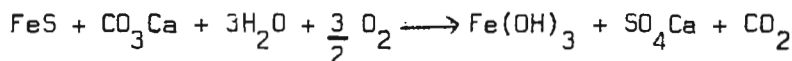


En sol salé, également, le FeS rouille.

Expérience de barbotage d'un sol à alcali du Lac Tchad (Niger) très riche en CO₃Na₂ en présence de FeS



réaction homologue de la réaction qui se produit avec CO₃Ca



Dans les climats arides, une patine ferrugineuse recouvre les roches ; c'est le : "Vernis du désert"

Il est attribué à l'activité des algues bleues qui par leur produit de métabolisme mobilisent le fer et les solutions, en s'évaporant, produisent cette concentration d'oxyde de fer à la surface de la roche (Scheffer 1963 + Meyer + Kalk, Biologische Ursachender Wüsten lack bildung Zeit f. geomorph, 7, 112 - 9.) (Rôle aussi de backins et fungi (Parfeppova et Yarilova cf weathering par CD. Olli n, Ed Oliver & Boyd, Edinburgh)

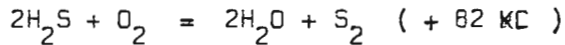
Silicates

Les Diatomées (souvent abondantes en milieu minéral, cf roche altérée Madagascar) absorbent la silice (test Siliceux), le fer et le manganèse - (probablement sous forme de complexe).

On leur attribue un rôle dans la formation des silicates sédimentaires de Fe, Mn et peut-être d'Al..

S natif

Le Soufre a souvent une origine biogénique. On cite l'exemple du Lac Ixpaco au Guatemala où il résulte de l'oxydation biologique de l'H₂S d'origine volcanique (BRGM. Ann. Mines Mai 1970)



II - Rôle des microorganismes dans le processus de blocage des migrations.

On a vu que la microflore favorisait la solubilisation, puis la migration des éléments minéraux, mais, inversement, elle peut bloquer cette migration.

On examinera deux cas généraux :

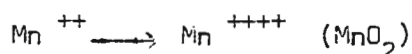
- a) Blocage des migrations d'éléments non complexés.
- b) Biodégradation des complexes organo-métalliques.

a) Eléments non complexés

La précipitation d'un élément peut-être provoquée par oxydation microbienne, variatique causée par la microflore de pH, de potentiel, réduction (cas des sulfures), action d'enzymes (anhydrase carbonique = précipitation de CO₃Ca à partir de bicarbonate par les algues)

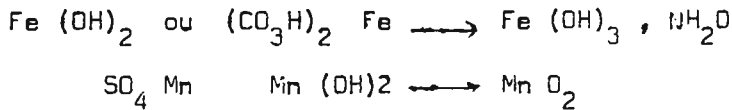
Voyons quelques exemples :

Des algues, à la lumière, vont dégager des bulles d'oxygène et des conditions oxydantes vont amener la précipitation du Fe et du Mn :

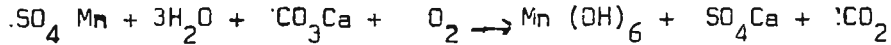


Même résultat si le pH s'élève.

Pour le fer, en plus, il existe beaucoup de bactéries autotrophes qui l'oxydent. Plusieurs de ces mêmes bactéries oxydent d'ailleurs aussi le manganèse.



Ex. de réaction d'oxydation du Mn par des germes autotrophes (pH optimum 6 à 7,5)



Des bactéries alcalinisant le milieu (dégagement de NH_3) vont faire précipiter du calcaire, à partir de bicarbonate un peu soluble. Même chose pour le bicarbonate de Mg, mais qui précipite après celui de Ca, car il est un peu plus soluble et cela explique l'augmentation du rapport $\frac{\text{Mg}}{\text{Ca}}$ en régions sèches.

Solubilité ‰

| | : Eau pure : | : Eau du sol avec CO_2 : |
|----------------------------|--------------|-----------------------------------|
| : CO_3Ca : | : 0,015 : | : 0,26 à 0,32 : |
| : CO_3Mg : | : 0,970 : | : 25,8 : |

L'utilisation du CO_2 par les autotrophes, les Algues, aboutit au même résultat (sous l'effet d'une enzyme anhydrase carbonique)

Cas d'acidification du milieu par la microflore maintenant, qui est très courant. Des éléments comme le Mo, la Silice vont précipiter.

On connaît un lac volcanique au Kenya dont l'eau est basique (pH = 9) ; elle contient 1 ‰ de Silice soluble et présente une grande possibilité de dépôt à la suite de la moindre acidification.

Enfin l'apparition de corps nouveaux issus des activités microbiennes peuvent être à l'origine de précipitations

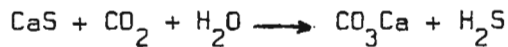
C'est le cas de H_2S produit par les bactéries Sulfato réductrices qui provoque la précipitation des métaux lourds.



sous forme de sulfures insolubles.

(MnS incertain, car très instable en milieu acide et à l'air).

La réduction biologique du Sulfate de Ca en présence de MO amène la précipitation de CO_3Ca .



b - Biodégradation des complexes organo-métalliques

Lorsque l'élément est complexé, ce qui est sans doute le cas le plus courant dans les sols, le complexe pourra être biodégradé, c'est à dire que la microflore hétérotrophe va oxyder la moitié organique du complexe ce qui amène en général la précipitation de l'élément minéral.

Le complexe peut aussi être bloqué, cesser d'être mobile par adsorption, soit sur certaines cellules, soit sur le complexe absorbant.

Les fourreaux des bactéries du fer présentent, par exemple une grande affinité pour le fer qu'ils accumulent à leur surface.

Le complexe peut aussi précipiter si sa concentration dépasse un seuil donné dans la solution du sol.

Ainsi, quand la concentration des complexes acides fulviques-Al devient trop forte, il y a précipitation sous forme de gel organo-minéral.

On peut examiner quelques aspects du blocage des migrations sous forme de complexes sous les 3 rubriques

- 1 Microflore responsable
- 2 Facteurs écologiques
- 3 Conséquences pédologiques

1) Microflore responsable

L'équipe de chercheurs de Nancy a beaucoup étudié la biodégradation des complexes organo-minéraux, dans les Mulls et Mors des forêts de l'Est, surtout. L'absence de podzolisation sous les mulls est due justement à la dégradation

des complexes. Une proportion plus ou moins importante de Bactéries, Champignons surtout et quelques Actinomycètes sont responsables de cette dégradation ; ils consomment l'azote de la moitié organique du complexe. L'élément minéral (fer, alumine, calcium, magnésium, zinc) précipite alors.

Pour déceler la nature de la microflore, la technique la plus ancienne consiste à placer dans le sol des "pièges" enrichis de la substance à biodégrader.

Il peut s'agir de lames de verre (ROSSI). Les Russes ont perfectionné le système avec le Pédoscope ; sorte de portoir muni de nombreux tubes capillaires contenant les substances dont on veut étudier la colonisation, la transformation microbienne.

Ainsi, ARISTOVSKAYA (Pochvov. H. 1, 1963, U.S. transl. 1964, 20, 291) trouve, pour la décomposition des complexes entre les acides humiques et Fe et Mn, des germes hétérotrophes qui ne forment pas de zones d'enrichissement dans le sol, et des autotrophes qui font apparaître des concrétions et des bandes.

| | | |
|---------------|----------------------|-----------------------|
| Autotrophes : | <u>Pedomicrobium</u> | <u>ferrugineum</u> |
| | " " | <u>podzolicum</u> |
| | " " | <u>manganicum</u> |
| | " " | <u>metallogenicum</u> |

L'accumulation du fer et du manganèse résulte de l'oxydation autotrophe des formes réduites ferreuses et manganéuses.

2) Facteurs écologiques

La résistance des complexes à la biodégradation est un facteur important. Elle peut être intrinsèque, c'est-à-dire liée à la nature de la moitié organique ou dépendre de l'ion métallique. Ainsi le complexe acide citrique-fer est assez facilement minéralisable, tandis que le complexe acide oxalique-fer est attaqué par des germes 10 à 100 fois moins abondants (DOMMERGUES).

La nature de l'ion complexé intervient aussi. MARTIN (1966) a montré la biodégradation très lente dans le cas du Cuivre ; il s'agissait de complexe avec des polysaccharides d'Arthrobacter ; la biodégradation est plus rapide avec le fer et encore plus avec l'aluminium. Quant au polysaccharide seul, il est encore plus rapidement dégradé.

Dans le cas général, pourtant, les complexes du fer sont considérés comme plus facilement biodégradables que ceux d'aluminium.

Facteur toxicité

Il y a aussi le facteur toxicité

S'il y a des substances toxiques dans le sol, antimicrobiennes ou bactériostatiques, la dégradation est ralentie comme sous certains groupements végétaux. Les tannins, les acides-phénols, l'acide butyrique sont toxiques. Les ions Al sont toxiques, et leur présence est possible aux pH acides. C'est le cas des podzols où le maintien des complexes permet l'éluviation ou la chéluviation.

* Si la température est très basse, la biodégradation s'arrête aussi, (cas des podzols des hautes latitudes, ou en sols tropicaux d'altitude comme à la Réunion)

Il a été signalé, aussi, que, les basses températures favorisent la biosynthèse d'acide acétique (Soil and Fert. Aug. 70 p. 375) dont l'action concourt aussi à la podzolisation.

3) Conséquences pédologiques

La différence d'évolution entre les mulls et les mors ou bien entre les sols bruns et les podzols découle de ce qu'on vient de voir.

Dans les MORS, c'est la faible activité microbienne qui permet la non-biodégradation suivie de l'éluviation (complexe) ou de chéluviation (chélate).

| Mull (Humus doux) | Mor (Humus acide) |
|---------------------|-------------------------|
| Complexe dégradé | Complexe maintenu |
| Migrations bloquées | permettant la migration |

Pourtant les processus de complexation initiale sont plus intenses en mulls qu'en mors, mais la biodégradation y est rapide grâce aux activités microbiennes élevées.

Dans le cas des mors et podzols, la migration est possible, parce que la microflore est dans des conditions défavorables (-litières acides de ré-

sineux, par exemple, que DUCHAUFOUR appelle podzolizantes ; elles contiennent des acides organiques qui ne sont que très lentement biodégradés ; la biosynthèse d'acide citrique,

↳ Un des agents de complexation les plus actifs avec l'acide vanillique dans les podzols, est même favorisée—alors que ce même acide citrique est rapidement biodégradé dans les mulls (Bruckert et Jacquin Nancy 1966)

Ces processus d'entraînement sous forme de complexe activent très fortement le déplacement du fer et de très nombreux oligo-éléments.

Mn Zn Pb Ni CO V Cu

(sans que l'aération n'amène de précipitation).

Dans les podzols la densité microbienne passe par un minimum dans l'horizon A₂ où il y a des substances toxiques et remonte en B où il y a accumulation.

Dans l'Est de la France et au Nord de la Russie, il y a des podzols dus, d'autre part, aux basses températures qui stoppent les activités microbiennes. Dans les sols bruns au contraire, les complexes sont dégradés dès les horizons supérieurs. DOMMERGUES l'a bien montré à NANCY. Le fer ne migre pas, il est bloqué sur place. En sols tropicaux, la complexation du fer permet sa mobilisation et son transport à partir de roches diverses et la destruction des complexes amène la formation des cuirasses ou des concrétions parfois très loin du lieu d'origine.

En régions tropicales humides on a fait l'hypothèse d'un rôle important de l'acide citrique. L'acide lactique est fréquent aussi (produit par un Azotobacter-lactico-genes- cf KAUFFMANN - Côte d'Ivoire 1951). Ensuite, il y a précipitation d'hydroxydes insolubles, d'oxydes ou de sels selon le pH ou le potentiel. Les gisements d'Uranium, et de Manganèse sont aussi probables par ce processus.

