

THESE

présentée pour l'obtention du titre de

DOCTEUR

de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon
"Sciences Agronomiques"

par

Dominique ROBIN

Titulaire du DEA de "Sciences Agronomiques"
obtenu à l'Institut National Polytechnique de Lorraine (ENSAIA Nancy)

**EFFET DE LA DISPONIBILITE DE L'AZOTE SUR LES FLUX BRUTS DE
CARBONE ET D'AZOTE AU COURS DE LA DECOMPOSITION DES RESIDUS
VEGETAUX DANS LES SOLS**

soutenue le 6 Juillet 1994 devant la Commission d'examen composée de :

R. CALVET	Professeur à l'INA-PG	Président
P. BOTTNER	Directeur de Recherche du CEFE, Montpellier	Rapporteur
L. JOCTEUR-MONROZIER	Chargé de Recherche du CNRS, Lyon	Rapporteur
J.C. REMY	Professeur à l'ENSA, Montpellier	Examineur
B. MARY	Directeur de Recherche à l'INRA, Laon	Examineur
P. DUGAST	Grande Paroisse S.A., Paris	Examineur

AVANT PROPOS

A la mémoire de mes grands-parents,
Pour mes parents,
Pour Colette, Marie-Jeanne, Henri et Claude,
Loïc, Emmanuelle, Servais, François, Florian,
Morgane et Eric,
Pour mes amis et plus particulièrement Marc et
Catherine, Christophe et Isabelle et leurs enfants,
Pour Waïs qui m'a fait découvrir cet univers,
Pour celle qui n'a pas voulu comprendre,
Pour ceux et celle que j'aime.

"Un intéressant mémoire publié, il y a quelques années, par M. Boiret, nous apprend que Pline l'Ancien constatait, il y a deux mille ans, que la vesce engraisse la terre; Théophraste écrivait qu'en Thessalie, la fève sert d'engrais vert et qu'en Macédoine on attribue les bons effets de cette fumure à la prompte putrefaction des tiges.

.../...

Pour arriver à déterminer ce chiffre de 500 kilos de nitrate de soude, comme équivalent d'une culture dérobée de vesce, on sait que M. Déherain analysait les eaux de drainage qui découlaient des grandes vases, renfermant 50 kilos de terre, qui sont utilisés à l'Ecole de Grignon. Il n'obtenait ces quantités d'azote nitrique que lorsque l'enfouissement de la récolte dérobée était effectué en automne. C'est là, la saison des pluies abondantes : les matières végétales enterrées se trouvent en présence de beaucoup d'eau. Il se fait des infusions végétales, qui elles-mêmes entre en contact avec le sol...."

M.E. BREAL - *Annales Agronomiques* - 1896: Décomposition des matières végétales en présence de l'eau et de la terre.

Si, depuis Breal, nous avons appris ce qu'étaient les "infusions végétales" que de choses restent à comprendre sur ce vaste mécanisme de la décomposition.

Ces trois années de travail sur la décomposition m'ont également permis de m'évaluer, de me jauger sur tous mes bons et mauvais côtés. Ce travail a été l'occasion aussi d'un grand pas pour moi vers ma propre connaissance. Cette propre recherche se fit souvent dans la douleur et le désespoir mais restera un grand souvenir.

REMERCIEMENTS

Cette thèse a été réalisée dans le cadre d'un contrat d'une collaboration entre le Département d'Agronomie de l'I.N.R.A. et la Grande Paroisse S.A.. L'objet de ce contrat de recherche était l'étude de la dynamique de l'azote pendant les périodes de cultures et d'intercultures, en zones d'agriculture intensive.

De nombreuses personnes ont été impliquées dans ce travail, réalisé à l'Unité d'Agronomie de Laon. Je tiens à les remercier tous pour leur écoute et leur grande patience à mon égard.

Je tiens à remercier en premier Messieurs J.C. IGNAZI et son successeur P. DUGAST, responsables du Développement Agronomique de la Grande Paroisse S.A., qui m'ont fait confiance pour ce travail et ont toujours été disponibles malgré leurs charges importantes.

Je remercie également Messieurs J. BOIFFIN (ancien Directeur de l'Unité et actuel Chef du Département d'Agronomie de l'I.N.R.A.) et J. GUERIF (Directeur de l'Unité d'Agronomie de Laon) pour leur accueil et leur confiance au cours de mon séjour. Je tiens à souligner leurs qualités humaines et leurs disponibilités vis à vis de moi.

Mes remerciements à Monsieur R. CALVET, Professeur à l'INA-PG, Monsieur P. BOTTNER, Directeur de Recherches du C.E.F.E. de Montpellier, Madame L. JOCTEUR-MONROZIER, Chargé de Recherches du C.N.R.S. à Lyon et Monsieur J.C. REMY, Professeur à l'E.N.S.A. de Montpellier pour avoir accepté d'examiner ce travail.

Je tiens à donner une place toute particulière à S. RECOUS et B. MARY qui m'ont encadré (et le mot est faible) au cours de ce travail. Ils m'ont l'un et l'autre apporté leurs connaissances et leurs critiques toujours constructives et me rappelant sans cesse à la nécessaire rigueur scientifique. J'aimerais tout particulièrement remercier Sylvie Recous pour son infinie patience et sa sagesse difficilement qualifiable. Ces trois longues années de travail m'ont fait découvrir une remarquable scientifique aux qualités humaines exceptionnelles. Je tenais à le dire, c'est chose faite.

Mes remerciements à l'équipe technique du Laboratoire Azote de Laon c'est à dire:

- O. DELFOSSE, "Maître es" spectromètre de masse pour les très nombreuses déterminations de C, de N, de ^{15}N et de ^{13}C ; et G. ALAVOINE pour les dosages d'azote minéral.

- D. VAROTEAUX, qui m'a initié aux différentes techniques de laboratoire. Je me souviendrais longtemps de sa gentillesse, de sa compétence et des bons moments que nous avons partagés. Je tiens à le remercier encore de sa bonne humeur face à mes plaisanteries de collégien.

- M. BOUCHER et N. VIROT-LEJAL, qui m'ont aidé à des niveaux divers dans la réalisation des incubations et des extractions.

J'associe à ces remerciements l'ensemble de mes collègues du groupe azote: F. DEVIENNE, N BEAUDOIN et J.M. MACHET pour les discussions toujours intéressantes que nous avons eues, ainsi que le "gang" des Latino-Américains: Celso AITA et Adrian ANDRIULO. Mes remerciements également à mes compagnons d'armes passés ou présents: DARWIS, Catherine NEEL , Eric MATHEY en leur souhaitant, ainsi qu'à Celso et Adrian, une grande réussite pour leur thèse. Je tiens également à remercier les autres scientifiques de l'Unité: G. RICHARD, C. DURR, A.MASCLET, J. MAUCORPS, M. SENE, C. DUKE, Y. DUVAL, M. GUERIF. Une mention spéciale à Bruno LUDWIG, qui me sauva souvent avec le sourire de mes problèmes informatiques et A. MARIN-LAFLECHE, pilier de la maison, pour les traitements statistiques des données.

Je tiens à remercier vivement l'ensemble du personnel de l'Unité ainsi que celui de la Station Agronomique Départementale de l'Aisne. Une attention particulière à Monsieur P. HENON pour les analyses d'azote réalisées en urgence mais toujours faites avec gentillesse et sourire.

Enfin, je remercie tout ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à ce travail par le biais des nombreuses réunions auxquelles j'ai assisté, par leurs conseils et leurs renseignements que je leur ai demandé.

Une dernière mention à Marjolaine et Marie Christine qui ont participé à la mise en page de ce mémoire.

A tous, j'exprime ma gratitude

SOMMAIRE

Avant propos	1
Remerciements	3
Sommaire	5
Liste des tableaux	9
Liste des figures	11
INTRODUCTION	17
Chapitre I: SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE	
1 - APPROCHES BIOCHIMIQUES ET MICROBIOLOGIQUES	29
1.1. La cellulose	31
1.2. Les hémicelluloses	31
1.3. Les lignines	33
1.4. Les composés solubles	33
1.5. Evolution des différents constituants des résidus au cours de la décomposition	35
2.6. Intérêt des études microbiologiques et biochimiques	37
2 - APPROCHES PAR BILAN DE CARBONE ET D'AZOTE	39
2.1. Relations entre teneur en N et C et décomposition des résidus végétaux	41
2.2. Mesure des flux de carbone au cours de la décomposition	41
2.2.1. Assimilation du carbone et humification	43
2.2.2. Partition entre carbone assimilé et carbone minéralisé	43
2.3. Mesure des flux de N au cours de la décomposition	45
2.3.1. Calculs des flux de minéralisation et d'organisation	47
2.3.2. Quantités maximales d'azote minéral organisé	53
2.3.3. Cinétique de l'organisation au cours de la décomposition	55
2.3.4. Devenir de l'azote apporté par le substrat	55
2.3.5. Conclusion	57
3 - CONTRÔLE DE LA DÉCOMPOSITION PAR LA DISPONIBILITÉ EN N	59
3.1. Introduction	59
3.2. Effet de la disponibilité en N	59
4. MODÉLISATION DES FLUX DE N ET DE C	63
5. CONCLUSION ET DÉMARCHE D'ÉTUDE	65
Chapitre II: MATÉRIELS ET MÉTHODES	
1. RÉALISATION DES INCUBATIONS ET MESURES DES DIFFÉRENTS COMPARTIMENTS	71
1.1. Préparation du sol et des résidus	71
1.2. Réalisation des incubations	73
1.3. Dosage du CO ₂ dégagé	73
1.4. Extraction, séparation et dosage de NH ₄ ⁺ et NO ₃ ⁻	75
1.5. Séparation du résidu et du sol : détermination de la fraction fine et de la fraction grossière	75
1.6. Détermination des teneurs en C et N et de leurs compositions isotopiques en ¹³ C et ¹⁵ N.	77
1.7. Fractionnement biochimique des résidus	77
1.8. Mesures de biomasse	79

2. METHODES DE CALCUL DE FLUX D'AZOTE ET DE CARBONE	79
2.1. Rappels	79
2.2. Calcul des flux de N	81
2.1.1. Données nécessaire pour les différents calculs	81
2.1.2. Calcul de l'organisation brute (i)	81
2.1.3. Calcul de la minéralisation brute (m) et de la nitrification (n)	83
2.1.4. Calcul de la minéralisation de l'azote du résidu (s)	85
2.1.5. Calcul de l'assimilation directe de l'azote du résidu (j)	85
2.3. Calcul des flux de C	89
2.3.1. Données nécessaires pour les différents calculs	89
2.3.2. Calcul de la minéralisation réelle du carbone du résidu	89
2.3.3. Calcul de l'assimilation apparente du carbone du résidu par la biomasse	91

Chapitre III: FLUX DE N ET DE C AU COURS DE LA DECOMPOSITION DE PAILLE DE BLE EN SITUATION NON LIMITANTE EN N MINERAL

1. OBJECTIFS DE L'EXPERIMENTATION ET TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX	93
1.1. Objectifs de l'expérience	95
1.2. Protocole expérimental	95
2. RESULTATS	97
2.1. Evolution de la fraction grossière (ou fraction > 200 µm):	97
2.1.1. Carbone organique	97
2.1.2. Azote	99
2.1.3. Fractions biochimiques	101
2.2. Minéralisation apparente du carbone du résidu	101
2.3. Azote minéral	103
3. CALCUL DES FLUX D'AZOTE	105
3.1. Organisation brute (i) de l'azote minéral	105
3.1.1. Sol sans résidu	105
3.1.2. Sol avec paille	107
3.2. Minéralisation brute (flux m et s)	107
3.2.1. Sol sans résidu	107
3.2.2. Sol avec résidu	107
3.3. Assimilation directe (sous forme organique)de l'azote de la paille (flux j)	107
3.4. Discussion: flux de N pendant la phase d'organisation nette.	109
3.4.1. Devenir de l'azote du résidu	109
3.4.2. Reminéralisation de l'azote récemment organisé	111
3.4.3. Assimilation totale d'azote par la microflore	113
4. CALCUL DES FLUX DE CARBONE	115
4.1. Evolution des différentes fractions biochimiques de la paille	115
4.2. Minéralisation réelle et apparente du carbone de la paille	117
4.2.1. Résultats	117
4.2.2. Interprétation du "priming effect"	117
4.3. Assimilation du carbone de la paille	119
4.3.1. Evaluation du rendement d'assimilation du carbone	119

4.3.2. Flux de recyclage du carbone	121
4.3.3. Flux d'azote au cours du renouvellement de la biomasse	125
5. DISCUSSION	129
Chapitre IV: FLUX DE N ET DE C AU COURS DE LA DECOMPOSITION DE PAILLE DE BLE EN SITUATION LIMITANTE EN N MINERAL	
1. OBJECTIFS DE L'EXPERIMENTATION ET TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX	135
1.1 Objectifs de l'expérience	137
1.2. Traitements expérimentaux	137
2. RESULTATS	139
2.1. Evolution de la fraction grossière (ou fraction > 200 µm)	139
2.1.1. Carbone organique	139
2.1.2. Azote	139
2.1.3. Evolution du rapport C/N	141
2.2. Minéralisation apparente du carbone du résidu	141
2.3. Evolution de l'azote minéral	143
3. FLUX DE N AU COURS DE LA DECOMPOSITION	143
3.1. Minéralisation dans le traitement sans résidu et organisation dans le traitement avec résidu	143
3.2. Devenir de l'azote du résidu	145
3.3. Quantités totales d'azote assimilé par la microflore	147
4. FLUX DE C AU COURS DE LA DECOMPOSITION	149
4.1. "Priming-effect" et minéralisation réelle du carbone du résidu	149
4.1.1. Résultats	149
4.1.2. Discussion	149
4.2. Assimilation du carbone	151
4.2.1. Résultats	151
4.2.2. Calculs de l'assimilation nette totale du carbone	151
4.3. Flux de N associés au renouvellement de la biomasse	155
5. DISCUSSION	155
Chapitre V: FLUX BRUTS DE N ET DE C AU COURS DE LA DECOMPOSITION D'UN RESIDU JEUNE DE TYPE "CULTURE INERMEDIAIRE	
1. OBJECTIFS DE L'EXPERIMENTATION ET TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX	161
1.1. Objectifs de l'expérience	161
1.2. Protocole expérimental	161
2. RESULTATS	163
2.1. Evolution de la fraction grossière (fraction > 200 µm)	161
2.1.1. Carbone	163
2.1.3. Azote	165
2.1.3. Rapport C/N	165
2.1.4. Fractions biochimiques	167
2.2. Minéralisation apparente du carbone du résidu	167
2.3. Evolution de l'azote minéral	167
2.3.1. Traitements sans résidu	167
2.3.2. Traitements avec résidu	169
2.4. Conclusion: Nature des résidus étudiés	169

3. CALCUL DES FLUX D'AZOTE	171
3.1. Traitements sans résidus	171
3.1.1. Bilan ¹⁵ N	171
3.1.2. Flux de minéralisation (\bar{m}), de nitrification (n) et d'organisation (i)	173
3.2. Traitements avec résidus	173
3.2.1. Bilan ¹⁵ N	173
3.2.2. Minéralisation de l'azote du résidu: flux s	175
3.2.3. Organisation de l'azote minéral: flux i	175
3.2.4. Nitrification de l'ammonium: flux n	175
3.2.5. Assimilation directe de l'azote organique du résidu: flux j	177
3.3. Discussion	179
4. CALCUL DES FLUX DE CARBONE	181
4.1. Modélisation de l'évolution des différentes fractions biochimiques du résidu	181
4.2. Minéralisation réelle du carbone du résidu et "priming -effect" carboné	183
4.3. Assimilation nette du carbone par la biomasse	183
4.3.1. Résultats	183
4.3.2. Assimilation et recyclage du carbone	185
4.3.3. Flux d'azote au cours du renouvellement de la biomasse	185
5. DISCUSSION	187
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	191
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	I à XII
ANNEXES	

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE I

Tableau 1: Comparaison du potentiel d'organisation de l'azote par la microflore du sol mesuré au cours d'études de la décomposition de pailles de céréales.

page 52

CHAPITRE II

Tableau 2: Caractéristiques granulométriques et chimiques du sol utilisé.

page 70

Tableau 3: Teneurs en C, N, excès isotopiques ^{15}N et ^{13}C et composition biochimique des pailles de blé et des résidus de seigle utilisés au cours des expériences.

page 70

CHAPITRE III

Tableau 4: Evolution de la quantité d'azote minéral organisé sur la fraction grossière (mesuré par le marquage ^{15}N), de l'azote réellement issu de la paille (Nr) et de l'azote total mesuré (Nt) dans la fraction grossière au cours de la décomposition des pailles de blé.

page 98

Tableau 5: Evolution des quantités d'azote minéral et de son excès isotopique ^{15}N , des quantités de ^{15}N organique des fractions fines et grossières et bilan ^{15}N (somme des trois fractions) du traitement B pendant les 50 premiers jours d'incubation.

page 104

Tableau 6: Données nécessaires (e'_a , e_a , e'_m et e_m) au calcul du flux j et résultat du calcul au cours des 49^m premiers jours d'incubation.

page 106

Tableau 7: Evolution des quantités d'ammonium et de son excès isotopique ^{15}N , du nitrate et de son excès isotopique ^{15}N , de l'azote organique (fractions < et > 200 μm) et de son excès isotopique ^{15}N , pour le traitement Paille $^{14}\text{N} + ^{14}\text{N-NH}_4 + ^{15}\text{N-NO}_3$, pour calculer le flux de reminéralisation (cf texte).

page 110

Tableau 8: Evolution des quantités de ^{13}C mesuré dans la fraction fine, calculé pour la fraction grossière et de carbone total assimilé par la biomasse au cours de la décomposition de paille de blé.

page 118

Tableau 9: Exemple de calculs des flux bruts de carbone: a1, m1, a2 et m2 en fonction du carbone minéralisé (m), du carbone assimilé (a) et du rendement d'assimilation (Y_a) pour le traitement A entre 0 et 3 jours.

page 122

Tableau 10: Calcul du rapport C/N de la biomasse néoformée en données cumulées au cours de la décomposition de paille de blé.

page 124

Tableau 11: Calcul de la reminéralisation nette d'azote par le recyclage de carbone et de l'azote au cours de la phase de reminéralisation nette: entre 28 et 48 jours et 48 et 300 jours. page 126

CHAPITRE IV

Tableau 12: Calcul de l'azote total assimilé par la microflore au cours de la décomposition de paille de blé en situation limitante en N minéral: traitement N5. page 144

Tableau 13: Mesures de ^{13}C dans la fraction fine au cours de la décomposition et quantités calculées de C assimilé par la biomasse suivant les deux hypothèses. page 150

Tableau 14: Calcul du rapport C/N de la biomasse néoformée au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions limitantes en N minéral, suivant les hypothèses 1 et 2 pour le calcul de l'assimilation nette du carbone. page 154

CHAPITRE V

Tableau 15: Quantités d'azote nitrique, organique soluble et organique insoluble et total mesurées pour les deux résidus de seigle. page 164

Tableau 16: Données nécessaires au calcul des flux et bilan ^{15}N pour les traitements sans apport de résidus. page 170

Tableau 17: Flux cumulés de minéralisation (m), d'organisation (i) et de nitrification (n) calculés pour le traitement sans résidu avec les excès isotopiques mesurés du NO_3 (1) et corrigés (2) pour atteindre un bilan ^{15}N de 100 %. page 172

Tableau 18: Données nécessaires au calcul des flux et bilan ^{15}N pour les traitements avec apport de résidus (traitements B et C). page 172

Tableau 19: Quantités de ^{15}N organique, excès isotopiques de l'ammonium ou du nitrate dans le traitement A (seigle $^{15}\text{N}^{13}\text{C}$) et estimation du flux j au cours de la décomposition de ce résidu. page 176

Tableau 20: Evolution de la quantité de ^{13}C mesuré dans la fraction fine, du C assimilé par la biomasse et du rendement d'assimilation cumulé pour le traitement A. page 182

Tableau 21: Flux bruts cumulés de carbone a1, a2, m1 et m2 au cours de la décomposition du seigle après 30 jours d'incubation - traitement A. page 184

Tableau 22: Calcul du rapport C/N de la biomasse néoformée au cours de la décomposition de résidu de seigle. page 186

LISTE DES FIGURES

INTRODUCTION

Figure 1: Evolution du reliquat azote minéral du sol (0-90 cm) et rendement du blé mesurés à la récolte en fonction de la dose d'azote appliquée - d'après les travaux de Chaney (1990).

page 18

Figure 2: Evolution de l'azote de la plante, de l'azote minéral provenant de l'engrais et celui du sol pendant la culture de blé et l'interculture - d'après les travaux de Machet et Mary (1989).

page 18

Figure 3: Schéma simplifié de la décomposition d'un résidu dans un sol avec flux de C et N.

page 22

CHAPITRE I

Figure 4: Evolution des teneurs en fraction hydrosoluble, protéines, hémicellulose, cellulose et lignine au cours de la croissance de l'orge (d'après Waksman, 1952 dans Dommergues et Mangenot, 1970).

page 34

Figure 5: Modèles de décomposition des litières forestières.

page 36

Figure 6: Flux de carbone au cours de la décomposition d'un apport organique récent dans le sol.

page 42

Figure 7: Processus de transformation de l'azote au cours de la décomposition d'un apport organique récent dans un sol en l'absence de plante.

page 44

Figure 8: Evolution de l'azote minéral du sol au cours de la décomposition d'un résidu de maïs et d'un témoin sans résidu en conditions contrôlées (d'après Mary et Recous, 1994).

page 46

Figure 9: Cinétique de l'organisation brute de l'azote minéral au cours de la décomposition de résidus de maïs (d'après Darwis, 1990).

page 54

Figure 10: Effet de la disponibilité initiale en N minéral du sol sur la minéralisation du carbone d'un résidu de maïs et l'évolution de l'azote minéral - D'après Darwis (1990).

page 58

Figure 11: Modèle de simulation des transformations du carbone et de l'azote dans le sol (Van Veen *et al.*, 1985).

page 62

Figure 12: Flux de carbone au cours de la décomposition d'après le modèle de Van Veen *et al.* (1985) montrant le recyclage du carbone en fonction de la partition du carbone microbien entre les différents pools carbonés et le rendement d'assimilation du carbone.

page 64

CHAPITRE II

- Figure 13: Système expérimental: bocal contenant le mélange sol-résidu, un pilulier d'eau et un bécher de NaOH 0.25 M. page 72
- Figure 14: Etapes du traitement des échantillons pour le dosage de l'azote minéral, l'azote organique, l'extraction des résidus et les différentes mesures isotopiques. page 74
- Figure 15: Liaison Analyseur d'azote - spectromètre de masse. page 76
- Figure 16: Schéma représentant la localisation de la biomasse néoformée et les flux bruts d'azote au cours de la décomposition. page 80
- Figure 17: Principe de l'utilisation couplée du marquage ^{15}N résidu et ^{15}N minéral pour le calcul du flux j. page 84
- Figure 18: Schéma représentant la localisation de la biomasse néoformée et les flux bruts de carbone au cours de la décomposition d'un résidu. page 88

CHAPITRE III

- Figure 19: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière (fraction $> 200 \mu\text{m}$) au cours de la décomposition des pailles de blé ^{14}N , ^{15}N et du témoin sans résidu. page 96
- Figure 20: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière (corrigé du témoin) au cours de la décomposition de pailles de blé ^{14}N et ^{15}N . page 96
- Figure 21: Evolution de l'azote total (Nt), de l'azote réellement issu du résidu (Nr) et de l'azote de la biomasse (Ns) pendant les 50 premiers jours de la décomposition de pailles de blé. page 98
- Figure 22: Evolution de la quantité de fraction soluble, d'hémicelluloses, de cellulose et de lignine de la fraction grossière (fraction $> 200 \mu\text{m}$) au cours de la décomposition de pailles de blé. page 100
- Figure 23: Evolution de la minéralisation apparente du carbone au cours de la décomposition de paille ^{14}N et de la paille ^{15}N . page 102
- Figure 24: Evolution de la quantité d'azote minéral du sol pendant l'incubation de $^{13}\text{C}^{14}\text{N}$, $^{13}\text{C}^{15}\text{N}$ et du traitement sans résidu. page 102
- Figure 25: Cinétique d'organisation brute de l'azote minéral (flux i) au cours de la décomposition de paille de blé et de résidus de maïs en situations non limitantes en N minéral. Les données maïs sont extraites du travail de Darwis (1990). page 104

Figure 26: Flux bruts d'azote au cours de la phase d'organisation nette ($t = 28$ jours).

page 108

Figure 27: Principe de détermination des flux d'azote avec apport de NH_4^+ et $^{15}\text{N NO}_3$. Cette méthode permet d'estimer la reminéralisation de l'azote organique de la biomasse. Le ^{15}N qui apparaît dans le pool ammoniacal provient de la reminéralisation de l'azote organique de la biomasse.

page 110

Figure 28: Evolution des flux bruts de reminéralisation (r) et d'organisation (i) et de la différence ($i - r$) calculés par ajustement linéaire par la méthode de Mary et Recous (1994), au cours de la décomposition de paille de blé.

page 112

Figure 29: Evolution du rapport N assimilé / C minéralisé au cours de la décomposition de paille de blé.

page 110

Figure 30: Evolution du C minéralisé provenant de la minéralisation du carbone du sol, du "priming-effect" et du carbone du résidu au cours de la décomposition de la paille de blé.

page 116

Figure 31: Evolution du rendement apparent d'assimilation du carbone (en données cumulées) au cours de la décomposition de la paille de blé.

page 116

Figure 32: Flux de carbone et rendement d'assimilation au cours de la décomposition du carbone du résidu et de la biomasse microbienne. Le flux d'humification est considéré comme négligeable.

page 120

Figure 33: Evolution du flux cumulé de recyclage du carbone microbien au cours de la décomposition de paille de blé pour un rendement d'assimilation de 0.60, 0.50 et 0.40.

page 122

Figure 34: Evolution de la minéralisation cumulée au cours de la décomposition du résidu - flux $m1$ -, du renouvellement de la biomasse - flux $m2$ - et totale mesurée au cours de la décomposition de paille de blé.

page 122

Figure 35: Flux de recyclage $Nr1 + Nr2$ accompagnant le renouvellement de la biomasse et flux d'assimilation directe d'azote ($i + j$) pendant les 30 premiers jours d'incubation au cours de la décomposition de paille de blé.

page 124

Figure 36: Représentation des flux bruts de carbone et d'azote au cours de la décomposition d'un résidu avec renouvellement de la biomasse.

page 126

CHAPITRE IV

Figure 37: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral.

page 138

Figure 38: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral en fonction du taux de minéralisation apparente du carbone.

page 138

Figure 39: Evolution de la quantité d'azote de la fraction grossière au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral en fonction du taux de minéralisation apparente du carbone.

page 140

Figure 40: Evolution du rapport C/N de la fraction grossière au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral en fonction du taux de minéralisation apparente du carbone.

page 140

Figure 41: Evolution de la minéralisation apparente cumulée du carbone au cours de la décomposition de paille de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral.

page 142

Figure 42: Evolution de la quantité d'azote minéral du sol au cours de la décomposition de paille de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral et pour le témoin sans résidu.

page 142

Figure 43: représentation des flux de N au cours de la décomposition de paille de blé si celle ci est limitée par la disponibilité en N minéral dans le sol.

page 144

Figure 44: Quantités totales d'azote assimilé au cours de la décomposition de la paille de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral.

page 146

Figure 45: Evolution du "priming effect" au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral.

page 148

Figure 46: Evolution du "priming effect" en fonction du taux de minéralisation apparente au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral.

page 148

Figure 47: Evolution du flux cumulé de recyclage du carbone (a2) au cours de la décomposition de paille de blé pour un rendement d'assimilation du carbone de 0.60, 0.50 et 0.40 et pour les hypothèses de calculs 1 et 2.

page 152

Figure 48: Evolution du flux cumulé de recyclage du carbone (a2) associé au renouvellement de la biomasse au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral. Le rendement d'assimilation du carbone est de 0.60.

page 152

Figure 49: Evolution du flux de recyclage de l'azote (Nr) au cours du renouvellement de la biomasse au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions non limitantes - Hypothèses 1 et 2 - et limitantes en N minéral.

page 154

CHAPITRE V

- Figure 50: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière au cours de la décomposition de résidu de seigle et pour les témoins sans résidus. page 162
- Figure 51: Evolution de la proportion de carbone organique de la fraction grossière ré-extrait (corrigé du témoin) au cours de l'incubation pour les traitements A, B et C. page 162
- Figure 52: Evolution de la quantité d'azote total de la fraction grossière (corrigé du témoin) au cours de la décomposition des résidus de seigle. page 164
- Figure 53: Evolution du rapport C/N de la fraction grossière au cours de la décomposition de résidus de seigle. page 164
- Figure 54: Evolution de la quantité de fraction soluble, d'hémicelluloses, de cellulose et de lignine au cours de la décomposition du résidu de seigle (traitement A). page 166
- Figure 55: Vitesse de minéralisation du carbone du résidu au cours de la décomposition de résidu de seigle (les lettres indiquant une éventuelle différence significative au seuil de 5 %). page 166
- Figure 56: Evolution de la quantité d'azote minéral au cours de la décomposition de seigle et pour les traitements sans résidus. page 168
- Figure 57: Evolution de l'ammonium et du nitrate pour le sol sans résidu. page 168
- Figure 58: Evolution de l'ammonium et du nitrate pour le sol avec résidu. page 168
- Figure 59: Evolution de la minéralisation de l'azote de la matière organique (m), de l'azote du résidu (s) et de la somme (m + s) mesurées au cours de la décomposition du seigle. page 174
- Figure 60: Evolution de l'organisation du nitrate (in), de l'ammonium (ia) et de l'organisation totale (flux ia + in) au cours de la décomposition. page 174
- Figure 61: Evolution de la nitrification de l'azote ammoniacal au cours de la décomposition d'un résidu de seigle. page 174
- Figure 62: Devenir de l'azote du résidu marqué et flux bruts d'azote entre les différents compartiments au cours de la décomposition d'un résidu de seigle. page 176
- Figure 63: Flux bruts cumulés d'azote au cours de la décomposition d'un résidu de seigle au bout de 5.8 jours d'incubation à 15°C. page 178
- Figure 64: Comparaison du "priming effect" carboné au cours de la décomposition de paille de blé et de résidu de seigle. page 182
- Figure 65: Evolution du rendement apparent cumulé d'assimilation du carbone pour le traitement A, B et C. page 184

Figure 66: Flux cumulé de recyclage du carbone en fonction du rendement d'assimilation $Y = 0.60, 0.50$ et 0.40 au cours de la décomposition de seigle.

page 184

Figure 67: Flux d'azote associé au renouvellement de la biomasse (Nr) au cours de la décomposition du seigle avec un rendement d'assimilation de $0.60, 0.50$ et 0.40 .

page 186

Figure 68: Evolution de la minéralisation apparente du carbone au cours de la décomposition de paille de blé en conditions d'azote minéral limitant, non limitant et pour les résidus de seigle.

page 188

Figure 69A: Comparaison entre la taille de la fraction soluble (F.S.) mesurée par méthode Van Soest et Wine (1967) et extraction à l'eau distillée et B: relation entre la vitesse de minéralisation initiale du carbone et taille de la fraction soluble mesurée par extraction à l'eau distillée.

page 188

CONCLUSION

Figure 70: Minéralisation cumulée du carbone de la paille de blé incubées en conditions contrôlées avec trois quantités d'azote minéral dans le sol et la même paille en plein champ (Darwis, 1993). Le temps est exprimée en équivalent-jour à 25°C .

page 196

Figure 71: Evolution du rapport N assimilé/C minéralisé soit $(i+j)/m1$ en fonction du taux de minéralisation apparente pour les trois expériences.

page 198

Figure 72: Evolution du rapport N métabolisé/C minéralisé soit $(i+j+Nr1)/m1$ en fonction du taux de minéralisation apparente pour les trois expériences.

page 198

Figure 73: Modèle d'actions possibles de la disponibilité en N minéral et de la nature du résidu au cours de la décomposition par la microflore du sol.

page 200

INTRODUCTION

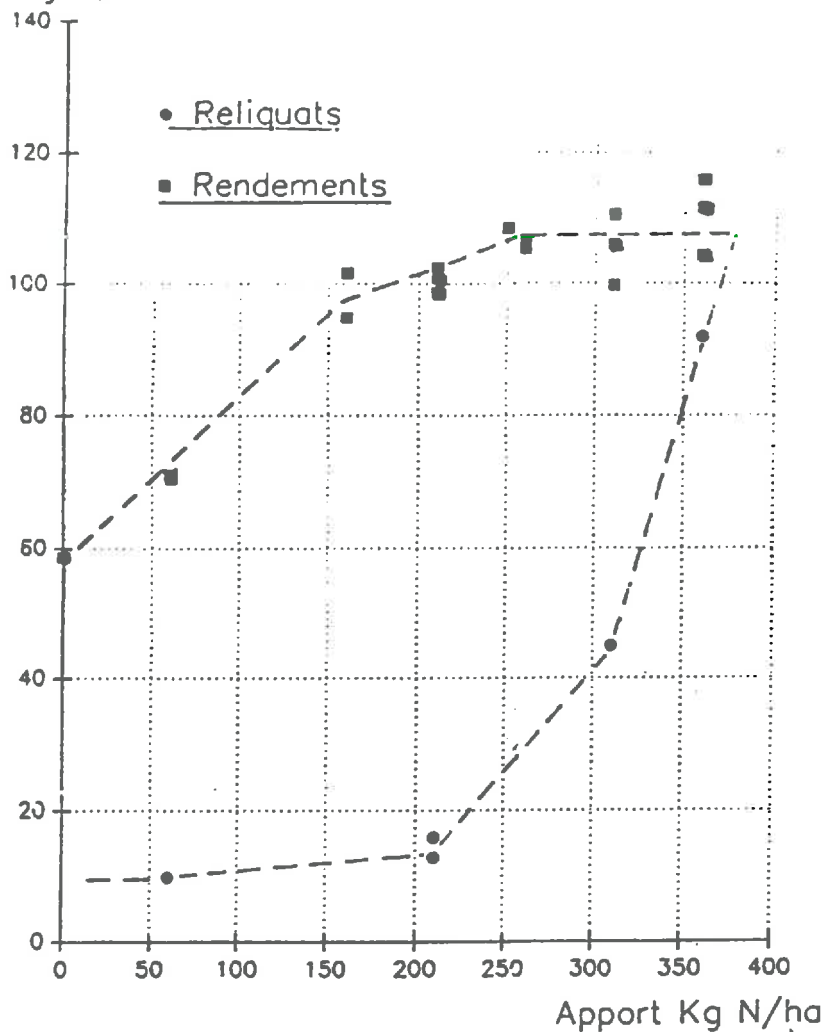


Figure 1: Evolution du reliqua azote minéral du sol (0-90 cm) et rendements du blé mesurés à la récolte en fonction de la dose d'azote appliquée - d'après les travaux de Chaney (1990)

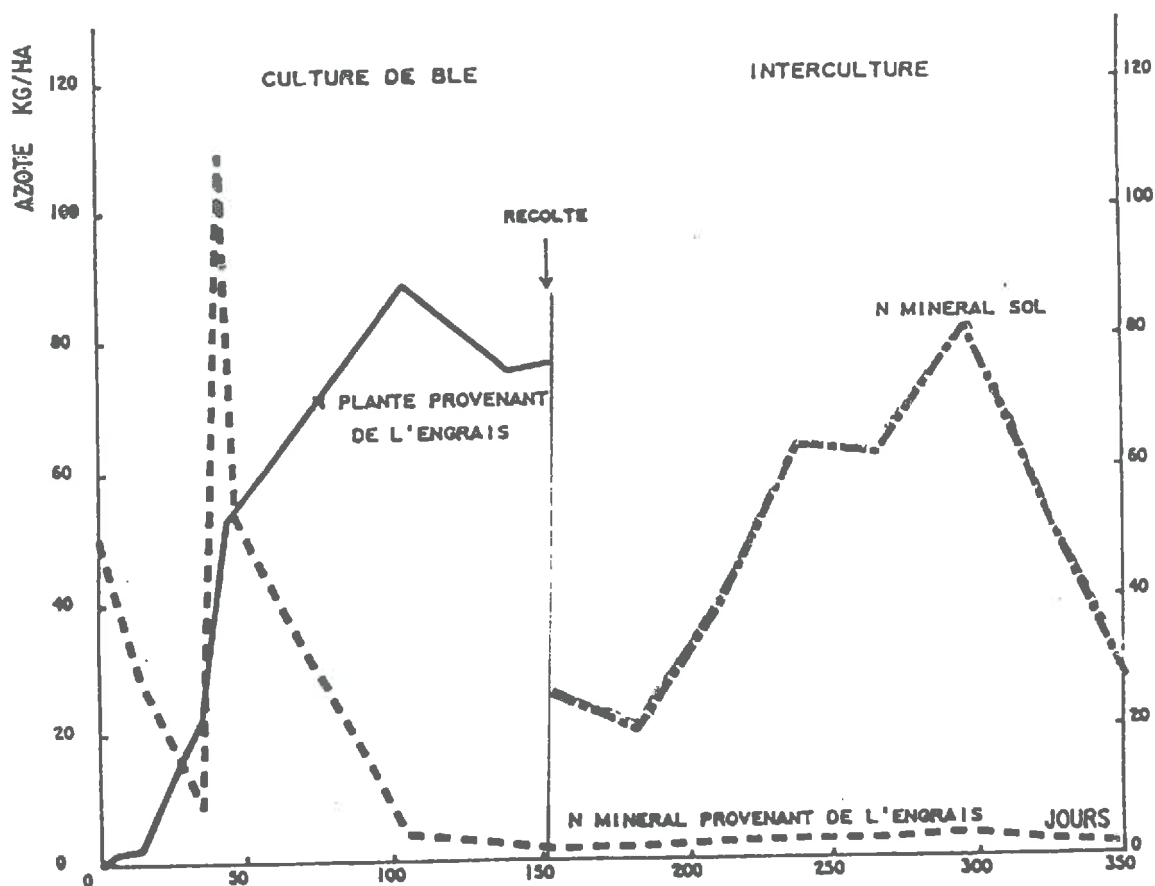


Figure 2: Evolution de l'azote dans la plante, de l'azote minéral provenant de l'engrais et celui du sol pendant la culture de blé et l'interculture - d'après les travaux de Machet et Mary (1989)

Depuis le rapport Hénin (1980), les médias ont sensibilisé l'opinion publique aux problèmes liés à la pollution nitrique. Une directive communautaire de la C.E.E. du 15 juillet 1980 fixe la teneur maximale en NO_3^- des eaux destinées à la consommation humaine à $50 \text{ mg NO}_3^- \text{ l}^{-1}$. En 1987, 1.7 million de personnes en France étaient desservies en eaux dont la teneur en nitrate avait dépassé, une fois au moins dans l'année, la norme européenne (Source: Ministère de la Santé).

Même si elle n'est pas la seule responsable, l'activité agricole contribue grandement à cette pollution des eaux superficielles. L'amélioration des techniques culturales et des variétés a entraîné une augmentation des rendements potentiels en grande culture. Depuis 1970, le prix de vente des céréales a baissé de plus de 40 % (Source: I.N.S.E.E.). L'azote est un élément essentiel à la croissance et au développement de la plante et le principal facteur limitant de la production céréalière. Pour obtenir des revenus compatibles avec des critères de rentabilité de plus en plus exigeants, les agriculteurs ont appliqué des doses croissantes d'engrais azotés: + 25 % de 1976 à 1986 (Source: F.N.I.E.). Il est plus que jamais nécessaire de mieux maîtriser la fertilisation azotée pendant la culture tout en visant des objectifs de rendement et de qualité économiquement viables.

Les engrais azotés ont été très souvent suspectés d'être la cause directe de la pollution nitrique: l'azote apporté en excès par rapport aux besoins de la culture est susceptible d'être entraîné tôt ou tard en profondeur et lessivé. Cependant, les études réalisées avec des engrais marqués à l'azote 15 (Remy et Viaux, 1980 - Dowdell et Webster, 1980 - Powlson *et al.*, 1985 - Mary, 1988 - Recous, 1988 - Denys *et al.*, 1990) montrent que ce mécanisme de pollution directe n'est pas souvent mis en jeu en cas de fertilisation raisonnée: les pertes d'azote issu de l'engrais pendant la culture et pendant l'hiver qui suit sont faibles et inférieures à 5 kg N ha^{-1} . Par contre, des excès notables de fertilisation entraînent une accumulation importante de N minéral à la récolte et accroissent le risque de lessivage (figure 1).

Les mesures d'évolution de l'azote minéral pendant les périodes automnale et hivernale mettent en évidence des productions importantes de nitrate liées à la minéralisation de la matière organique du sol (figure 2). Ce nitrate peut être entraîné en profondeur par les pluies hivernales lorsque celles-ci sont importantes. Ce processus aboutit à la production en surface et à leur entraînement de plusieurs dizaines de kg de N minéral par hectare. Cette quantité suffit à elle seule à engendrer la pollution nitrique.

Il en résulte que la maîtrise de la fertilisation azotée au cours de la culture est nécessaire mais non suffisante. Il est également nécessaire de prévoir et de maîtriser la minéralisation qui se produit pendant

l'interculture. Les objectifs de production et de protection de l'environnement doivent être étudiés de manière conjointe.

En plus des outils d'aide à la décision en matière de fertilisation azotée des cultures: méthode du bilan prévisionnel (Hébert, 1975 - Remy et Hébert, 1977), méthode JUBIL (Justes, 1993), il existe des techniques culturales pour maîtriser la minéralisation d'azote pendant l'interculture. Trois solutions techniques sont envisageables à l'heure actuelle: l'implantation de cultures intermédiaires, l'utilisation d'inhibiteurs de nitrification et une meilleure gestion des résidus de récolte. L'implantation de cultures intermédiaires est une méthode efficace qui aboutit à une réduction des quantités d'azote minéral lessivé de 30 à 80 kg N ha⁻¹ (Chapot, 1987 - Martinez, 1989 - Guiraud *et al.*, 1990). La réduction du lessivage du nitrate résulte à la fois de l'absorption racinaire diminuant le stock d'azote susceptible d'être lessivé et une évapotranspiration importante du couvert végétal qui limite le drainage de l'eau en profondeur.

Depuis les années 1960, différentes molécules chimiques ont été testées et commercialisées comme inhibiteurs de nitrification. Ces molécules, telles que la nitrapyrine ou le dicyandiamide, ont un effet bactériostatique sur les bactéries du sol responsables de la transformation de l'ammonium en nitrate (Amberger, 1981). Cependant, ces molécules ne sont pas d'un usage fréquent en France et les quelques essais réalisés ne permettent pas pour l'instant de garantir une bonne efficacité de ces produits en plein champ pendant la phase hivernale (Guiraud, 1990).

L'augmentation des rendements céréaliers a entraîné une spécialisation des agriculteurs et une séparation géographique des zones céréalières et d'élevage (Monnier, 1991). L'incorporation des pailles pendant l'interculture fait apparaître une diminution de l'azote minéral lessivé du même ordre de grandeur qu'une culture intermédiaire (Darwis, 1993). La décomposition de ces résidus est assurée par les micro-organismes du sol qui utilisent le carbone organique pour satisfaire leurs besoins énergétiques et de croissance. Les micro-organismes du sol ont des besoins importants et utilisent alors l'azote minéral du sol. Pour des pailles de blé, le potentiel d'organisation mesuré au laboratoire (Nommick, 1962 - Powlson *et al.*, 1985 - Recous *et al.*, 1993) ou au champ (Darwis, 1993) atteint environ 15 kg d'azote minéral par tonne de paille.

Pour optimiser la gestion des résidus de culture, à la fois dans le but de réduire les pertes de nitrate et de mieux conduire la fertilisation azotée de la culture suivante, il est nécessaire de mieux prévoir la décomposition des matériaux organiques et son effet sur la cinétique de l'azote minéral.

Le processus de décomposition peut aboutir à la formation d'azote minéral provenant du résidu (minéralisation) ou, au contraire, à la transformation de l'azote minéral en azote organique (organisation). Ces transformations

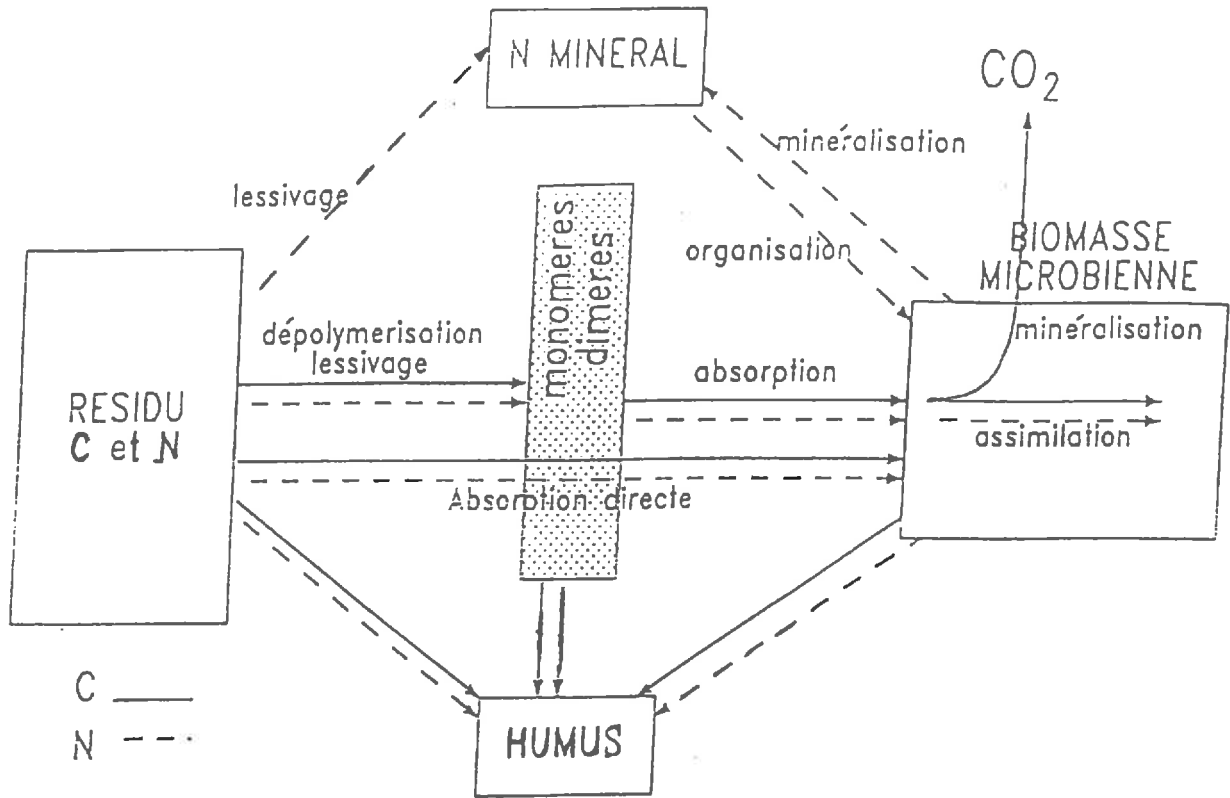


Figure 3: Schéma simplifié de la décomposition d'un résidu dans un sol avec flux de C et N.

de l'azote sont dépendantes des processus de transformation du carbone du résidu et de la biomasse néoformée: minéralisation et assimilation du carbone du résidu, recyclage des constituants microbiens (figure 3). Le carbone est l'élément "moteur" de la décomposition par la microflore du sol. Il existe un couplage entre les éléments C et N au cours de la décomposition qui est décrit dans les modèles mathématiques de biotransformations de C et N dans le sol qui prévoient la dynamique de l'azote minéral dans le sol (Smith, 1979 - Mac Gill *et al.*, 1980 - Rao *et al.*, 1981 - Molina *et al.*, 1983 - Van Veen *et al.*, 1984).

De simples mesures d'azote ou de carbone dans un tel système ne suffisent pas à estimer les différents mécanismes. Les compartiments à mesurer sont nombreux: C et N du résidu, du sol, de la biomasse; C et N organique, ammonium et nitrate de la solution du sol, CO₂ et éventuellement N₂O et N₂ atmosphérique. Le traçage isotopique de chaque élément étudié s'avère alors nécessaire pour mesurer tous les processus bruts se produisant au cours de la décomposition. Peu de travaux ont cherché à mesurer simultanément les flux bruts de C et de N par traçage isotopique au cours de la décomposition.

D'autre part, de nombreux facteurs gouvernent la décomposition des résidus dans le sol. La nature chimique du résidu (rapport C/N et constitution biochimique) a une forte influence sur sa décomposition ainsi que sur la dynamique de l'azote minéral dans le sol. La disponibilité instantanée en N minéral du sol semble être également un facteur important: un apport d'azote minéral peut stimuler la décomposition de paille de blé, de maïs ou d'un apport de glucose (Lueken *et al.*, 1962 - Smith et Douglas, 1971 - Muller et Remy, 1984 - Darwis, 1990).

Le travail que nous avons réalisé a consisté à:

- mettre au point une méthodologie de mesure simultanée des flux bruts de N et de C par traçage isotopique au cours de la décomposition de résidus de paille de blé (rapport C/N élevé), en conditions contrôlées.
- tester l'influence de la disponibilité en N minéral sur ces flux de N et de C au cours de la décomposition.
- tester l'influence de la nature du résidu sur sa décomposition, en comparant la décomposition de résidu de seigle jeune ayant une forte teneur en N (rapport C/N faible) et de blé (rapport C/N élevé) et dont les compositions biochimiques sont très différentes.

L'objectif de ce travail est de mieux préciser les relations entre flux de carbone et d'azote au cours de la décomposition des résidus de culture, ainsi que l'effet des facteurs du milieu sur la décomposition et sur la dynamique de l'azote minéral. Ces travaux ainsi que d'autres résultats acquis au laboratoire azote de l'Unité d'Agronomie I.N.R.A. de Laon (Mary

et al., 1992 - Mary *et al.*, 1993 - Recous, travaux en cours) ont pour but de permettre un meilleur paramétrage des modèles qui simulent les flux de C et de N au cours de la décomposition des résidus de récolte dans les sols en fonction des conditions du milieu.

Ce travail s'inscrit dans un projet plus vaste de gestion de l'azote en zones de cultures intensives, projet faisant l'objet d'un contrat de recherche entre "La Grande Paroisse" S.A. et les Unités d'Agronomie de l'I.N.R.A. de Laon (02) et de Grignon (78).

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

Les résidus végétaux qui retournent au sol représentent une partie importante de la biomasse végétale formée au cours de la croissance. La production végétale, ou production primaire nette, varie de 2.4 t de matière sèche (M.S.) par hectare et par an pour les zones semi-arides à 46 t ha⁻¹ pour les zones tropicales humides (Coupland, 1979). Il est admis que 75 % au maximum de cette production primaire retourne au sol (Coleman *et al.*, 1976). Dans nos régions tempérées, la production primaire varie de 7 à 35 t MS ha⁻¹ an⁻¹. Les restitutions au sol peuvent varier de 10 %, dans le cas des prairies pâturées, à 40-50 % pour une culture de céréales par exemple. Pour les sols cultivés, ces restitutions représentent de 2 à 6 t ha⁻¹ de carbone, en incluant les parties racinaires. A ces restitutions s'ajoute le carbone provenant de la rhizosphère (exsudats racinaires, mucilages, lyse des cellules...) qui peut représenter 15 à 30 % de la quantité de carbone fixée par le peuplement végétal par photosynthèse (Keith et Oades, 1986). L'azote apporté au sol par ces résidus (parties aériennes et parties souterraines) représente de 25 kg ha⁻¹ - résidus pauvres en N : paille de céréales - à 150 kg ha⁻¹ pour des résidus riches en N : cultures intermédiaires enfouies précocement (Recous *et al.*, 1993).

La décomposition des composés organiques dans les sols a fait l'objet de très nombreuses recherches interdisciplinaires qui ont abordé ce thème dans différentes optiques: études fondamentales sur les organismes décomposeurs et leur succession, nature et spécificité des réactions biochimiques mises en jeu, intérêt agronomique des restitutions, élaboration de modèles empiriques ou déterministes calculant les transformations des éléments majeurs - N, C, P - au cours des biotransformations dans le sol. Quelques auteurs ont fait une revue de ces connaissances (Dommergues et Mangenot, 1970 - Swift *et al.*, 1979 - Mitchell et Nakas, 1986). Ces différentes approches fournissent des informations qualitatives et quantitatives qui sont complémentaires pour la compréhension de la décomposition. Ces différentes approches seront détaillées dans ce chapitre pour décrire le processus complexe qu'est la décomposition, les flux de N et de C connus ou moins bien étudiés et la modélisation des différents facteurs déterminant la décomposition.

1 - APPROCHES BIOCHIMIQUES ET MICROBIOLOGIQUES

La plus grande partie des résidus végétaux - 50 à 80 % - est constituée de glucides simples - hexoses et pentoses -, de leurs "dérivés" - aminoacides, acides uroniques, sucres méthylés, etc... - et de leurs polymères correspondants (Burns et Martin, 1986). La complexité physique et chimique de ces composés rend difficile une étude simple de la décomposition. Cependant, on peut dégager quatre grands types de composés qui peuvent être étudiés séparément. La cellulose - polymère majeur chez les végétaux - s'organise en un réseau de fibres constituant le squelette de la cellule où sont imbriquées les hémicelluloses et, dans les tissus âgés et de soutien, les lignines. La quatrième classe de composés est regroupée dans la

fraction soluble des végétaux qui sont les constituants peu ou faiblement polymérisés des cellules végétales. La dégradation de ces quatre grandes classes est assurée par différents groupes de micro-organismes qui possèdent l'équipement enzymatique adéquat pour cataboliser ces composés. De nombreux travaux se sont intéressés aux molécules et enzymes de la décomposition, ainsi qu'à la caractérisation des différents micro-organismes impliqués dans ce processus.

1.1. La cellulose

La cellulose est la molécule organique la plus abondamment synthétisée sur terre. Cette molécule est constituée d'un enchaînement de D-glucose reliés par une liaison de type B 1->4 (Lehninger, 1989) et possède un haut poids moléculaire (10 000 unités de glucose ou plus).

La décomposition de la cellulose est bien connue du point de vue biochimique. En effet, on a pu isoler le complexe multi-enzymatique spécifique de la dépolymérisation de cette molécule. Ce complexe cellulolytique est une association d'exo-enzymes produits par des bactéries (Yamane *et al.*, 1970), des Actinomycètes (Stutzenberger, 1972), ou des champignons (Clark et Stone, 1965) et même quelques invertébrés (Okada *et al.*, 1986). Les micro-organismes cellulolytiques ont été bien caractérisés au cours de la décomposition de paille de blé. Ces micro-organismes sont essentiellement des champignons dont les genres *Fusarium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Mucor* et *Penicillium* ont souvent été isolés (Sadavasian, 1939 - Walker, 1941 - Harper et Lynch, 1985 - Magan et Lynch, 1986).

1.2. Les hémicelluloses

Les hémicelluloses sont des polymères qui constituent, avec les pectines et la lignine, la matrice des parois cellulaires végétales. On distingue, d'un point de vue biochimique, les homopolysaccharides (enchaînement d'un même sucre) tels que les D-xylanes, D-mannanes et D-galactanes et les hétéroglycanes (enchaînement de plusieurs oses) tels que les L-arabino-D-glucurono-D-xylanes ou D-galacto-D-gluco-D-mannanes (Monties, 1980).

Le catabolisme des hémicelluloses a été peu étudié: on a pu isoler du sol la xylanase qui est capable d'hydrolyser les unités D-xylanes (Wirth et Wolf, 1992 - Wirth, 1992). Cependant, il est souvent mentionné que la plupart des enzymes de la décomposition sont, comme les cellulases, des exo-enzymes liées aux particules minérales et organiques du sol (Kiss *et al.*, 1975 - Burns, 1977). Il est donc délicat d'isoler toutes ces enzymes dans de bonnes conditions même si un certain nombre ont pu être purifiées à partir du sol (Burns et Martin, 1986). Il apparaît que l'activité hémicellulolytique est plus répandue que l'activité cellulolytique et qu'il n'existe pas vraiment une microflore spécifique de la dégradation des hémicelluloses (Dommergues et Manganot, 1970).

1.3. Les lignines

Les lignines sont des polymères aromatiques, non glucidiques et relativement stables. Ce sont des molécules composées d'unités phénylpropane ($C_6H_6-C_3$) diversement substituées suivant les espèces et qui sont les composés les plus répandus après la cellulose chez les végétaux. En effet, le bois contient de 18 à 35 % de lignine, les espèces herbacées renferment 21 à 35 % de lignine, les pailles de céréales peuvent en contenir de 20 à 30 % (Dommergues et Mangenot, 1970).

Le catabolisme de ces composés par la microflore du sol est très varié. Les connaissances les plus précises, que ce soit du point de vue microbiologique ou biochimique, ont été obtenues au cours d'études de la décomposition du bois. Même si certaines bactéries sont connues pour leur aptitude à dégrader la lignine - *Pseudomonas*, *Agrobacterium* et *Flavobacterium* - les champignons sont surtout responsables de la dégradation de ces composés aromatiques. Les études faites sur le bois (Kaplan et Hartenstein, 1978 - Harvey *et al.*, 1987 - Scheu, 1992) distinguent :

- * les pourritures "molles" constituées d'Ascomycètes - *Chaetomium*, *Xylaria*, *Hypoxyton* - et d'autres champignons imparfaits: *Coniothyrium*, *Staryus* et *Alteria*.
- * les pourritures brunes qui entraînent l'apparition de substances réductrices colorées (d'où leur nom) dues à l'altération des polyosides pariétaux associés à la lignine. Elles appartiennent au genre des Basidiomycètes.
- * les pourritures blanches. Ces champignons sont des Ascomycètes et surtout des Basidiomycètes qui dégradent en même temps la lignine et les polyosides associés.

La plupart des micro-organismes ligninolytiques produisent des enzymes extracellulaires, comme pour la cellulolyse, de type laccases ou peroxydases. En fait, ces enzymes coupent les liaisons les plus fragiles entre les monomères. Les acides humiques sont formés par polymérisation de ces monomères avec, simultanément, une modification chimique et un enrichissement en azote de ces composés.

1.4. Les composés solubles

Ce terme englobe les autres composés constitutifs des végétaux qui, d'un point de vue méthodologique, sont extraits par des solutions peu "agressives": eau à froid, à chaud, sels divers, détergents à pH neutre, etc... Cette fraction comprend:

- * les composés pectiques: polymères α 1- \rightarrow 4 de l'acide D galacturonique associés avec d'autres pentoses et hexoses. Ces composés possèdent de nombreux radicaux -COOH et forment des gels entourant les parois cellulaires.
- * les aminoacides, peptides et protéines. Il faut cependant noter que la plupart des composés peptidiques sont autolysés au cours de la

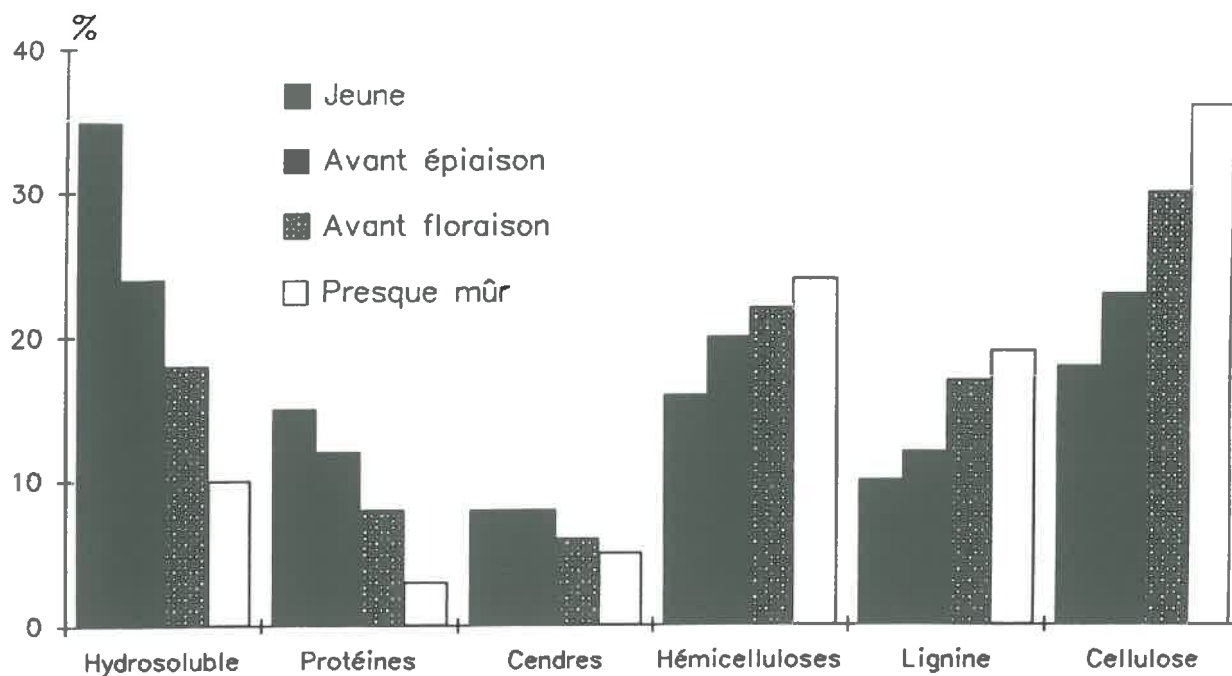


Figure 4: Evolution des teneurs en fraction hydrosoluble, protéines, hémicelluloses, cellulose et lignine au cours de la croissance de l'orge.
(d'après Waksman, 1952 cité par Dommergues et Mangenot, 1970)

sénescence des tiges et feuilles des végétaux en fin de cycle végétatif: la majorité de l'azote est alors accumulée dans les parties reproductrices de la plante (Chatterjee *et al.*, 1982). Ce mécanisme explique la pauvreté en N des résidus de récolte comme les pailles de céréales et même les légumineuses (pois, soja, etc...).

* les lipides et autres constituants lipidiques des membranes cellulaires.

* les métabolites secondaires: les tanins, les pigments essentiels tels que la chlorophylle, les pigments secondaires tels que les anthocyanes, et toutes les autres molécules spécifiques des espèces végétales (alcaloïdes, coumarines, etc...).

Il n'existe pas une microflore spécifique de cette fraction soluble en raison de la diversité des molécules contenues dans cette fraction. Mais des bacilles Gram négatif du genre *Bacillus* ou *Pseudomonas* se développent préférentiellement en présence de molécules organiques simples dans les sols: aminoacides ou acides organiques (Holding, 1960 cité par Dommergues et Mangenot, 1970). Cette fraction soluble est dégradée par une microflore du sol essentiellement bactérienne: décomposition rapide pour les hydrates de carbone et les acides aliphatiques aminés ou non alors que les tanins ou les composés phénoliques sont plus stables dans le sol.

1.5. Evolution des différents constituants des résidus au cours de la décomposition

Les méthodes les plus utilisées pour caractériser ces différents constituants biochimiques ont été mises au point en nutrition animale pour apprécier la valeur nutritive des végétaux (Jarrige, 1978). Ces méthodes déterminent la proportion de chaque constituant - fraction soluble, cellulose, hémicelluloses et lignine - par solubilisation de chaque fraction par un solvant approprié (détergent en milieu neutre ou acide, acides forts, bases fortes, etc..).

La figure 4 présente les proportions des différents constituants biochimiques de la paille d'orge au cours de son cycle de développement. Les résidus jeunes sont plus riches en protéines et en fraction soluble alors que les résidus en fin de cycle de végétation sont plus riches en hémicelluloses, cellulose et lignine.

Ces méthodes de caractérisation des résidus ont permis de suivre l'évolution de ces fractions au cours de la décomposition. L'évolution des différents constituants végétaux dans le temps est décrite dans la littérature de manière contradictoire (figure 5):

* Garrett (1950) suppose que chaque fraction est successivement dégradée et que, pendant la biodégradation d'une fraction, les autres fractions ne sont pas modifiées.

* Mindermann (1968) affirme que toutes les fractions se décomposent simultanément mais à des vitesses différentes.

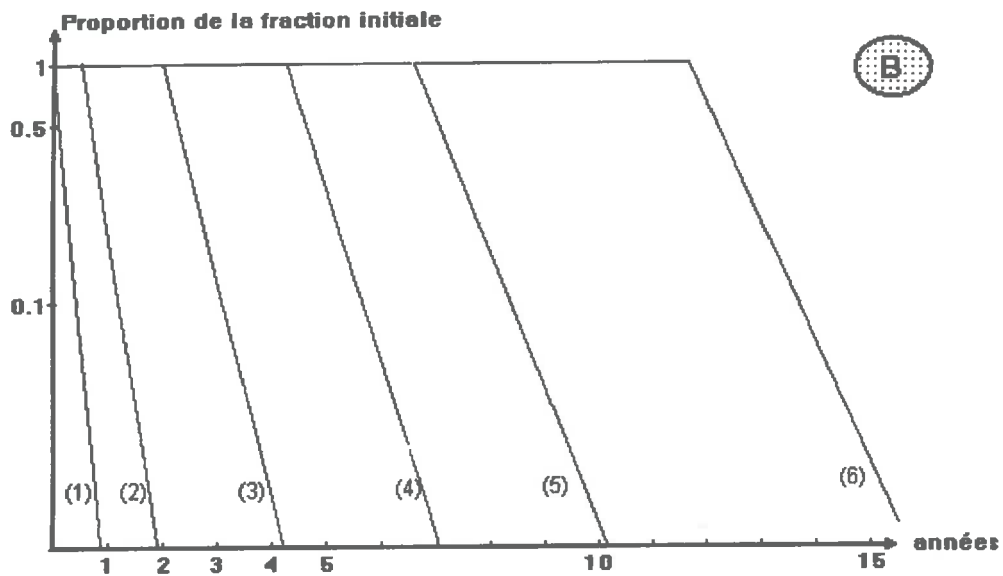
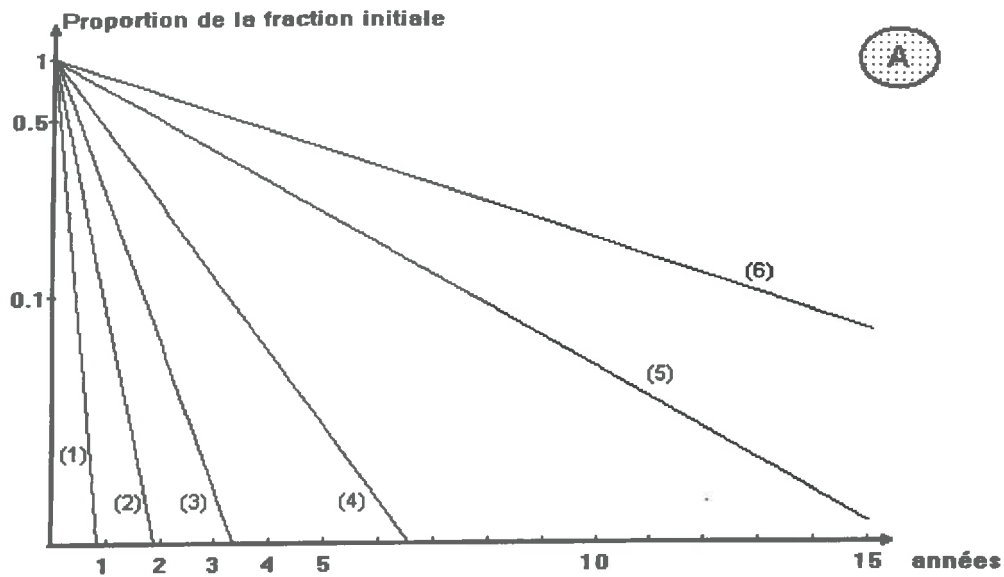


Figure 5: Modèles de décomposition de litières forestières:

(A): Modèle de Mindermann (1968) sur la vitesse de décomposition des différents substrats dans une feuille: 1: sucres; 2: hémicelluloses; 3: cellulose; 4: lignines; 5: cires; 6: phénols.

(B): Modèle de Garrett (1950): Décomposition séquentielle des substrats.

Cette dernière hypothèse semble la plus vraisemblable. En fait, puisque la dégradation de chaque fraction se fait à une vitesse différente, on assiste à un moment donné à une décomposition préférentielle d'un des composants même si tous les constituants biochimiques sont en cours de dégradation. Ainsi, on observe, au cours du temps, une dégradation successive de la fraction soluble, puis des hémicelluloses, de la cellulose, et enfin de la lignine.

La distinction entre les quatre groupes de molécules est souvent reprise pour modéliser la disparition d'un résidu incorporé dans un sol. Chaque constituant se dégrade suivant une cinétique d'ordre 1, avec une constante déterminée pour chaque constituant.

Il a été montré (Dommergues et Mangenot, 1970 - Swift *et al.*, 1979) qu'après l'apport d'un substrat organique complexe comme un résidu végétal, les micro-organismes hétérotrophes se développent en "vagues" successives correspondant à leur équipement enzymatique par rapport au substrat. La microflore qui s'installe est apte à utiliser le substrat dans les conditions du milieu. Quand le substrat s'épuise, la microflore se lyse et la microflore qui lui succède peut utiliser un nouveau substrat, mais également les éléments microbiens provenant de cette lyse. Bien que démontré, le recyclage des éléments microbiens par les différentes flores est un processus peu étudié. Lemoigne *et al.* (1951) mettent en évidence qu'en cas d'apport nitrique ou ammoniacal dans le sol, la succession *Bacillus megaterium* - *Pseudomonas* résulte de la capacité d'utilisation par *Pseudomonas* de l'acide α -hydroxybutyrique produit au cours de la lyse de *Bacillus megaterium*. Sur le plan écologique, il est mieux connu que des champignons dits "secondaires" se développent sur les corps microbiens des champignons cellulo- et lignolytiques et non sur le substrat (Dommergues et Mangenot, 1970 - Swift *et al.*, 1979 - Burns et Martin, 1986). La microfaune du sol peut aussi utiliser cette production primaire microbienne pour se développer (Burns et Martin, 1986). Ainsi il s'établit une véritable chaîne écologique entre la microflore primaire qui utilise le substrat, la microflore secondaire qui utilise les corps bactériens de la flore primaire après l'épuisement du substrat, et enfin la microfaune - Protozoaires ou insectes du sol - qui consomme ces champignons (Dommergues et Mangenot, 1970 - Swift *et al.*, 1979 - Burns et Martin, 1986). Cette chaîne écologique s'accompagne donc d'une réutilisation des éléments de la population précédente. Il est difficile de distinguer, dans un écosystème, les molécules provenant d'un recyclage ou d'une décomposition primaire.

1.6. Intérêt des études microbiologiques et biochimiques

Les micro-organismes du sol synthétisent, en présence du substrat, des exoenzymes qui vont dégrader ces macromolécules en molécules simples et assimilables par les bactéries et les champignons. Cependant, l'extraction et le dosage de ces enzymes restent délicats *in situ* (Sinsagbaugh *et al.*,

1991). En effet, ces enzymes, comme toutes les protéines du sol, sont adsorbées par les argiles, ce qui rend difficile leur extraction et modifie de manière importante leurs propriétés enzymatiques. L'activité cellulo- ou hémicellulolytique d'un sol est difficile à mesurer. Cependant, il est possible de mesurer l'activité spécifique de certains enzymes: cellulases, xylanases, laccases, peroxydases, etc... (Mac Clagherty et Linkins, 1986 - Sinsagbaugh *et al.*, 1991 - Wirth, 1992 - Wirth et Wolf, 1992).

Les principaux micro-organismes intervenant au cours de la décomposition ont été isolés et leur succession dans le temps décrite par exemple pour les pailles (Harper et Lynch, 1985 - Bowen et Harper, 1989) et les aiguilles de conifères (Savoie, 1989). Leur dénombrement se heurte à de nombreux problèmes: la liaison des micro-organismes aux particules minérales rend difficile leur extraction et certaines techniques ne distinguent pas les cellules vivantes des cellules mortes. Enfin, le passage entre nombre de cellules ou biovolume et activité microbienne reste un problème délicat.

Certaines mesures de la biomasse microbienne sont basées sur des mesures d'activités respiratoires ou enzymatiques (production d'ATP, phospholipides, acides nucléiques, etc...) et ne donnent pas non plus accès à une quantité de matière vivante. Les méthodes biocidales, comme les méthodes de fumigation-incubation (Jenkinson et Powlson, 1976) ou de fumigation-extraction (Brookes *et al.*, 1985 - Chaussod *et al.*, 1988), permettent de déterminer des quantités de carbone ou d'azote présentes dans la biomasse du sol.

Les évolutions de la biomasse microbienne, mesurée par ces méthodes de fumigation, et des fractions biochimiques des résidus végétaux sont les principaux éléments d'appréciation de la décomposition utilisés dans les modèles de biotransformations du carbone et de l'azote dans le sol.

2 - APPROCHES PAR BILAN DE CARBONE ET D'AZOTE

Pour quantifier les flux de carbone et d'azote au cours de la décomposition, de nombreuses expérimentations sont réalisées par incubations de sol. Par définition, un flux est un transfert de matière par unité de surface et par unité de temps. Par extension, ce terme est utilisé ici comme un transfert d'élément d'un compartiment vers un autre par unité de temps, exprimé en mg de N ou de C par kg de sol et par jour. Les compartiments suivis peuvent être: la matière organique totale, le sol, l'azote minéral, le CO₂, la biomasse microbienne, etc... Un traçage isotopique peut être appliqué: pour l'azote, l'isotope utilisé est l'isotope 15, isotope stable de cet élément. Le marquage porte soit sur l'azote minéral du sol, soit sur les résidus végétaux qui sont mélangés au sol. Pour le carbone, les deux isotopes du carbone: l'isotope radioactif ¹⁴C et l'isotope stable ¹³C du carbone ont été utilisés.

2.1. Relations entre teneur en N et en C et décomposition des résidus végétaux

Le rapport C/N des résidus végétaux est souvent considéré comme un indicateur intéressant de la décomposition. On admet souvent que les résidus ayant un rapport C/N faible sont biodégradés plus rapidement que les résidus ayant un rapport C/N élevé (Waksman, 1924 - Jensen, 1929 - Allison, 1955). Ce rapport peut être comparé à une valeur critique: la décomposition de végétaux riche en N (rapport C/N inférieur au rapport critique) aboutirait à une production nette d'azote minéral, ou minéralisation nette de N - alors que la décomposition de végétaux pauvres en N (rapport C/N supérieur à ce rapport critique) entraînerait un blocage net de l'azote minéral du sol, ou organisation nette.

Cette interprétation simple peut cependant s'avérer fausse ou très approximative:

1) La valeur du rapport C/N critique varie suivant les auteurs, de 20 à 50 comme Fog (1988) le montre dans sa synthèse bibliographique.

2) On peut observer une phase d'organisation nette d'azote minéral, même avec des résidus ayant un C/N inférieur au rapport C/N critique. Par exemple, une phase d'organisation nette est observée au début de la décomposition de verts de betterave ayant un rapport C/N voisin de 20 (Muller et Mary, 1981).

3) La vitesse de décomposition n'est pas fonction du rapport C/N du substrat (Lineres et Djakovitch, 1993). Par exemple, la décomposition de glucose (C/N infini) ou de mucilages racinaires ayant un rapport C/N voisin de 70 est plus rapide que celle de racines jeunes - C/N de 14 - (Mary et al., 1993).

Le rapport C/N ne constitue pas le seul critère explicatif de la vitesse de décomposition et du devenir du carbone et de l'azote. Certains travaux considèrent, en plus du rapport C/N, la teneur en lignine, cellulose ou fraction soluble pour décrire la décomposition de substrats. Ainsi, Hermann et al. (1977) ont établi une relation décrivant la perte de carbone au cours de la décomposition de racines de graminées par la relation:

$$\text{Pertes de carbone} = (\text{Rapport C/N}) \cdot (\% \text{ lignine}) \cdot (\text{hydrates de carbone})^{-1/2} \cdot \text{temps}$$

Cependant, cette relation a été établie pour un substrat et mérite d'être testée pour d'autres résidus.

2.2. Mesure des flux de carbone au cours de la décomposition

Comme il a été vu précédemment (cf § 1), les macromolécules végétales sont dépolymérisées en molécules simples par différents exo-enzymes produits par les micro-organismes du sol. Ces molécules simples sont ensuite absorbées

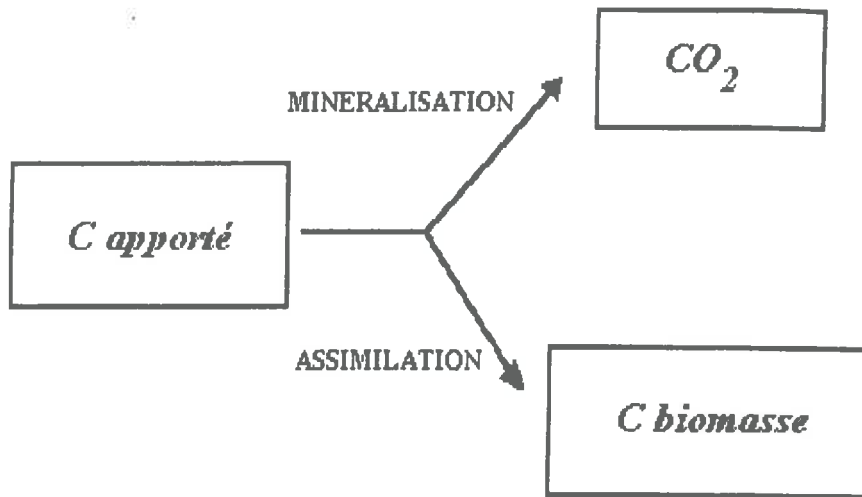


Figure 6: Flux de carbone au cours de la décomposition d'un apport organique récent dans le sol.

par les bactéries et champignons. Dans la cellule, le carbone du substrat peut alors être (figure 6):

- oxydé en CO₂ dans les diverses chaînes métaboliques (glycolyse, voie des pentoses-phosphate, voie d'Entner-Doudourof, cycle de Krebs) avec formation de composés hautement énergétiques comme l'ATP. Ces processus constituent la MINERALISATION du carbone.
- utilisé pour la biosynthèse des différents éléments cellulaires: membranes, réticulum, appareil nucléaire, protéines fonctionnelles, etc.... Ce processus est nommé ASSIMILATION du carbone.

2.2.1. Assimilation du carbone et humification

La mesure de l'assimilation du carbone et sa distinction avec le carbone organique non décomposé ou humifié est difficile à réaliser. L'assimilation du carbone est mesurée par l'incorporation d'un traceur (¹⁴C ou ¹³C) dans la biomasse microbienne, elle même estimée par fumigation-incubation ou fumigation-extraction (Chaussod *et al.*, 1986 - Jawson *et al.*, 1989 - Bremer et Van Kessel, 1990 - Nicolardot *et al.*, 1994). Pour accéder au C-biomasse, il faut utiliser un coefficient multiplicateur Kc dont la valeur est beaucoup discutée (Jenkinson, 1966 - Jenkinson, 1976 - Adams et Laughlin, 1981 - Voroney et Paul, 1984).

Murayama (1988) a essayé d'identifier les sucres synthétisés par la microflore à partir de ¹³C-glucose dans différents types de sol. Ses travaux montrent une biosynthèse de galactose, mannose avec une très faible synthèse de fucose, rhamnose, ribose, arabinose et xylose.

D'autres techniques consistent à mesurer l'incorporation du traceur dans des fractions organiques du sol isolées par méthodes chimiques (Dzurec *et al.*, 1985 - Andreux *et al.*, 1990) ou par fractionnement granulométrique (Balesdent *et al.*, 1987 - Martin *et al.*, 1990 - Balesdent et Balabane, 1992 - Bonde *et al.*, 1992). Dans ce cas, il est difficile de faire la distinction entre carbone assimilé et carbone humifié. Il est cependant probable que, peu après l'apport de carbone sous forme de résidus, l'essentiel du carbone organique de l'apport soit sous forme microbien.

2.2.2. Partition entre carbone assimilé et carbone minéralisé

Le rendement d'assimilation du carbone est le paramètre le plus utilisé pour exprimer (1) l'assimilation du carbone et (2) la partition entre C minéralisé et C assimilé. Il est défini par:

$$R = \frac{\text{C assimilé}}{\text{C décomposé}} \quad \text{avec C décomposé} = \text{C minéralisé} + \text{C assimilé} \quad (1)$$

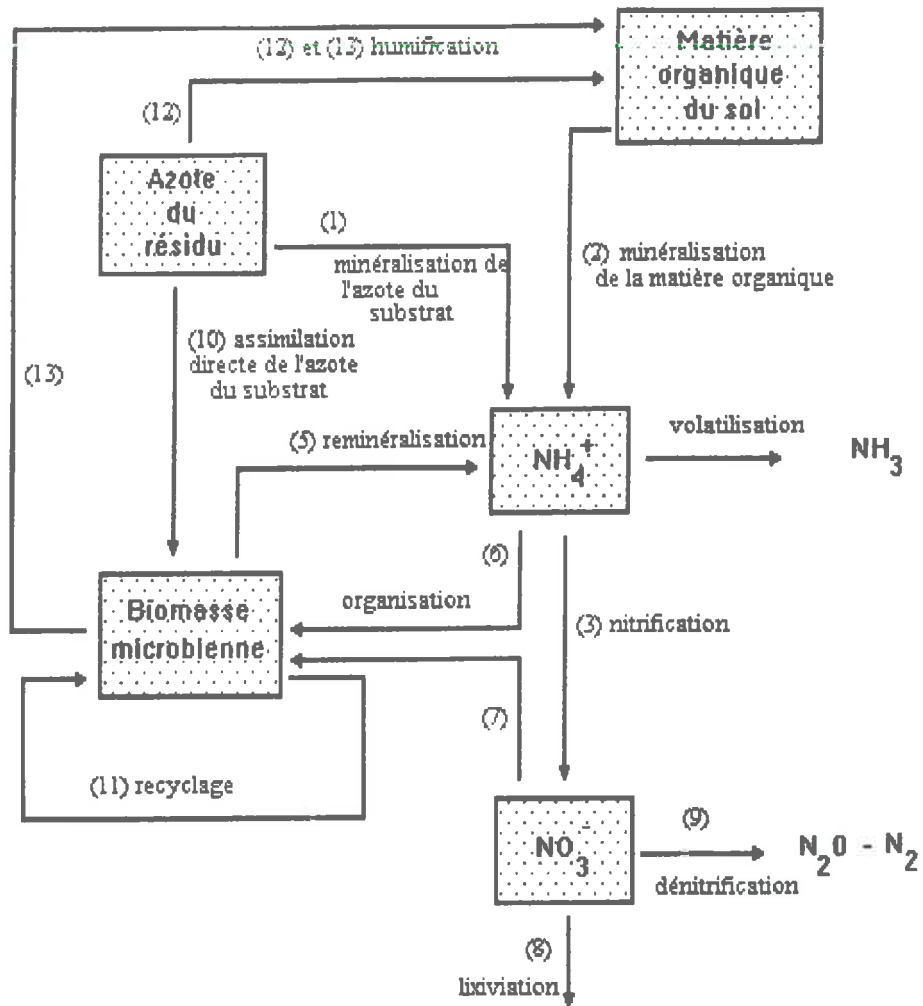


Figure 7: Processus de transformations de l'azote au cours de la décomposition d'un apport organique récent dans un sol en l'absence de plante.

Payne (1970) démontre que le rendement d'assimilation du carbone ne peut excéder 62 %. Cette conclusion est basée sur des calculs thermodynamiques de l'énergie nécessaire à la cellule (énergie provenant de la minéralisation du carbone) pour réaliser ses biosynthèses (assimilation du carbone).

On peut, dans un certain nombre de travaux, calculer le rendement d'assimilation à partir des mesures de ^{14}C ou ^{13}C incorporé dans les fractions organiques. Des rendements d'assimilation très variables sont calculés selon les auteurs: de 27 à 97 % au cours de la décomposition d'apports organiques marqués au ^{14}C (Sorensen, 1963), 44 et 73 % au cours de la décomposition de ^{14}C -glucose en anaérobiose et aérobie (Parson et Scott Smith, 1989), de 77 % après un jour d'incubation à 29 % au bout de 112 jours d'incubation pour le ^{14}C -glucose dans différents types de sols (Ladd *et al.*, 1991). Les rendements d'assimilation les plus élevés sont incompatibles avec les contraintes énergétiques explicitées par Payne (1970). Il est très probable que, dans de nombreux cas, la distinction entre C assimilé et C non décomposé (substrat) soit difficile à faire.

2.3. Mesure des flux de N au cours de la décomposition

Les principaux processus de transformations de l'azote dans le sol au cours de la décomposition d'un apport organique récent sont représentés la figure 7. L'azote des résidus organiques peut être minéralisé (1) par la biomasse. L'azote de la matière organique du sol est également minéralisé (2). L'azote ammoniacal du sol peut être nitrifié en nitrate (3), volatilisé sous forme de NH_3 (4), ou organisé par la biomasse microbienne (5). L'azote de la biomasse peut être reminéralisé sous forme de NH_4^+ (6). Le nitrate peut être également organisé par la microflore (7), lixivié et entraîné en profondeur (8), ou transformé en N_2O et en N_2 au cours de la dénitrification (9). L'azote contenu dans le résidu (12) et dans la biomasse microbienne (13) peut être également humifié, formant la matière organique du sol.

En cas d'apport organique, les variations d'azote minéral résultent de l'importance relative des mécanismes produisant NH_4^+ (minéralisation et reminéralisation) et des mécanismes consommant NH_4^+ ou NO_3^- (organisation de NH_4^+ et NO_3^-). On peut observer deux cas:

- 1) Si l'organisation brute est supérieure à la minéralisation (et reminéralisation) brute, on observe alors une ORGANISATION NETTE.
- 2) Si la minéralisation (et reminéralisation) brute est supérieure à l'organisation brute, on observe une MINÉRALISATION NETTE.

La mesure du compartiment d'azote minéral ne permet pas à elle seule de quantifier l'intensité des processus bruts. L'utilisation du traçage isotopique s'avère alors nécessaire pour mesurer les flux bruts d'organisation et de minéralisation (Mary et Recous, 1993). Au cours de la

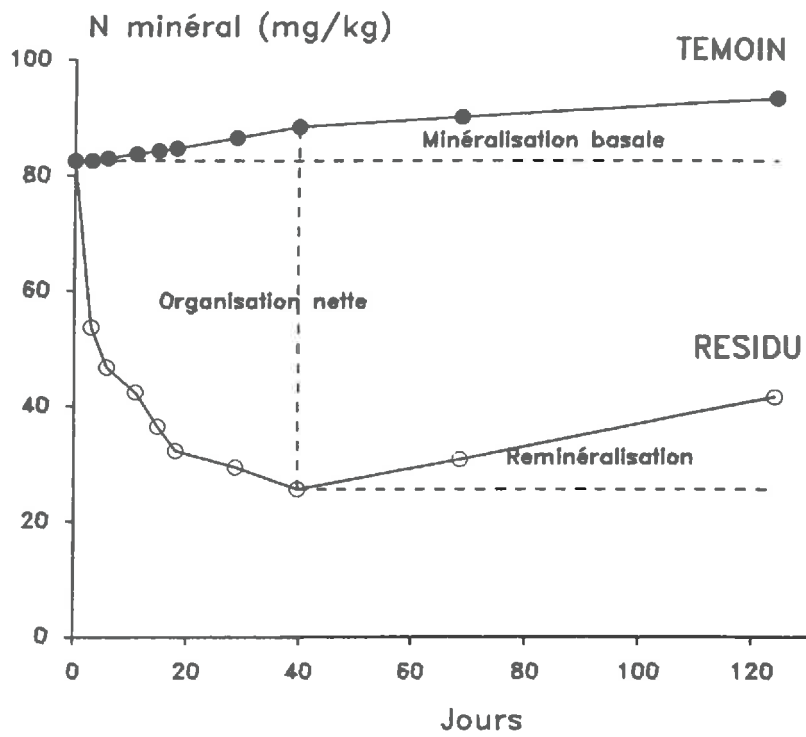


Figure 8: Evolution de l'azote minéral du sol au cours de la décomposition d'un résidu de maïs et d'un témoin sans résidu en conditions contrôlées (d'après Mary et Recous, 1994).

décomposition, d'autres flux d'azote, qui ne transitent pas par le compartiment d'azote minéral du sol, peuvent être mis en jeu:

- l'azote organique d'un résidu fraîchement apporté peut être utilisé comme source d'azote par la microflore responsable de la décomposition de ce résidu (Pateman et Kinghorn, 1976). C'est l'assimilation directe d'azote sous forme organique (10).

- le renouvellement de la microflore décomposant le substrat carboné, par prédation, lyse, ou transferts d'assimilats dans le cas des hyphes fongiques (Johansen *et al.*, 1992) peut entraîner un recyclage de l'azote organique microbien (11), sans passage par le pool minéral du sol. Ces flux échapperaient alors au traçage isotopique.

Ces deux processus sont difficiles à mesurer et restent très mal connus.

2.3.1. Calculs des flux de minéralisation et d'organisation

2.3.1.1. Méthode non isotopique

La minéralisation nette est calculée dans un sol sans résidu par variation des quantités d'azote minéral (N_2 et N_1) entre deux dates t_1 et t_2 :

$$N \text{ min.} = N_2 - N_1 \quad (2)$$

L'organisation nette, résultante de la décomposition d'un résidu, peut être calculée par comparaison des quantités d'azote minéral mesurés dans le sol avec résidu et celles dans le même sol sans résidu (figure 8):

$$N \text{ organisé} = (N_2 - N_1) - (N'_2 - N'_1) \quad (3)$$

avec:

- N_2 : N minéral du traitement sans résidu au temps t_2 ,
- N_1 : N minéral du traitement sans résidu au temps t_1 ,
- N'_2 : N minéral du traitement avec résidu au temps t_2 ,
- N'_1 : N minéral du traitement avec résidu au temps t_1 .

L'hypothèse de ce calcul est que la minéralisation nette de l'azote du sol (ou "minéralisation basale") dans le sol avec résidu est identique à celle du témoin sans substrat.

Après la phase d'organisation nette, l'écart entre les deux pentes de la phase linéaire correspond à la reminéralisation nette de l'azote microbien (figure 8).

Ceci permet de comparer par exemple l'organisation nette d'azote par la microflore au cours de la décomposition de différents résidus. L'essentiel des références concerne ces processus nets (Simon, 1960 - Nömmick, 1962 - Bakken, 1986 - Nieder et Richter, 1986 - Powlson *et al.*, 1985, etc...).

2.3.1.2. Traçage isotopique utilisant les variations de ^{15}N minéral: calculs par dilution isotopique

* minéralisation brute

Kirkham et Bartholomew (1954) ont été les premiers à proposer une méthode de calcul de la minéralisation (m) basée sur la dilution isotopique d'un compartiment minéral initialement marqué avec un traceur. Entre deux dates de prélèvement t_1 et t_2 , la minéralisation brute est calculée ainsi:

$$m = - \frac{(N_2 - N_1) \cdot \ln (e_2^* / e_1^*)}{(t_2 - t_1) \cdot \ln (N_2 / N_1)} \quad (4)$$

où e^* représente l'excès isotopique ^{15}N du pool minéral (en excès par rapport à la quantité naturellement présente dans le sol) mesuré à chacune des dates t_2 et t_1 et N la quantité de N minéral à ces mêmes dates.

Les deux hypothèses de base de ce calcul sont que le flux m est constant entre t_1 et t_2 et qu'il n'y a pas de reminéralisation significative du ^{15}N organisé pendant cette période. Cette méthode de calcul, appliquée au compartiment ammoniacal après marquage de celui-ci permet de calculer la minéralisation brute. Lorsque le marquage isotopique est appliqué au compartiment nitrique, le flux calculé est alors celui de nitrification.

Cette méthode a été reprise et développée récemment par de nombreux auteurs: Myrold et Tiedje, 1986 - Bjarnason, 1988 - Barraclough, 1991 - Davidson *et al.*, 1991.

* organisation brute

Kirkham et Bartholomew (1954) proposent de calculer les flux sortants (s) d'un compartiment minéral marqué par la formule suivante:

$$s = - \frac{(N_2 - N_1) \cdot \ln (N_2^* / N_1^*)}{(t_2 - t_1) \cdot \ln (N_2 / N_1)} \quad (5)$$

où N^* représente la quantité de ^{15}N minéral (en excès par rapport à la quantité naturellement présente dans le sol) mesurée à chacune des dates t_2 et t_1 et N la quantité de N minéral à ces mêmes dates.

Guiraud (1984), utilisant également un marquage de l'azote minéral en début d'incubation, propose la formule suivante appliquée à l'ensemble ammonium + nitrate:

$$i = \frac{(N_1^* - N_2^*)}{e_m \cdot (t_2 - t_1)} \quad (6)$$

avec N^* : quantité de ^{15}N minéral à chacune des dates t_2 et t_1 et e_m , l'excès moyen de l'azote minéral entre ces deux dates ($e_m = (e_1 + e_2)/2$). Les hypothèses faites pour ce calcul sont que la variation de l'excès isotopique de l'azote minéral est linéaire en fonction du temps entre deux prélèvements et qu'il n'existe pas de pertes (gazeuses par exemple): l'azote sortant du pool minéral (s de l'équation 5) correspond uniquement au flux d'organisation i .

Un développement limité de la formule proposée par Kirkham et Bartholomew (1954) permet de retrouver la formule 6.

2.3.1.3. Traçage isotopique utilisant les variations de ^{15}N organique: calculs par enrichissement isotopique

Le calcul de l'organisation brute peut être réalisé en utilisant les mesures d'enrichissement isotopique du compartiment organique ou de la biomasse microbienne (Davidson *et al.*, 1991 - Mary *et al.*, 1993 - Mary et Recous, 1994).

La formule proposée est la suivante:

$$i = \frac{(No_2^* - No_1^*)}{e_m \cdot (t_2 - t_1)} \quad (7)$$

avec No^* : quantité de ^{15}N organique à chacune des dates t_2 et t_1 .

Cette formule est équivalente à celle de Guiraud (1984) si les pertes (par volatilisation ou dénitrification) sont négligeables dans le système.

Cependant, l'enrichissement du pool organique se fait par deux voies: organisation de l'ammonium (flux i_a) et organisation du nitrate (flux i_n). La partition de l'organisation entre ces deux voies n'est pas définie clairement. En effet, en présence des deux formes chimiques NH_4^+ et NO_3^- , les microorganismes du sol assimilent préférentiellement - mais pas exclusivement - l'ammonium au nitrate (Jansson *et al.*, 1955 - Simon, 1960 - Recous, 1988). De plus, au cours du temps, l'ammonium est nitrifié ce qui modifie les proportions des deux ions.

Il n'y a pas de solution simple pour calculer l'organisation brute de l'ammonium et du nitrate. Trois méthodes peuvent être utilisées pour calculer des valeurs approchées de ces flux:

- utilisation d'un marquage initial de l'ammonium (apport de $^{15}\text{NH}_4$). On fait alors l'hypothèse que seule la forme ammoniacale est organisée (i_a exclusif).

$$i = i_a = \frac{(No_2^* - No_1^*)}{e_a \cdot (t_2 - t_1)} \quad (8)$$

Référence bibliographique	Nature du résidu étudié	Quantité N organisé par unité de C apporté (mgN/g C)
Simon (1960)	blé	28.5
Nömmick (1962)	orge	35.0
Guiraud (1984)	blé	30.8
Bakken (1986)	blé	15.1
Neider et Richter (1986)	blé	25.8
Powison <i>et al.</i> (1986)	blé	30.0
Darwis (1990)	maïs	31.0

Tableau 1: Comparaison du potentiel d'organisation de l'azote par la microflore du sol, potentiel mesuré au cours d'études de la décomposition de pailles de céréales.

avec e_a : l'excès moyen de l'azote ammoniacal entre ces deux dates ($e_a = (e_1 + e_2)/2$).

On ne tient pas compte du fait qu'une partie de l'azote ammoniacal pourrait être organisée après nitrification.

- utilisation d'un marquage initial du nitrate (apport de $^{15}\text{NO}_3$). On calcule alors avec précision l'organisation du nitrate i_n , mais on ne tient pas compte de l'ammonium produit par la minéralisation du sol et qui peut être organisé.

$$i = i_n = \frac{(\text{No}_2^* - \text{No}_1^*)}{e_n \cdot (t_2 - t_1)} \quad (9)$$

avec e_n : l'excès moyen de l'azote nitrique entre ces deux dates ($e_n = (e_1 + e_2)/2$).

- utilisation d'un marquage parallèle des deux formes (apport de $^{15}\text{NH}_4^{14}\text{NO}_3$ et $^{14}\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$) avec addition d'une même quantité totale d'azote nitrique et ammoniacal. Dans le traitement $^{15}\text{NH}_4$, on calcule i_a (formule 8) et dans le traitement $^{15}\text{NO}_3$, on calcule i_n (formule 9).

$$i = i_a + i_n$$

2.3.2. Quantités maximales d'azote minéral organisé

Le tableau 1 présente les quantités maximales d'azote minéral organisé, de façon nette ou brute (exprimées par g de C apporté) au cours de la décomposition de résidus de récolte. Cette quantité maximale, pour un substrat donné, peut être qualifiée de potentiel d'organisation. Ces quantités sont très variables suivant les auteurs: de 15 à 35 mg N g⁻¹ C apporté. Guiraud (1984) et Darwis (1990) mesurent, par traçage isotopique de l'azote minéral, un potentiel d'organisation identique, égal à 31 mg N g⁻¹ C apporté pour respectivement des pailles de blé et des résidus de maïs.

Au cours de la décomposition de glucose, Ahmad *et al.* (1972) et Mary *et al.* (1993) mesurent une organisation maximale de 60 mg N g⁻¹ C apporté. Singh et Singh (1986) ont comparé les potentiels d'organisation au cours de la décomposition de glucose, de cellulose, de lignine et de pailles de riz. Le classement des différents composés suivant les potentiels d'organisation mesurés est: cellulose > glucose > paille > lignine. Muller et Mary (1981) mesurent également une organisation intense de N minéral au cours de la décomposition de la cellulose. Selon Alexander (1977) et Singh et Singh (1986), ce potentiel élevé serait dû à une flore fongique qui se développe sur ce substrat. Cette microflore nécessiterait de grandes quantités de N car "elle produirait davantage de biomasse que la flore bactérienne" (Singh et Singh, 1986).

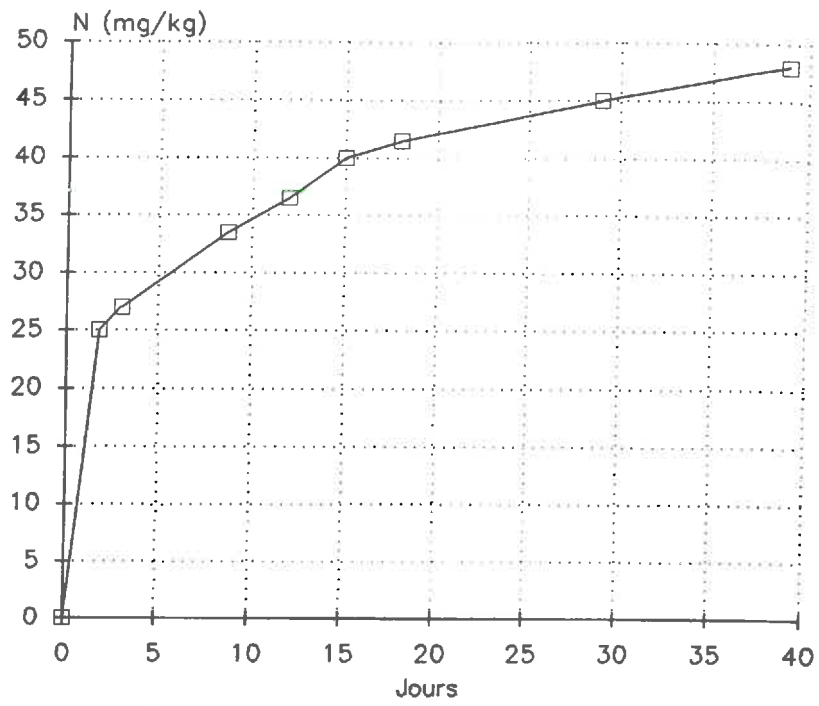


Figure 9: Cinétique de l'organisation brute de l'azote minéral du sol au cours de la décomposition de résidus de maïs. (d'après Darwis, 1990)

Mary *et al.* (1993) mesurent également un potentiel d'organisation très élevé au cours de la décomposition de mucilages racinaires : 88 mg N g⁻¹ C apporté. Ces auteurs attribuent cette organisation élevée à une microflore spécifique de ce substrat, ayant des besoins importants en N. Les mesures de biomasse confirment cette interprétation : le C/N de la biomasse néoformée est voisin de 4 alors qu'il est de 8 pour la décomposition de glucose et de racines étudiés simultanément dans ce travail.

La diversité des résultats obtenus pour tous les substrats étudiés est importante. L'organisation varie beaucoup suivant les résidus. Ceci peut être attribué :

(1) à la quantité d'azote contenu dans le résidu, susceptible d'être utilisé par la microflore. Cette quantité d'azote très variable entre résidus contribuerait alors de manière très variable à la "nutrition" azotée des micro-organismes. Il est donc nécessaire de quantifier l'assimilation totale d'azote au cours de la décomposition, c'est à dire la somme de l'azote minéral organisé et de l'azote du résidu assimilé par la microflore.

(2) à des populations microbiennes différentes se développant sur ces substrats. Ces micro-organismes pourraient avoir des rapports C/N différents.

2.3.3. Cinétique de l'organisation au cours de la décomposition

Peu de travaux mesurent la dynamique de l'organisation au cours de la décomposition. Les résultats disponibles tels que ceux de Simon (1960); Guiraud (1984); Bakken (1986) et Darwis (1990); sont cependant convergents: suite à l'incorporation des résidus, on observe une phase d'organisation intense puis une phase plus lente jusqu'au maximum d'organisation ou fin de la phase d'organisation nette (cf figure 9). Cette phase d'organisation intense, observée au début de la décomposition, correspond à la décomposition de la fraction soluble du substrat (Reinersten *et al.*, 1984). Comme nous l'avons vu, la décomposition de cette fraction entraîne l'apparition d'une microflore principalement bactérienne ayant un rapport C/N faible et des besoins en N importants. Les populations qui se succèdent ensuite, au cours de la dégradation des fractions celluloses et hémicellulosiques, seraient plutôt des populations fongiques, ayant un rapport C/N plus élevé, et des besoins en N sans doute moins importants. Ceci est en contradiction avec les travaux d'Alexander (1977) et Singh et Singh (1986).

2.3.4. Devenir de l'azote apporté par le substrat

Les travaux qui ont porté sur le devenir de l'azote des résidus utilisent généralement des résidus marqués ¹⁵N. Dans les études faites au champ, le

^{15}N minéral, le ^{15}N organique et surtout le ^{15}N prélevé par la culture implantée après l'enfouissement des résidus sont les variables mesurées (Ladd *et al.*, 1981 - Amato *et al.*, 1987 - Berg, 1988 - Janzen et Radder, 1989 - Chapot, 1990 - Denys *et al.*, 1990). Suivant les auteurs, les résultats montrent que 5 à 30 % de l'azote du résidu est retrouvé sous forme d'azote minéral dans le sol ou assimilé par la culture suivante. 1 à 4 % de l'azote du résidu est retrouvé dans la plante au cours des années suivantes.

On pourrait s'étonner de cette faible proportion de l'azote des résidus minéralisé qui laisserait supposer que ceux-ci seraient décomposés très lentement. Il apparaît plutôt qu'il y a une décomposition relativement rapide et que l'azote du résidu est réorganisé après minéralisation ou par assimilation directe sous forme organique par la microflore du sol. Selon la quantité d'azote minéral du sol dans laquelle l'azote du résidu va se mélanger, les quantités d'azote du résidu susceptibles d'être impliquées dans l'organisation ou dans l'absorption par la culture en place seront différentes. Il s'agit de phénomènes de substitution de pool définis par Jenkinson *et al.* (1985) et Hart *et al.* (1986).

2.3.5. Conclusion

La complexité des flux d'azote mis en jeu au cours de la décomposition montre l'intérêt du traçage isotopique pour mesurer les flux bruts de minéralisation et d'organisation. Cependant, une difficulté persiste dans l'estimation de l'organisation brute en raison d'une organisation différentielle et simultanée de l'ammonium et du nitrate. Il est également nécessaire de prendre en compte la contribution de l'azote du résidu pour chiffrer l'assimilation totale de l'azote par la microflore. Cette contribution pourrait se faire soit après minéralisation, soit par assimilation directe de l'azote du résidu sous forme organique. L'application des calculs de dilution et enrichissement isotopique dans des traitements comportant des résidus marqués ^{15}N permet d'estimer la minéralisation de l'azote du substrat.

Le recyclage de l'azote microbien est difficilement mesurable. Ce recyclage, ainsi que l'assimilation directe de l'azote organique du résidu, peuvent être considérés comme des composantes de l'assimilation totale de l'azote. Cependant, ces flux, ne transitant pas par le compartiment minéral du sol, "échappent" aux calculs classiques de flux bruts par traçage isotopique définis précédemment.

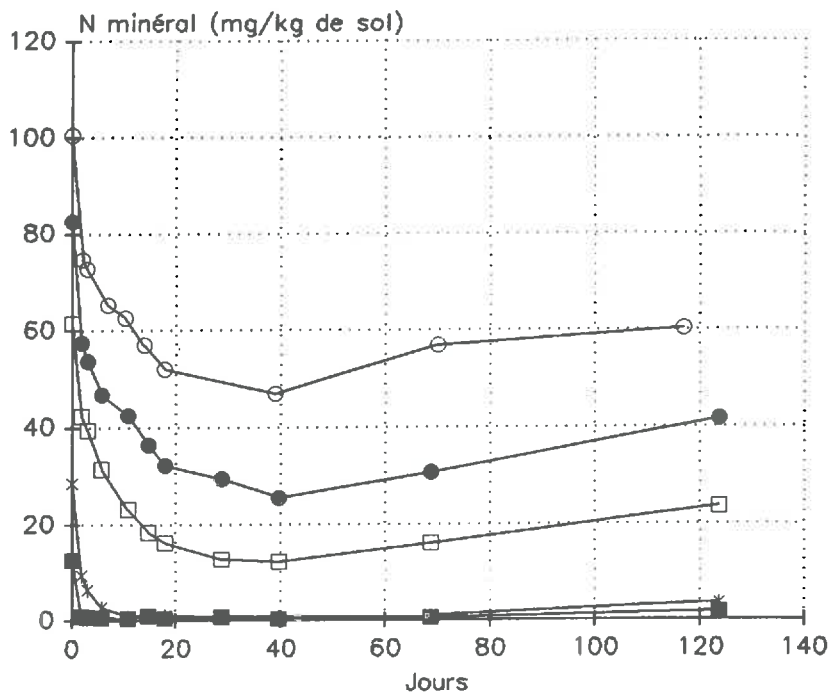
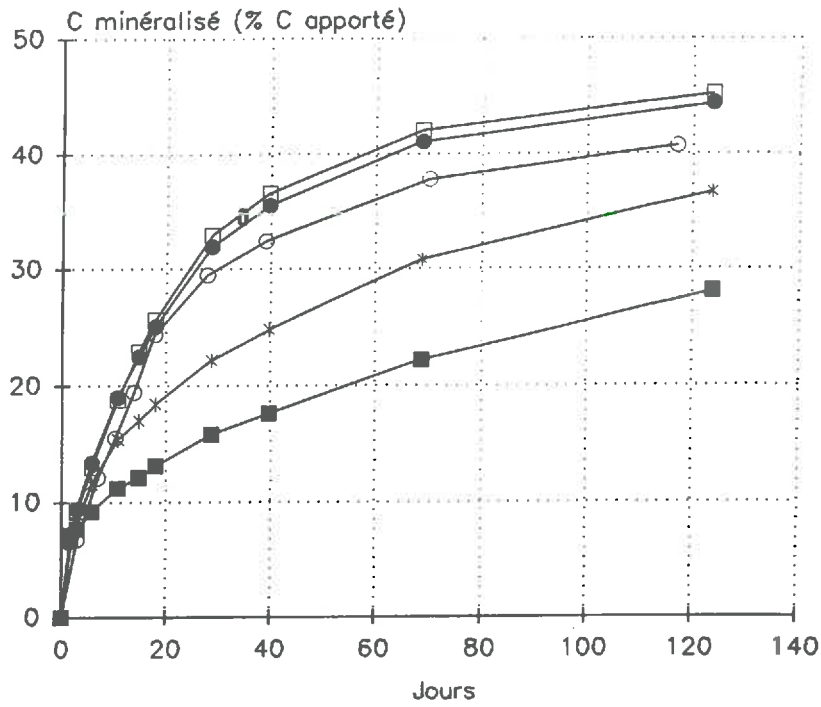


Figure 10: Effet de la disponibilité initiale en N minéral du sol sur la minéralisation du carbone d'un résidu de maïs (figure du haut) et l'évolution de l'azote minéral du sol (figure du bas). D'après Darwis (1990).

Légende: (■): 10 mg N/kg de sol; (*): 30 mg N/kg de sol; (□): 60 mg N/kg de sol; (●): 80 mg N/kg de sol; (○): 100 mg N/kg de sol avec un apport initial de 1750 mg C/kg de sol.

3 - CONTROLE DE LA DECOMPOSITION DES RESIDUS ORGANIQUES PAR LA DISPONIBILITE EN AZOTE

3.1. Introduction

Les principaux facteurs qui gouvernent le processus de décomposition sont:

- la nature et la quantité des résidus.
- les caractéristiques du sol dans lequel ils sont enfouis (texture et porosité).
- les facteurs de l'environnement: température, eau, oxygène.
- les éléments nutritifs, en particulier l'azote.

La combinaison des techniques culturales met en jeu, outre les différents facteurs précédemment cités, un type de contact sol-résidu susceptible de modifier la dynamique de la décomposition (Darwis, 1993).

Ces facteurs de variation de la décomposition ont été étudiés par de nombreux auteurs. Une revue détaillée de l'effet de ces facteurs est particulièrement bien développée par Dommergues et Mangenot (1970) Swift *et al.* (1979), Mitchell et Nakas (1986) ou Mary (1987).

Cependant, un des éléments importants de la décomposition semble être la disponibilité en azote minéral (Fog, 1988 - Darwis, 1990 et Darwis, 1993). Ce facteur est rarement pris en compte dans les modèles de biotransformations du carbone et de l'azote dans les sols.

3.2. Effet de la disponibilité en N

L'effet du niveau d'azote minéral disponible sur la vitesse de décomposition a été illustré par plusieurs travaux d'incubation (Reinersten *et al.*, 1984 - Muller et Remy, 1984 - Christensen, 1986, Cochran *et al.*, 1988, Darwis, 1990). Un apport d'azote entraîne souvent une accélération de la décomposition (Lueken *et al.*, 1962 - Knapp *et al.*, 1983). L'effet de la disponibilité en N apparait non uniforme au cours du temps. En effet, Lueken *et al.* (1962) montrent qu'un apport d'azote accélère la décomposition de la cellulose mais pas celle de la lignine. Cochran *et al.* (1988) concluent qu'il existe des pools de carbone de nature différente qui répondent de manière différente à la disponibilité en N.

L'effet de la disponibilité en N minéral sur la décomposition de résidus de maïs a été étudié pour 5 niveaux de disponibilité initiale en N (Darwis, 1990 - Robin *et al.*, 1992). Pour les deux niveaux d'azote les plus bas (6 et 18 mg N g⁻¹ C apporté), la disparition de l'azote minéral du sol consécutive à l'organisation microbienne de l'azote a entraîné un ralentissement de la minéralisation du carbone (figure 10). Pour les trois autres niveaux d'azote (35, 47 et 59 mg N g⁻¹ C apporté), les quantités d'azote minéral ont diminué sans que ce compartiment s'épuise et les cinétiques de minéralisation du carbone ont été identiques. Il existerait donc un niveau critique de disponibilité en N minéral en dessous duquel la

disponibilité en N minéral est un facteur limitant de la décomposition. Au delà de ce seuil, les quantités d'azote organisé ont été identiques, ce qui a permis d'estimer des besoins en N à $31.5 \text{ mg N g}^{-1} \text{ C}$ apporté. Cela suggère qu'il n'existerait pas de "consommation de luxe" de l'azote par la microflore du sol.

D'après des études microbiologiques, il est connu que la concentration en azote modifie la succession des populations de décomposeurs, notamment celle des champignons (Park, 1976). En particulier, une disponibilité importante en N accélère la décomposition initiale mais favorise, à plus long terme, l'humification par réaction de produits de dépolymérisation et de produits aminés. Par contre, l'absence d'azote minéral permet le développement des champignons ligninolytiques tels que les Ascomycètes et Basidiomycètes ou "pourritures blanches" (Fog, 1988). Dans ce cas, la décomposition des substrats carbonés est plus lente mais plus complète, comme l'ont observé Lueken *et al.* (1962) ou Muller et Remy (1984).

Certains champignons, dégradant des substrats très pauvres en N (bois), seraient capables d'abaisser leur teneur en azote en modifiant leur métabolisme de réserve (Levi *et al.*, 1968). Peu de choses sont connues sur l'adaptation de la microflore (en terme de régulation ou de succession) en cas de limitation momentanée ou durable en N minéral.

Les quantités maximales organisées (cf § 2.3.2.) indiquent que la disponibilité en N est un facteur déterminant de la dynamique de la décomposition. Une extrapolation du potentiel d'organisation mesuré au laboratoire, pour un résidu pauvre en N (tels qu'un résidu de céréales), conduit à calculer que la décomposition de 8 t ha^{-1} de paille mettrait en jeu 100 kg ha^{-1} d'azote minéral. Or, cette quantité d'azote est très peu souvent disponible dans l'horizon où sont enfouis les résidus (Darwis, 1993). Il apparaît donc que l'azote minéral peut rapidement limiter la décomposition *in situ*.

Pour des résidus ayant un rapport C/N faible, une phase d'organisation nette est observable (Muller et Mary, 1981). Il est possible que cette organisation nette soit faible, tout en étant le résultat d'une organisation brute et d'une minéralisation brute importantes. L'azote de ces résidus, qui représente une quantité importante, est une autre source d'azote pour la microflore et n'est pas disponible instantanément et complètement. La biomasse dispose alors de deux types de sources d'azote qui peuvent varier rapidement dans le temps et dans l'espace. La disponibilité globale de l'azote va donc contrôler également la décomposition de résidus riches en azote.

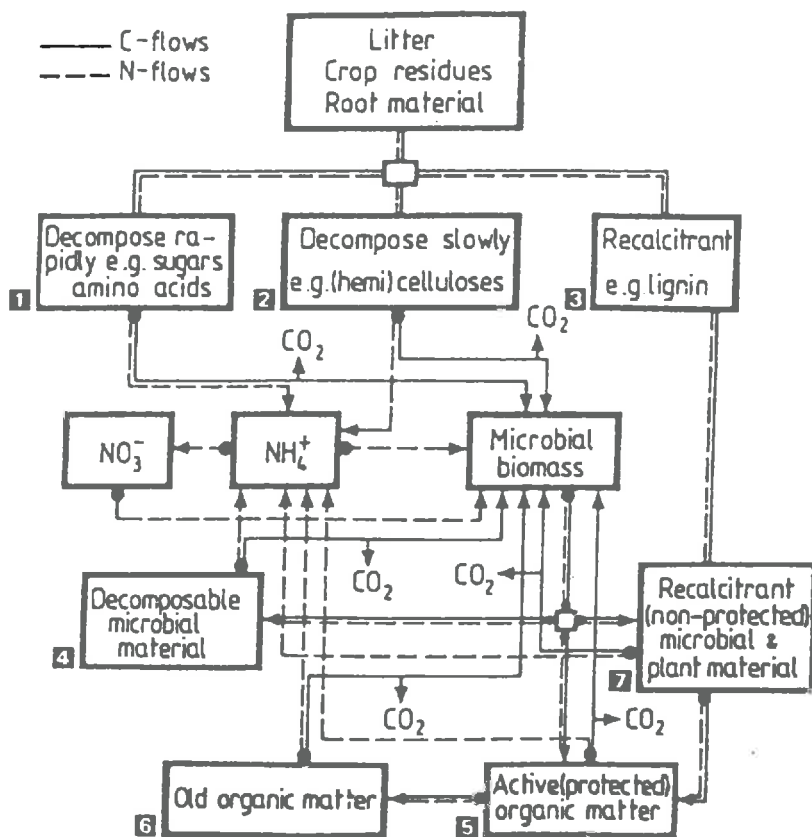


Figure 11: Modèle de simulation des transformations du carbone et de l'azote dans le sol (Van Veen *et al.*, 1985).

4. MODELISATION DES FLUX DE N ET DE C

Les différents facteurs de la décomposition sont intégrés dans des modèles calculant les biotransformations de l'azote et du carbone dans le sol (Smith, 1979 - Mac Gill *et al.*, 1980 - Rao *et al.*, 1981 - Molina *et al.*, 1983 - Van Veen *et al.*, 1984).

Ces modèles considèrent une biomasse microbienne qui décompose le carbone des différentes fractions du substrat (fraction soluble, hémicelluloses, cellulose). Cette biomasse alimente des pools organiques plus ou moins stables qui sont susceptible d'être également une source de C et de N pour la biomasse (figure 11).

Les paramètres des modèles concernent:

- les constantes de dégradation appliquées à chaque compartiment organique et les taux de mortalités pour le(s) compartiment(s) microbien(s).
- les constantes de partition du carbone de la biomasse microbienne vers les différents compartiments organiques.
- le rendement d'assimilation du carbone à chaque étape de biotransformation.

Tous ces paramètres sont appliqués au carbone. L'azote est régit par le rapport C/N de chaque compartiment organique, autre paramètre de ces modèles.

Les facteurs du milieu (température, humidité principalement) sont appliqués au carbone et constituant, avec le type de sol, la quantité et la nature du substrat, les variables d'entrée. Les variables de sortie sont l'azote minéral, la taille de la biomasse et des pools organiques et un certain nombre de flux bruts de N et C.

L'influence de la disponibilité en N est très peu décrite dans ces modèles. En effet, quelques modèles intègrent une fonction très simple "de type 0 - 1" qui simule un arrêt de la décomposition quand le pool d'azote minéral est égal à 0 (Rao *et al.*, 1981). Ces modèles n'incluent pas des modifications éventuelles du rapport C/N de la biomasse et d'une manière plus générale des relations carbone - azote. Ces modèles ne prennent pas en compte la diversité des sources d'azote dans le temps, notamment l'azote du résidu.

Le flux de recyclage est pris en compte de manière complexe à travers les constantes de mortalité de la biomasse microbienne, les constantes de partition de ce matériel microbien entre compartiments organiques

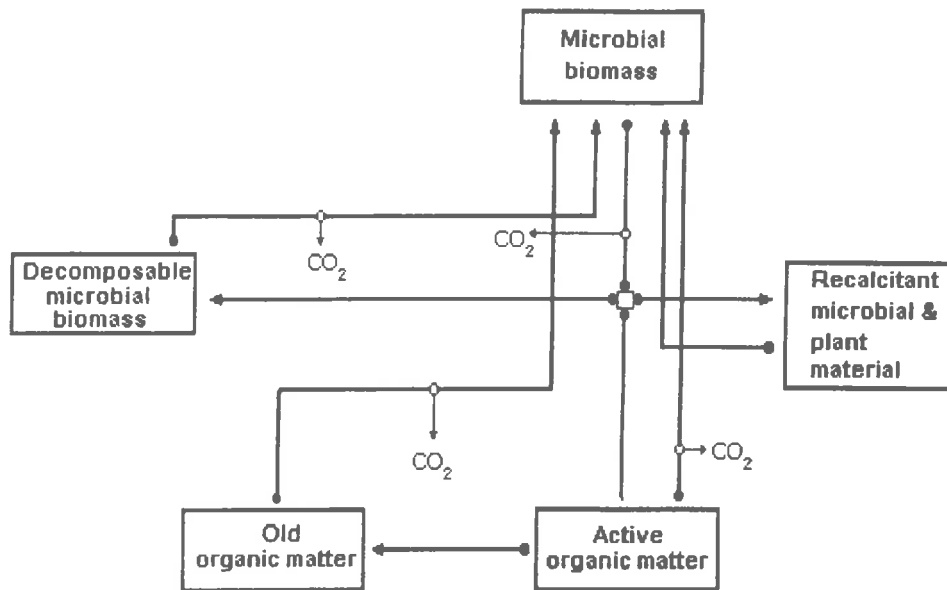


Figure 12: Flux de carbone au cours de la décomposition d'après le modèle de Van Veen *et al.* (1985) montrant le recyclage du carbone en fonction de la partition du carbone microbien entre les différents pools carbonés et le rendement d'assimilation du carbone.

stabilisés et décomposables et le rendement d'assimilation de ce carbone microbien décomposable (figure 12).

5 – CONCLUSION ET DEMARCHE D'ETUDE

Au cours d'études au laboratoire, grâce au traçage isotopique, l'organisation de l'azote minéral a été beaucoup étudiée. Cependant, le devenir de l'azote apporté par le résidu a été suivi de manière insuffisante. Ainsi, au cours de la décomposition d'un résidu donné, il est difficile de quantifier l'assimilation totale: organisation de N minéral + assimilation de l'azote du résidu. Pour le carbone, son devenir est surtout suivi par la mesure de la production de CO₂. L'assimilation du carbone est un mécanisme peu et souvent mal quantifié. Bien que connus sur le plan microbiologique, les flux de recyclage de C et de N restent difficiles à appréhender. Pour comprendre les relations entre dynamique du carbone et dynamique de l'azote au cours de la décomposition et leur variations éventuelles en fonction d'un certain nombre de facteurs, il est donc indispensable de mesurer l'ensemble des flux bruts de C et N. Le traçage isotopique simultané ¹⁵N et ¹³C paraît être l'outil le plus approprié.

Parmi les facteurs à prendre en compte et qui interviennent dans les modèles, la disponibilité en N nous semble être un des facteurs importants de la décomposition dont l'action est pas ou mal prise en compte dans ces modèles.

Bien que certains travaux utilisent un double marquage isotopique C et N (Ladd *et al.*, 1981 - Azam *et al.*, 1985 - Billes *et al.*, 1986 - Jawson *et al.*, 1989 - Billes *et al.*, 1988 - Bottner *et al.*, 1988 - Ladd *et al.*, 1991), aucun travail n'a porté sur la mesure simultanée de l'ensemble des flux bruts de N et de C au cours de la décomposition.

L'objectif de ce travail est:

(1) de mesurer simultanément tous les flux bruts de N et de C au cours de la décomposition, par traçage isotopique ¹⁵N et ¹³C, sur des pas de temps courts et en conditions contrôlées. Cette étude portera plus précisément:

- sur la contribution de l'azote du résidu à la dynamique de l'azote dans le sol.
- sur la minéralisation et l'assimilation du carbone,
- sur l'estimation du recyclage du carbone et de l'azote au cours de ce processus.

(2) de calculer les besoins en N de la microflore au cours de la décomposition - quantité d'azote assimilé par unité de carbone décomposé - et les éventuelles variations de ces besoins.

(3) d'étudier l'influence de la disponibilité en N sur la décomposition, en faisant varier soit la quantité d'azote minéral, soit la quantité d'azote

du résidu: résidu pauvre en N (paille de blé) ou résidu riche en N qui correspond du point de vue agronomique à une culture intermédiaire (feuilles et tiges de seigle).

MATERIELS ET METHODES

GRANULOMETRIE

	(%)
Argile (0 - 2 μm)	16.2
Limon fin (2 - 20 μm)	31.4
Limon grossier (20- 50 μm)	43.6
Sable fin (50 - 200 μm)	3.7
Sable grossier (200 - 2000 μm)	1.3
Matières organiques (%)	1.7
Azote total (%)	0.1
Calcaire total (%)	2.0
Rapport C/N	8.3
pH H ₂ O	7.9

Tableau 2: Caractéristiques granulométriques et chimiques du sol utilisé au cours des expériences

	Paille de blé ¹⁵ N ¹³ C	Paille de blé ¹⁴ N ¹³ C	Résidu de seigle ¹⁵ N ¹³ C	Résidu de seigle ¹⁴ N ¹³ C
Teneur en C (%)	43.6	43.7	41.5	41.2
Teneur en N (%)	0.310	0.340	3.69	4.35
Rapport C/N	141	128	11	9
Excès isotopique ¹⁵ N (%)	2.574	-	2.836	-
Excès isotopique ¹³ C (%)	1.429	1.408	2.889	2.885
COMPOSITION BIOCHIMIQUE (Van Soest et Wine, 1967)				
Fraction soluble (%)	20.2	19.9	40.5	40.3
Hémicelluloses (%)	32.7	34.1	39.9	39.4
Cellulose (%)	42.5	41.9	15.0	14.2
Lignine (%)	4.1	4.0	4.1	4.3
Matières minérales (%)	0.5	0.1	0.5	0.8

Tableau 3: Teneurs en C, N, excès isotopiques ¹⁵N et ¹³C et composition biochimique des pailles de blé et des résidus de seigle utilisés au cours des expériences.

1. REALISATION DES INCUBATIONS ET MESURES DES DIFFERENTS COMPARTIMENTS

1.1 Préparation du sol et des résidus

Le sol utilisé dans notre étude est un limon moyen (*Orthic luvisol*), prélevé à Mons en Chaussée (80), dont les caractéristiques granulométriques et chimiques sont indiquées dans le tableau 2. Nous avons choisi de travailler sur des massifs d'agrégats de diamètre compris entre 2 et 3.15 mm analogue au dispositif proposé par Fazzolari Correa (1989). Après élimination des cailloux et des résidus grossiers, le sol est séché à l'air jusqu'à une humidité pondérale d'environ 15 %, pour limiter au maximum la perturbation du sol et les "flush effect". Le sol est ensuite tamisé entre 2 et 3.15 mm et les agrégats amenés à une humidité de 16 %. Nous avons caractérisé du point de vue granulométrique et de leur composition en carbone et azote cette fraction entre 2 et 3.15 mm, ainsi que les fractions < 1 mm et entre 1 et 2 mm. Il n'existe aucune différence entre les différentes fractions testées (cf annexe A). Ce sol a été également caractérisé du point de vue physique (courbe potentiel humidité - courbe de retrait) afin de déterminer le potentiel hydrique auquel se placer pour travailler en conditions aérobies, à une humidité optimale de la décomposition et hors du domaine de saturation des agrégats (G. RICHARD et D. BOITEZ - I.N.R.A. Laon). Le potentiel hydrique de -30 à -50 kPa, potentiel favorable à la décomposition (Sommers *et al.*, 1981) et auquel les agrégats restent insaturés, correspond à une humidité pondérale de 20 %.

Les cailloux et résidus végétaux sont éliminés manuellement. Le sol est ensuite préincubé pendant 1 à 2 semaines à la température d'expérience (15°C) pour minimiser le flush de minéralisation.

Les résidus végétaux étudiés sont récoltés, séchés et conservés à l'abri de la lumière. Au moment de la réalisation des incubations, ces résidus sont broyés, tamisés et seuls les morceaux de taille supérieure à 500 µm sont conservés. Ces résidus sont de nouveau séchés à 80°C et leur composition en C, N, ¹³C et ¹⁵N déterminée. Les pailles de blé (*Triticum aestivum* c.v. Castan) proviennent d'une culture en chambre phytotronique étanche au gaz. L'atmosphère de cette chambre est enrichie en ¹³CO₂ et deux lots sont confectionnés : un lot ¹⁴N et un lot ¹⁵N après addition de ¹⁵N dans la solution nutritive. Cette culture a été réalisée par J.P. GAUDILLERE (I.N.R.A. de Bordeaux), au cours d'une culture de quatre mois. Les résidus de seigle (*Secale cereale*) ont été produits de la même manière dans la chambre de culture automatisée et étanche de l'I.N.R.A. de Laon et récoltés au stade tallage (production équivalente à 2 t MS ha⁻¹), après deux mois de culture. Les caractéristiques de ces résidus sont présentées dans le tableau 3.

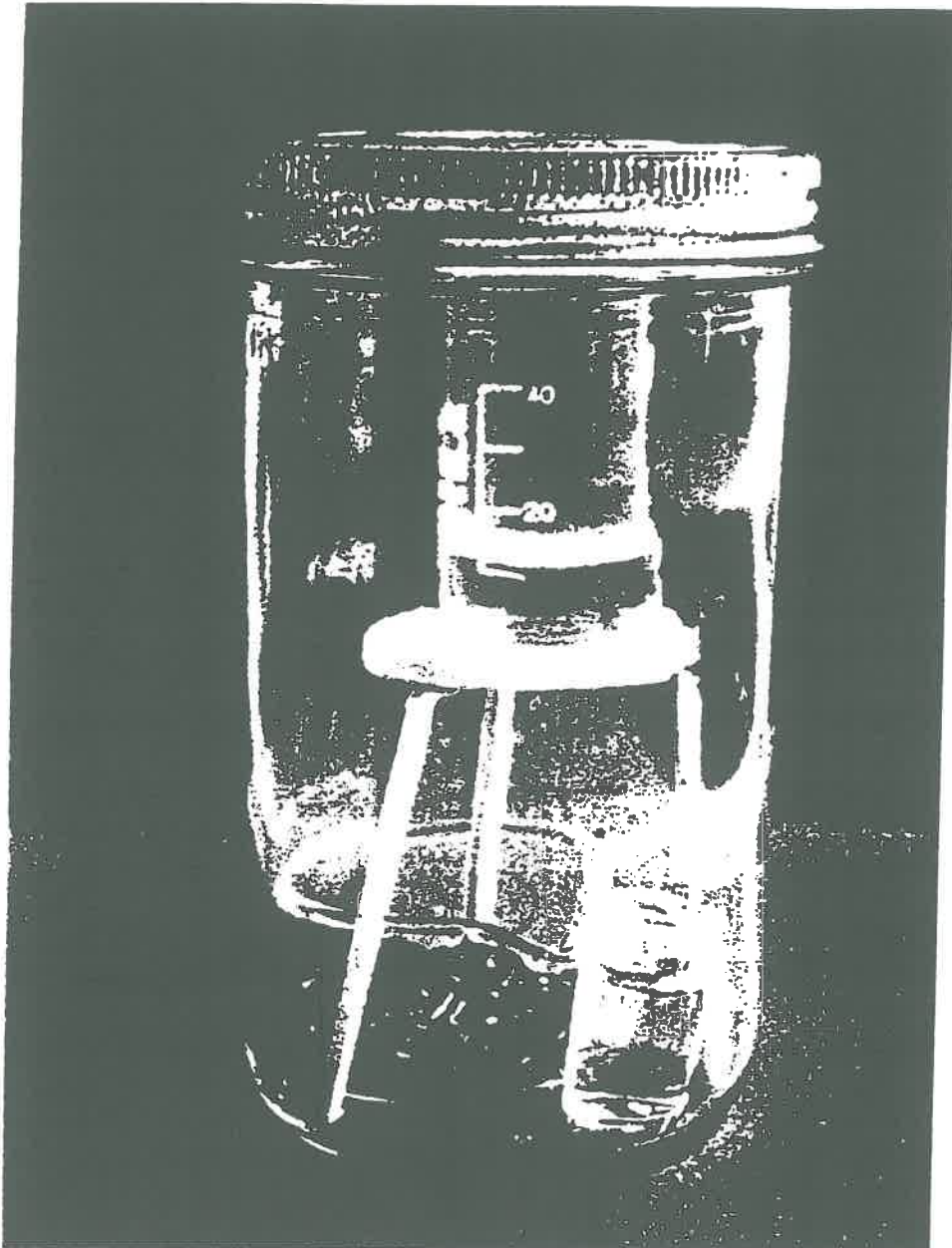


Figure 13: Système expérimental: bocal contenant le mélange sol-résidu, un pilulier d'eau et un bécher de NaOH 0.25 M.

1.2. Réalisation des incubations

Chaque échantillon élémentaire est constitué de 29 g de terre à 16% d'humidité, soit 25 g de terre sèche. Les résidus (100 mg) sont mélangés aux agrégats de sol à l'aide d'une spatule. Cet apport de résidus est équivalent à une incorporation de 4 g kg^{-1} de sol sec ou encore 8 t MS ha^{-1} incorporés sur 15 cm de profondeur. L'apport de la solution d'azote se fait à la surface de l'échantillon, sans mélange, à l'aide d'une micropipette de précision. Darwis (1990) a montré que la diffusion de la solution d'azote dans un tel système est rapide (moins d'une heure). De plus, il a montré qu'une hétérogénéité dans le mélange sol-résidu (la couche de résidus étant placée entre deux couches d'agrégats) n'avait pas de conséquence sur la cinétique de décomposition du résidu apporté.

La solution d'azote est apportée dans un volume de 1 ml ce qui amène l'humidité pondérale à une valeur finale de 20%, humidité optimale de la décomposition (cf § 1.1.).

L'échantillon est pesé puis placé dans un bocal étanche de 1 l. Un pilulier d'eau est ajouté pour limiter les pertes d'eau. Pour chaque traitement, un bécher contenant 10 ml de NaOH 0,25 N est placé dans le bocal pour piéger le CO_2 dégagé (figure 13). Les bocaux sont placés à l'obscurité dans un incubateur dont la température est maintenue à $15 \pm 0.5 \text{ }^\circ\text{C}$.

A chaque prélèvement, les béchers de NaOH sont changés, les bocaux aérés et l'humidité des échantillons éventuellement réajustée. Les échantillons de sols sont immédiatement congelés dans N_2 liquide puis conservés à -18°C . Au moment de l'extraction, les échantillons sont décongelés à la température ambiante.

1.3. Dosage du CO_2 dégagé

Le CO_2 piégé par la soude est précipité par du BaCl_2 à 10 % sous forme de carbonate de baryum. L'excès de NaOH est titré par du HCl 0,25 N à l'aide d'un titrateur automatique couplé à un pH-mètre. Le pH du point d'équivalence est de 8.62.

Après titration, le précipité de BaCO_3 est lavé et filtré sur filtre de fibres de verre. Il est séché à 80°C pendant 24 heures et conservé en vue de la détermination de son excès isotopique ^{13}C .

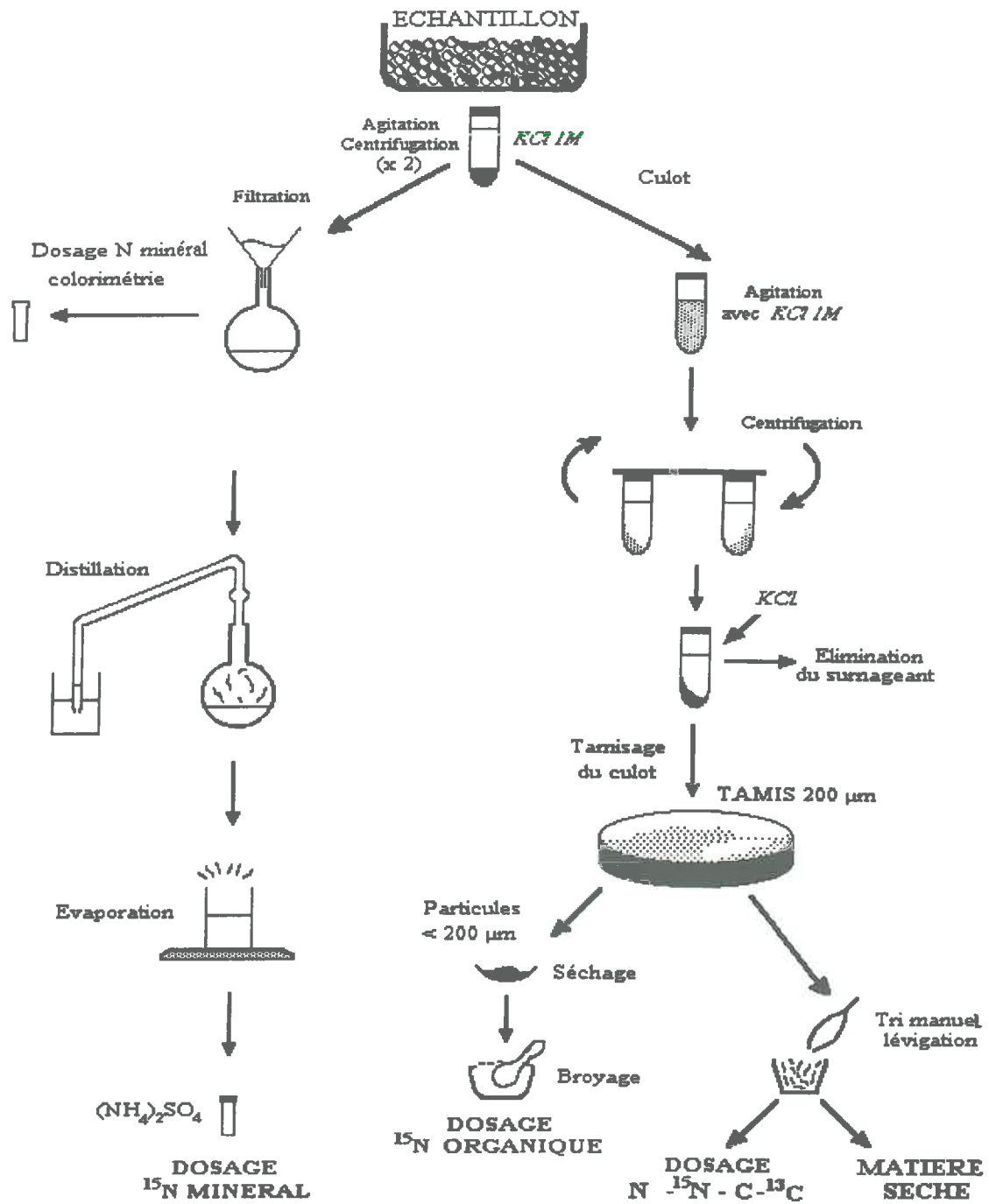


Figure 14: Etapes du traitement des échantillons pour le dosage de l'azote minéral, de l'azote organique, l'extraction des résidus et les différentes mesures isotopiques.

1.4. Extraction, séparation et dosage de NH_4^+ et NO_3^-

L'extraction de l'azote minéral est réalisée dans un tube à centrifuger avec du KCl 1 M (rapport sol solution 25 g : 80 g). Les tubes sont agités 30 minutes puis centrifugés 15 minutes à 3000 tours min^{-1} . Le surnageant est filtré. L'extraction est réalisée une seconde fois sur le culot de centrifugation. Les deux surnageants sont combinés en vue de la mesure de l'azote minéral (NH_4^+ et NO_3^-) et de la séparation des formes ammoniacale et nitrique.

Les résidus éventuellement en suspension dans les surnageants sont récupérés sur un tamis de 200 μm (figure 14). Ils sont lavés et séchés à 80°C pendant 48 heures. Ces résidus sont regroupés avec les résidus ré-extraits du culot de centrifugation et constituent la fraction supérieure à 200 μm (cf § 1.5.).

Les dosages de NH_4^+ et NO_3^- sont réalisés par un analyseur à flux continu de type Skalar. L'ammonium est dosé par la méthode à l'indophénol (Verdouw, 1977) et le nitrate par réaction de Griess-Ilosvay (Henriksen et Elmer-Olsen, 1970) après réduction du nitrate par le cadmium.

L'ammonium et le nitrate sont séparés par distillations successives suivant une méthode dérivée de Bremner (1965). L'ammoniaque est transformé en NH_3 par MgO, distillé et piégé dans l'acide sulfurique 0.1 N. Le nitrate est réduit en ammoniaque par l'alliage de Devarda (Al-Zn-Cu), distillé et également piégé dans l'acide sulfurique 0.1 N.

Les distillats sont évaporés et le sulfate d'ammonium formé, d'origine nitrique ou ammoniacale, est conservé pour la mesure de son excès isotopique en ^{15}N .

1.5. Séparation du résidu et du sol : détermination de la fraction fine et de la fraction grossière

Après extraction de l'azote minéral, le culot de centrifugation est remis en suspension dans 80 g de KCl 1 M. Ce culot est tamisé sur un tamis de 200 μm (figure 14). Les particules inférieures à 200 μm sont essentiellement des particules de sol. Après lavage, cette fraction est séchée à 80°C pendant 48 heures et constitue la FRACTION FINE ou FRACTION INFÉRIEURE A 200 μm .

Les particules supérieures à 200 μm sont constituées de particules minérales (sable + cailloux) et de résidus. Les particules minérales sont éliminées par lévigation. Les résidus organiques restants sont additionnés à ceux isolés au moment de l'extraction de l'azote minéral (cf § 1.4.). L'ensemble constitue la FRACTION GROSSIÈRE ou FRACTION SUPÉRIEURE A 200 μm .

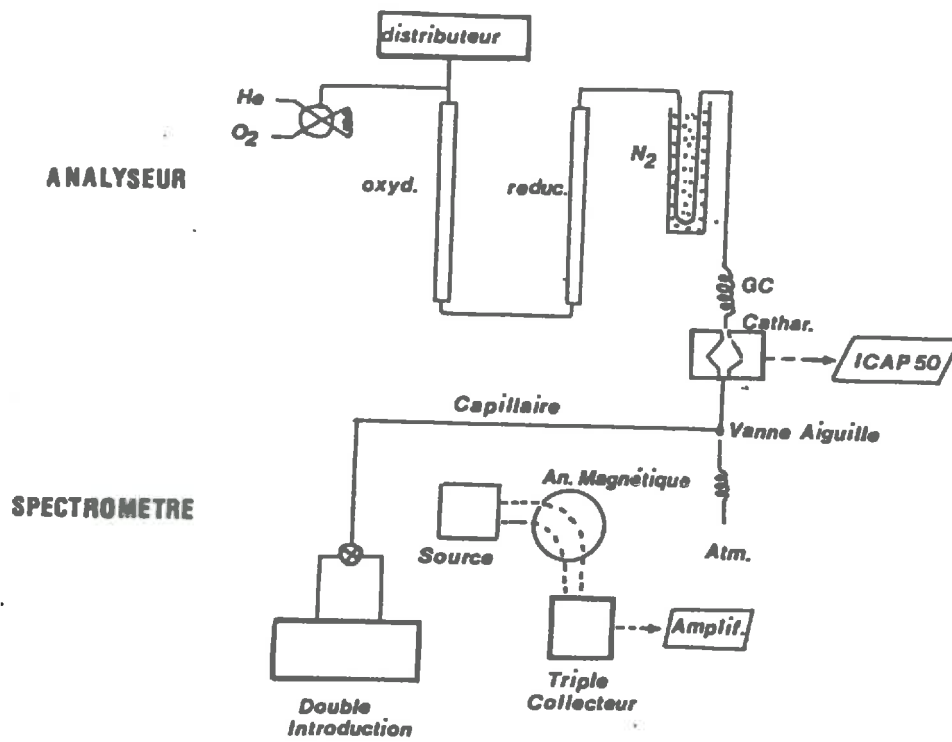


Figure 15: Liaison Analyseur d'azote et de carbone - Spectromètre de masse.

1.6. Détermination des teneurs en C et en N et de leurs compositions isotopiques en ^{13}C et ^{15}N

Ces analyses sont effectuées à l'aide d'un autoanalyseur de C et N (Carlo Erba, NA 1500) couplé avec un spectromètre de masse (VG SIRA 9).

L'échantillon (résidus, sols ou sulfate d'ammonium) est pesé, introduit dans un four d'oxydation (Cr_2O_3 à 1000°C) où a lieu, en présence d'oxygène, une "combustion flash" pendant laquelle la température s'élève à 1800°C . Il y a oxydation complète de l'échantillon et formation de CO_2 , H_2O , N_2 et N_xO_y . Ces produits de combustion sont entraînés par un flux d'hélium sur une colonne de réduction (Cu à 650°C). L'excès d' O_2 est éliminé et les oxydes d'azote sont convertis en N_2 . L'eau est éliminée par piégeage chimique (perchlorate de magnésium) et le flux passe sur une colonne chromatographique qui sépare les pics de CO_2 et de N_2 . La mesure des quantités de gaz produits est faite à l'aide d'un catharomètre situé à la sortie de la colonne chromatographique et d'un intégrateur.

Une aliquote de gaz sortant de l'analyseur est envoyée en continu (via une vanne aiguille) vers le spectromètre de masse (figure 15).

La mesure de l'abondance isotopique ^{15}N et ^{13}C est alors réalisée. L'excès isotopique est calculé grâce à des références connues: leucine ou atropine dont l'excès isotopique ^{15}N et ^{13}C a été calibré par ailleurs.

Remarque : La dissociation du BaCO_3 (provenant des mesures de C- CO_2) en CO_2 + BaO , dans le four d'oxydation, est obtenue par apport de PbO_2 avec l'échantillon. En effet, cette dissociation se fait à haute température et nécessite un catalyseur (PbO_2) et permet ainsi de mesurer l'excès isotopique du ^{13}C - CO_2 produit.

1.7. Fractionnement biochimique des résidus

La méthode utilisée pour cette détermination est la méthode de Van Soest et Wine (1967). Cette méthode permet de déterminer les quantités de fraction soluble, d'hémicelluloses, de cellulose et de lignine du résidu étudié. Cette méthode d'analyse proximale est basée sur la dissolution de la fraction dosée par un détergent neutre ou acide.

L'attaque porte sur un échantillon de 150 mg de résidu. La fraction soluble est solubilisée à chaud par une solution de dodecyle sulfate de sodium. Après lavage et séchage du résidu (10 min au four à micro-ondes à une puissance restituée de 600 W), le résidu est pesé: la perte de poids correspond à la fraction soluble (ou fraction NDS). De la même manière, les hémicelluloses sont solubilisées à chaud par une solution de triéthyl-

trimethyl-ammonium en milieu H_2SO_4 0.1 N. La cellulose est détruite à froid par une solution de H_2SO_4 à 72 %. La lignine est distinguée des matières minérales restantes par la perte de masse après calcination à 480°C .

1.8. Mesures de biomasse microbienne

Nous avons utilisé une méthode de fumigation-extraction dérivée de celle proposée par Brookes *et al.* (1985). Les échantillons sont placés dans une enceinte close et soumis à des vapeurs de chloroforme préalablement purifié. Cette fumigation est effectuée en réalisant un vide poussé (10 mm Hg) dans cette enceinte, ce qui vaporise le chloroforme. Les échantillons sont exposés aux vapeurs de CHCl_3 pendant 16 heures à température ambiante et à l'obscurité. A la fin de la fumigation, le chloroforme est éliminé par aspirations successives. L'humidité des échantillons est éventuellement corrigée et l'azote ammoniacal produit au cours de la fumigation est extrait par une solution de K_2SO_4 0.5 M. Dans la méthode originale de Brookes *et al.* (1985), c'est tout l'azote soluble qui est mesuré après digestion Kjeldahl.

2. METHODES DE CALCUL DE FLUX D'AZOTE ET DE CARBONE.

2.1. Rappels

L'abondance isotopique est le rapport entre le nombre d'atomes de l'isotope étudié et le nombre total d'atomes de l'élément chimique considéré.

$$A = \frac{{}^{15}\text{N}}{({}^{15}\text{N} + {}^{14}\text{N})} \text{ dans le cas du } {}^{15}\text{N} \text{ et } A = \frac{{}^{13}\text{C}}{({}^{13}\text{C} + {}^{12}\text{C})} \text{ dans le cas du } {}^{13}\text{C}.$$

L'excès isotopique est la différence entre l'abondance isotopique d'un échantillon et l'abondance naturelle d'un échantillon de référence. Pour l'azote, l'étalon de référence est l'azote atmosphérique dont l'abondance isotopique en ${}^{15}\text{N}$ est 0.3663 %. Pour le carbone, l'étalon de référence est un carbonate fossile (PDB: *Belemnita americana*) dont l'abondance isotopique en ${}^{13}\text{C}$ est 1.1112 %.

L'excès isotopique est alors $E = A - 0.3663$ pour l'azote et $E = A - 1.1112$ pour le carbone.

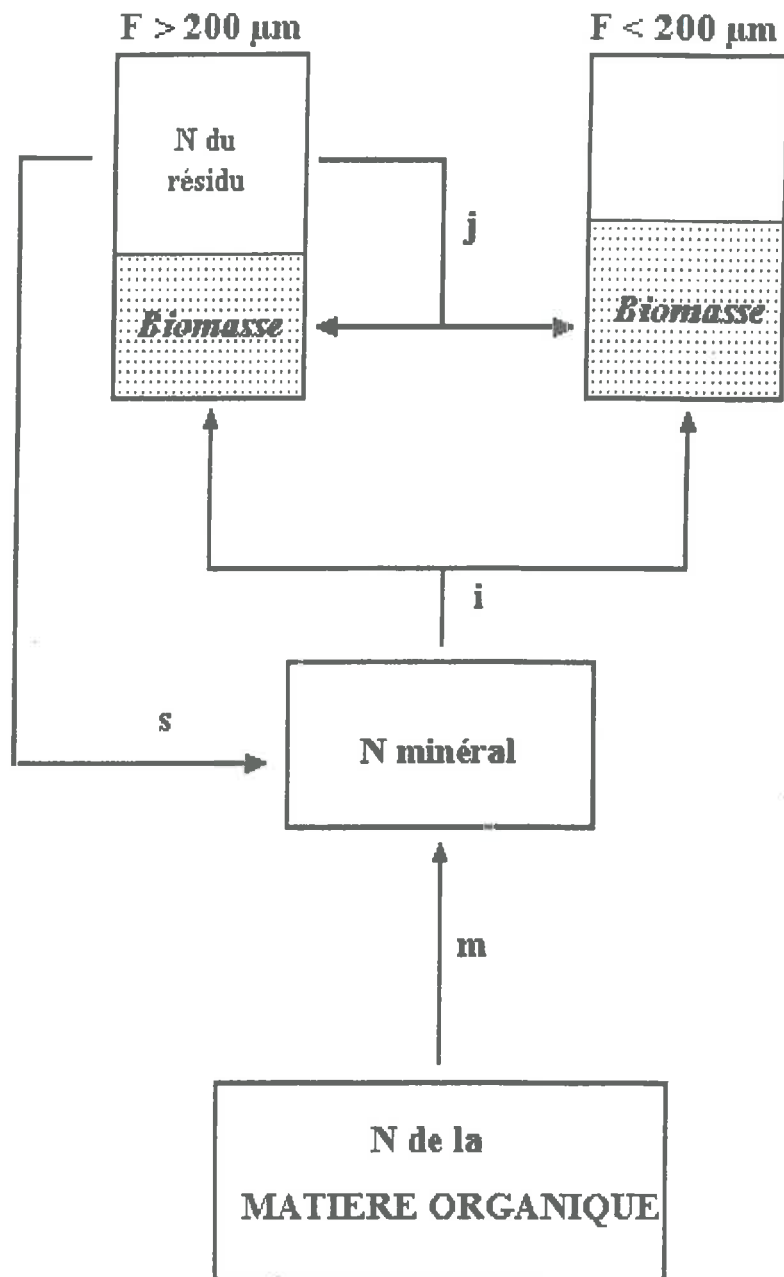


Figure 16: Schéma représentant la localisation de biomasse néoformée et les flux bruts d'azote au cours de la décomposition d'un résidu.

2.2. Calcul des flux de N

2.1.1. Données nécessaires aux différents calculs

Pour calculer les différents flux bruts d'azote, on utilisera soit un marquage ^{15}N de l'azote minéral soit un marquage de l'azote du résidu en incorporant des résidus ^{15}N . Un témoin sans résidu sera également nécessaire.

Pour ces différents traitements, on mesure:

- l'azote minéral: NH_4^+ et NO_3^-
- l'excès isotopique ^{15}N de ces pools.
- la teneur en N et l'excès isotopique ^{15}N de la fraction fine (inférieure à 200 μm).
- la teneur en N et l'excès isotopique ^{15}N de la fraction grossière (supérieure à 200 μm).

La biomasse néoformée marquée ^{15}N se trouve répartie dans les fractions fines et grossières (cf figure 16).

2.1.2. Calcul du flux d'organisation brute (i)

Lorsqu'on effectue un marquage ^{15}N avec $^{15}\text{NH}_4$ et $^{15}\text{NO}_3$ simultanément, l'organisation brute peut être calculée par traçage isotopique de l'azote minéral du sol suivant la méthode proposée par Mary *et al.* (1993):

$$i = \frac{N_{o2}^* - N_{o1}^*}{e_m (t_2 - t_1)} \quad (1)$$

avec N_o^* , la quantité de ^{15}N organique totale mesurée pour deux dates de prélèvement t_2 et t_1 et e_m , l'excès moyen de l'azote minéral entre ces deux dates: $e_m = (e_1 + e_2)/2$.

Lorsqu'on effectue un marquage ^{15}N avec $^{15}\text{NH}_4$ exclusivement, l'organisation de l'ammonium (i_a) peut être calculée par marquage de l'ammonium du sol, suivant la formule:

$$i_a = \frac{N_{o2}^* - N_{o1}^*}{e_a (t_2 - t_1)} \quad (2)$$

avec e_a , l'excès moyen du pool ammoniacal et N_o^* , la quantité de ^{15}N organique total mesurée pour deux dates de prélèvement t_2 et t_1 .

Lorsqu'on effectue un marquage ^{15}N avec $^{15}\text{NO}_3$ exclusivement, le marquage du pool nitrique permet de calculer l'organisation de l'azote nitrique du sol (i_n) de la même manière:

$$i_n = \frac{N_{o2}^* - N_{o1}^*}{e_n (t_2 - t_1)} \quad (3)$$

avec e_n , l'excès moyen du pool nitrique et N_o^* , la quantité de ^{15}N organique total mesurée pour deux dates de prélèvement t_2 et t_1 .

2.1.3. Calcul des flux de minéralisation brute (m) et de nitrification (n)

La minéralisation brute de la matière organique du sol peut être estimée en calculant d'abord l'organisation brute de l'azote minéral selon les formules précédentes puis en calculant m par bilan:

$$m = \frac{(N_2 - N_1)}{(t_2 - t_1)} + i + p \quad (4)$$

avec N, la quantité de N minéral mesurée pour les deux dates t_1 et t_2 ; i l'organisation de l'azote minéral et p les pertes gazeuses éventuelles entre ces deux dates.

Le terme p est souvent négligé, en particulier dans les travaux qui ne font pas de bilan ^{15}N . Lorsque ce bilan est mesuré et lorsqu'il est déficitaire, les pertes gazeuses peuvent être estimées par la formule:

$$p = \frac{(B_1^* - B_2^*)}{e_m} \quad (4\text{bis})$$

B^* désignant la quantité totale de ^{15}N retrouvée sous forme minérale et organique dans le sol.

Lorsqu'on effectue un marquage ^{15}N avec $^{15}\text{NH}_4$ exclusivement, la minéralisation de la matière organique peut être calculée par la méthode de dilution isotopique (Barraclough, 1991 - Mary et Recous, 1994):

$$m = - \frac{(A_2 - A_1) \cdot \text{Ln}(e_{a2}/e_{a1})}{(t_2 - t_1) \text{Ln}(A_2/A_1)} \quad (5)$$

avec A_2 et A_1 , les quantités de N-NH_4^+ ; e_{a2} et e_{a1} les excès isotopiques du pool ammoniacal aux temps t_2 et t_1 .

Lorsqu'on effectue un marquage ^{15}N avec $^{15}\text{NO}_3$ exclusivement, la nitrification (n) peut être calculée par dilution isotopique du pool nitrique:

$$n = - \frac{(N_2 - N_1) \cdot \text{Ln}(e_{n2}/e_{n1})}{(t_2 - t_1) \text{Ln}(N_2/N_1)} \quad (6)$$

avec N_2 et N_1 , les quantités de N-NO_3^- ; e_{n2} et e_{n1} les excès isotopiques du pool nitrique aux temps t_2 et t_1 .

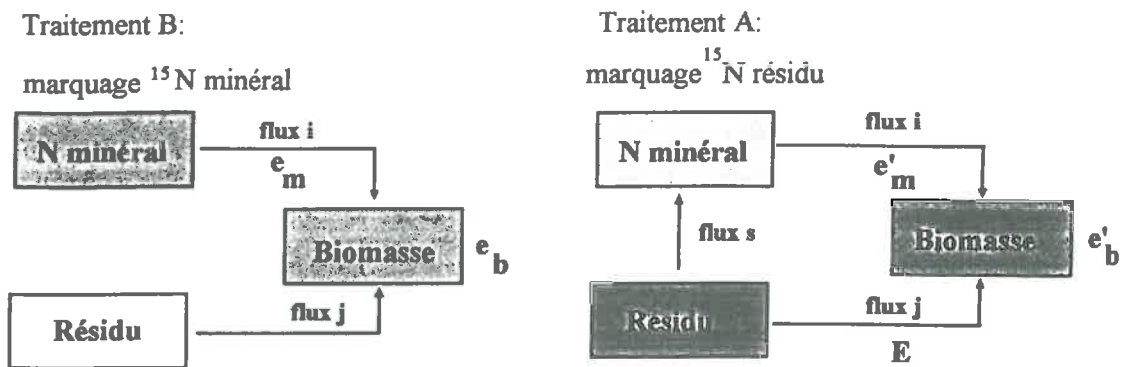


Figure 17: Principe de l'utilisation couplée du marquage ^{15}N résidu et ^{15}N minéral pour le calcul du flux j (cf texte)

2.1.4. Calcul du flux de minéralisation de l'azote du résidu (s)

La minéralisation de l'azote du résidu apporté est calculée par comparaison du traitement témoin et du traitement avec résidu. Dans le traitement avec résidu, on calcule la minéralisation totale de l'azote organique: minéralisation de l'azote du sol (m') et celle du résidu (s) par l'équation 5. Dans le traitement témoin, on calcule la minéralisation de l'azote organique du sol (m).

Si l'on admet que l'apport d'un substrat carboné ne modifie pas la minéralisation basale du sol (Jenkinson *et al.*, 1985), on a alors $m = m'$. La minéralisation de l'azote du substrat (s) est alors:

$$s = (m' + s) - m$$

2.1.5. Calcul du flux d'assimilation directe de l'azote du résidu (j)

Ce calcul repose sur l'utilisation couplée de deux traitements A (Paille ^{15}N + ^{14}N minéral) et B (Paille ^{14}N + ^{15}N minéral). Dans le traitement B, la biomasse n'est marquée qu'à travers le flux d'organisation du nitrate (flux i). Dans le traitement A, la biomasse se marque à la fois par le flux d'organisation (flux i) et le flux d'assimilation directe de l'azote du substrat (flux j), comme le montre la figure 17.

Nous mesurons, pour ces deux traitements, la biomasse formée et son excès isotopique ^{15}N par une méthode de fumigation-extraction dérivée de celle proposée par Brookes *et al.* (1985). Nous mesurons l'ammonium formé et son excès isotopique ^{15}N après fumigation et extraction au K_2SO_4 0.5 M.

Soit e_m , l'excès isotopique moyen de l'azote minéral organisé dans le traitement B:

$$e_m = \frac{\Sigma \text{ } ^{15}\text{N org.}}{\Sigma i(t)} \quad (7)$$

et e'_m , l'excès isotopique moyen de l'azote minéral organisé dans le traitement A:

$$e'_m = \frac{\Sigma i(t) \cdot e'(t)}{\Sigma i(t)} \quad (8)$$

avec $e'(t)$: l'excès de l'azote minéral à la date t dans ce traitement A.

Soit e_b l'excès de la biomasse néoformée dans le traitement B:

$$e_b = \frac{e_a \cdot A - e'_a \cdot A''}{A - A''} \quad (9)$$

avec A la quantité de $N-NH_4^+$ dans le traitement B; e_a son excès isotopique; A'' la quantité de $N-NH_4^+$ dans le témoin sans résidu et e''_a son excès isotopique.

Soit e'_b l'excès de la biomasse néoformée dans le traitement A:

$$e'_b = \frac{e'_a \cdot A' - e''_a \cdot A''}{A - A''} \quad (10)$$

avec A' la quantité de $N-NH_4^+$ dans le traitement A; e'_a son excès isotopique.

On peut écrire (figure 17):

$$e_m \cdot i = e'_b \cdot (i + j) \quad (11)$$

$$e'_m \cdot i + E \cdot j = e'_b \cdot (i + j) \quad (12)$$

avec E, excès isotopique initial de la paille ^{15}N .

d'où

$$\frac{i}{j} = \frac{e_m}{E} \cdot \left(\frac{e'_b}{e_b} - \frac{e'_m}{e_m} \right) \quad (13)$$

Si la décomposition de la paille est identique dans les traitements A et B, on peut écrire:

$$\frac{e'_b}{e_b} = \frac{e'_a \cdot A' - e''_a \cdot A''}{e_a \cdot A - e''_a \cdot A''} \quad (14)$$

Dans nos résultats, on observe que $e''_a \ll e_a$ et $e''_a \ll e'_a$. L'équation (14) peut se simplifier:

$$\frac{e'_b}{e_b} = \frac{e'_a}{e_a} \quad (15)$$

Connaissant E, le rapport (e'_a/e_a) , e_m et e'_m , on peut donc déduire j/i par la formule (13). Ayant calculé précédemment i (cf § 2.1.2.), on pourra en déduire la valeur de j .

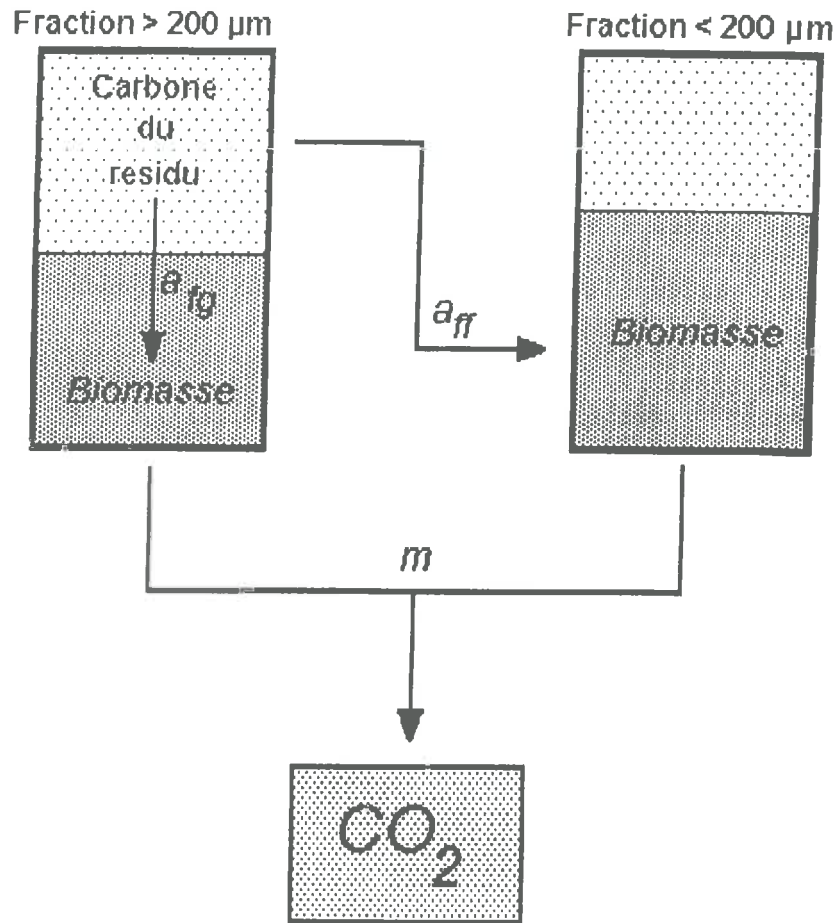


Figure 18: Schéma représentant la localisation de biomasse néoformée et les flux bruts de carbone au cours de la décomposition d'un résidu.

2.3. Calcul des flux de C

2.3.1. Données nécessaires pour les différents calculs.

Pour calculer les différents flux de carbone, on utilise un marquage ^{13}C du résidu. Un témoin sans résidu est également nécessaire.

Pour ces différents traitements, on mesure:

- le C-CO₂ dégagé et son excès isotopique.
- la teneur en C et l'excès isotopique ^{13}C de la fraction fine (inférieure à 200 μm).
- la teneur en C et l'excès isotopique ^{13}C de la fraction grossière (supérieure à 200 μm).

La biomasse néoformée marquée ^{13}C se trouve répartie dans les fractions fine et grossière (cf figure 18).

2.3.2. Calcul de la minéralisation réelle du carbone du résidu

Les mesures de CO₂ effectuées dans un sol avec résidu permettent de calculer, par différence avec un sol sans résidu, la minéralisation APPARENTE du carbone du résidu. Or, l'apport d'un résidu est susceptible de modifier la minéralisation du C endogène du sol. Le traçage isotopique du carbone du résidu permet de mesurer la minéralisation REELLE du résidu. La différence entre la minéralisation apparente et réelle représente le PRIMING EFFECT dû à l'apport du résidu. Pour calculer la minéralisation réelle du résidu, on utilise la méthode proposée par Mary *et al.* (1992).

La minéralisation réelle du carbone du résidu (Q_2) est estimée par la relation suivante:

$$\text{soit } Q_2 = \frac{(e_r - e_1) \cdot Q - (e_b - e_r) \cdot q_b}{(e_2 - e_1)} \quad (16)$$

avec:

- q_b et e_b , la quantité et l'excès isotopique du "blanc" constitué du CO₂ atmosphérique et des ions CO₃²⁻ contenus dans la soude
- e_2 et e_1 l'excès isotopique du carbone du résidu et du CO₂ produit par le sol respectivement,
- Q et e_r la quantité de CO₂ produit au cours de la décomposition du résidu et son excès isotopique.

Le priming effect sera donc la différence entre la minéralisation apparente (Q) et la minéralisation réelle (Q_2):

$$\text{PE} = Q - Q_2 \quad (17)$$

2.3.3. Calcul de l'assimilation apparente du carbone du résidu par la biomasse

Au cours de la décomposition, la biomasse microbienne qui se développe est localisée dans les deux fractions: inférieure et supérieure à 200 μm (figure 18). La fraction grossière contient à la fois le résidu non décomposé (marqué ^{13}C) et une partie de la biomasse microbienne (également marquée ^{13}C) qui s'est développée sur ce résidu. Au cours de la décomposition, du ^{13}C apparaît dans la fraction fine. Nous ferons l'hypothèse que l'essentiel de ce ^{13}C correspond à du carbone assimilé par la biomasse et non à du carbone provenant des particules de paille non décomposées. Les résidus incorporés ont une taille supérieure à 500 μm (cf § 1.1.): il est peu probable que des particules de résidus non décomposés passent dans la fraction fine (inférieure à 200 μm) au cours de l'extraction.

L'assimilation du carbone par la biomasse peut être calculée en faisant une hypothèse supplémentaire sur la répartition de la biomasse entre fraction fine et fraction grossière. On peut supposer que la biomasse microbienne formée est de même nature dans les deux fractions, ou tout du moins que son rapport C/N ne change pas. Autrement dit, le rapport N assimilé / C assimilé serait le même dans chaque fraction. Avec ces hypothèses:

$$\frac{i_{ff}}{a_{ff}} = \frac{i_{fg}}{a_{fg}} \quad (18)$$

avec a_{ff} et a_{fg} : l'assimilation du carbone dans la fraction grossière (fg) et la fraction fine (ff), et i_{ff} et i_{fg} l'organisation de l'azote dans ces deux fractions.

Connaissant le rapport i_{ff}/i_{fg} et a_{ff} , on pourra alors calculer a_{fg} :

$$a_{fg} = a_{ff} \cdot (i_{fg}/i_{ff}) \quad (19)$$

et a, l'assimilation totale du carbone par la microflore:

$$a = a_{ff} + a_{fg} \quad (20)$$

**FLUX DE N ET DE C AU COURS DE LA
DECOMPOSITION DE PAILLE DE BLE EN
SITUATION NON LIMITANTE EN N MINERAL**

1. OBJECTIFS DE L'EXPERIMENTATION ET TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX

1.1 Objectifs de l'expérience

La première partie de notre travail a consisté à quantifier les flux bruts de N et de C au cours de la décomposition de paille de blé en conditions non limitantes en N minéral. Nous avons donc cherché à calculer simultanément:

- les flux bruts de N: minéralisation et organisation de l'azote minéral, minéralisation et assimilation par la microflore de l'azote apporté par le résidu, et reminéralisation de l'azote organisé par la microflore.
- les flux bruts de C: minéralisation et assimilation du carbone du résidu par la microflore.

1.2. Protocole expérimental

Traitement A: Sol + Paille $^{13}\text{C}^{15}\text{N}$ + 80 mg N kg^{-1} de sol sous forme de K^{14}NO_3 .

Traitement B: Sol + Paille $^{13}\text{C}^{14}\text{N}$ + 80 mg N kg^{-1} de sol sous forme de K^{15}NO_3 .

Traitement C: Sol + 20 mg N kg^{-1} de sol sous forme de K^{15}NO_3 .

Les traitements B et C permettent de calculer l'organisation et la minéralisation brute grâce au traçage isotopique de l'azote minéral. Le traitement A permet de préciser le devenir de l'azote du résidu et calculer l'excès moyen de l'azote du résidu assimilé par la microflore, donnée nécessaire pour quantifier l'éventuelle assimilation directe de l'azote organique du résidu par la microflore (cf chapitre II, § 2.1.5.). L'utilisation de résidus marqués ^{13}C permet de suivre la minéralisation réelle du carbone et son assimilation par la microflore au cours de la décomposition. La dose d'azote minéral apportée a été choisie sur la base des résultats antérieurs (Darwis, 1990), de manière à couvrir les "besoins" en N minéral de la microflore. Une organisation maximale de 31.0 mg N g^{-1} de C apporté avait été mesurée. L'apport de 45.7 mg N g^{-1} C (soit 80 mg N kg^{-1} de sol) permet donc de se placer en conditions non limitantes en N minéral.

L'excès isotopique de la solution de K^{15}NO_3 apportée était de 3.63 %. Cette expérience est réalisée pendant 500 jours à 15 °C. Nous avons réalisé les prélèvements non pas à des intervalles de temps réguliers mais en fonction du degré d'avancement de la décomposition. Le critère choisi pour caractériser ce degré d'avancement est la minéralisation apparente du carbone. Un essai préliminaire a été réalisé pour déterminer les dates de prélèvement correspondant à une minéralisation apparente de 0, 3, 6, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 60, 65 et 70 % du C apporté. Chaque prélèvement et chaque traitement comportait 3 répétitions.

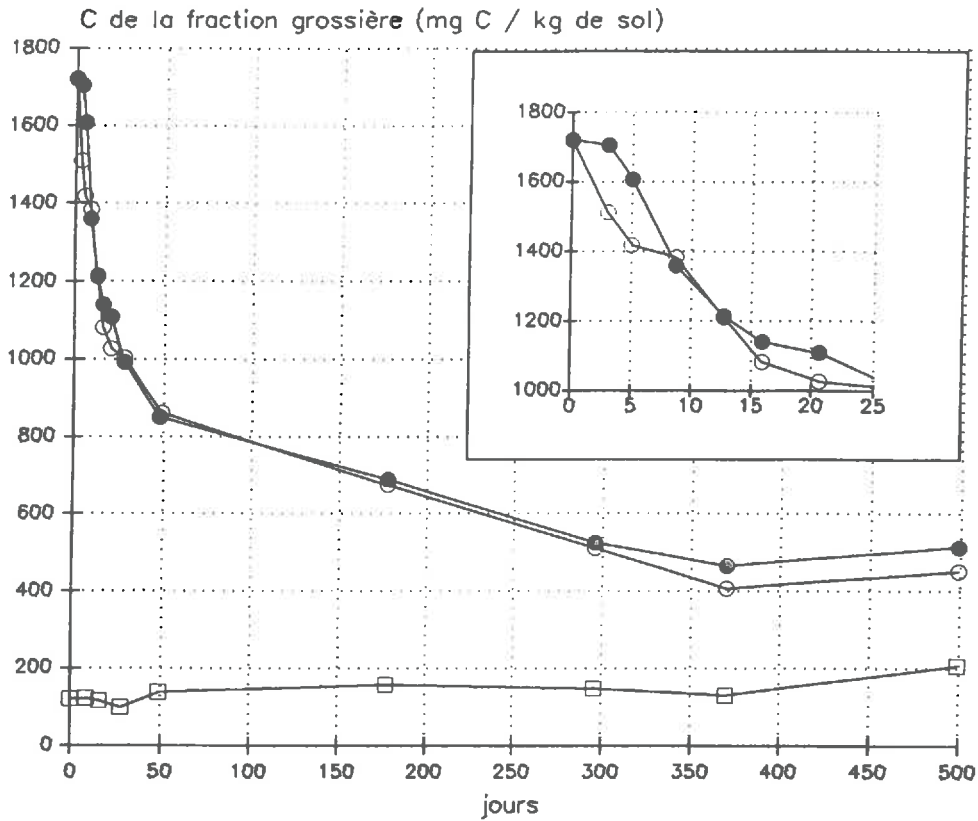


Figure 19: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière (fraction > 200 μm) au cours de la décomposition des pailles de blé 14 N (●), 15N (●) et du témoin sans résidu (□).

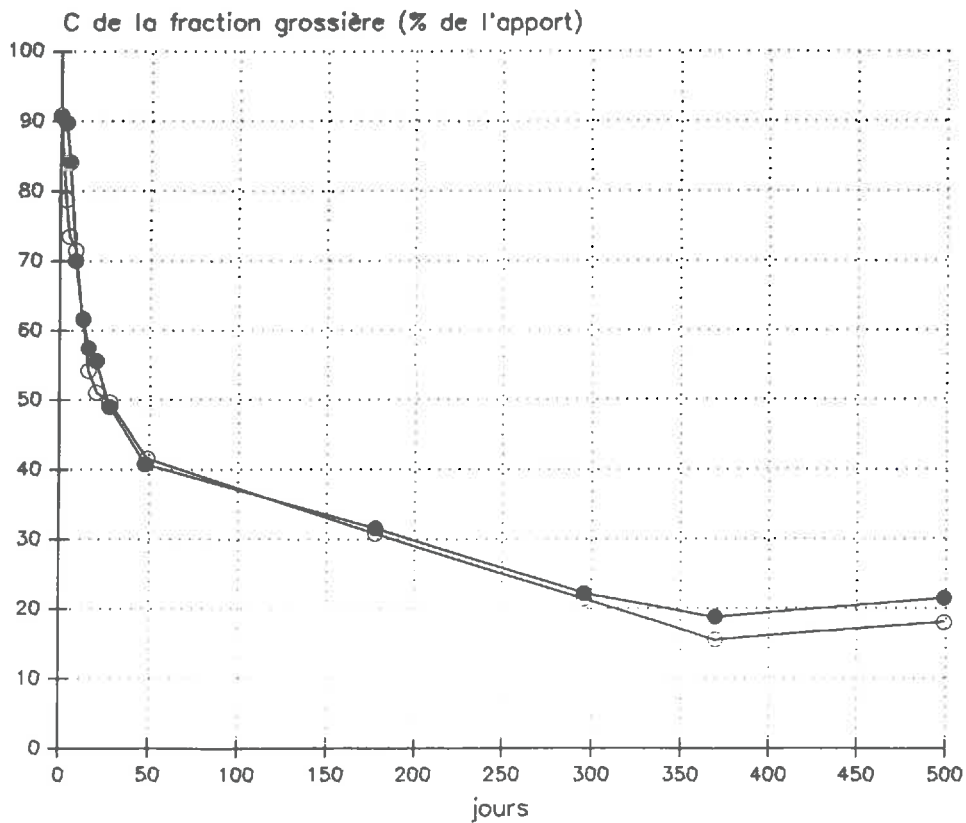


Figure 20: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière (corrigeé du témoin) au cours de la décomposition des pailles de blé 14 N (●) et 15N (●).

Pour essayer de mettre en évidence un flux de reminéralisation de l'azote organisé par la biomasse, nous avons réalisé une expérimentation complémentaire dont le protocole est le suivant:

Traitement D: Sol + Paille ^{14}N + 55 mg kg^{-1} de sol de N-NH_4 sous forme de $(^{14}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ + 25 mg de N-NO_3 kg^{-1} sous forme de K^{15}NO_3 .

Traitement E: Sol + Paille ^{14}N + 55 mg kg^{-1} de sol de N-NH_4 sous forme de $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ + 25 mg de N-NO_3 kg^{-1} sous forme de K^{14}NO_3 .

Cette expérience a été réalisée pendant 28 jours à 15 °C. L'excès isotopique de la solution de $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ était de 3.32 % et celle de K^{15}NO_3 de 6.80 %.

2. RESULTATS

2.1. Evolution de la fraction grossière (ou fraction > 200 μm)

2.1.1. Carbone organique

La figure 19 présente l'évolution du carbone organique de la fraction grossière (fraction > 200 μm) extraite au cours de l'incubation. Les quantités de carbone sont calculées à partir des mesures de matière sèche et de teneur en carbone mesurées par l'analyseur élémentaire NA 1500. Le C.V. (coefficient de variation) moyen des mesures est de 3 et 4 % pour les traitements A et B respectivement. Il est de 19 % pour le témoin.

Au cours de l'incubation, nous n'observons pas de variation significative de la quantité de carbone de la fraction grossière dans le traitement sans résidu. La quantité moyenne de carbone est de 136 ± 26 mg C kg^{-1} de sol.

Pour les traitements avec paille, les quantités de carbone organique trouvées au temps 0 sont respectivement de 1719 ± 74 et de 1720 ± 39 mg C kg^{-1} de sol pour les traitements A et B. Ceci correspond, si l'on soustrait le carbone organique du témoin sans résidu, à une quantité moyenne de carbone organique de 1584 mg C kg^{-1} de sol, soit 92 % du carbone apporté (figure 20). La fraction manquante a probablement été solubilisée par la solution de KCl 1M, au moment de l'extraction (les pailles contenant approximativement 10 % de carbone soluble). Une différence significative entre les traitements A et B est observée pour les deux premiers points de prélèvement au cours de l'incubation. Cependant, cette différence disparaît ensuite à 9 jours et les deux traitements restent semblables jusqu'à la fin de l'incubation.

Dates (jours)	^{15}N de la fraction grossière ($\mu\text{g}/\text{kg}$ de sol)	N minéral organisé sur la fraction grossière: N_s (mgN/kg de sol)	N issu de la paille: N_r (mgN/kg de sol)	N_t : N total mesuré (mgN/kg de sol)
0.0	1	-	11.0	11.0
3.0	33	0.9	8.8	9.7
5.0	168	4.7	8.9	13.6
8.7	372	8.7	6.6	15.3
12.7	491	11.9	4.2	16.1
15.9	531	15.0	4.2	19.2
20.7	590	18.2	7.9	26.1
27.7	634	20.0	4.2	24.2
48.8	557	15.6	2.7	18.3
117.7	558	15.6	2.7	18.3
295.6	559	15.6	2.6	18.2
369.6	563	15.6	2.0	17.6
498.8	564	15.7	2.0	17.7
C.V. moyen	9.0 %			

Tableau 4: Evolution de la quantité d'azote minéral organisé sur la fraction grossière (mesuré par le marquage ^{15}N), de l'azote réellement issu de la paille (N_r) et de l'azote total mesuré (N_t) dans la fraction grossière au cours de la décomposition des pailles de blé.

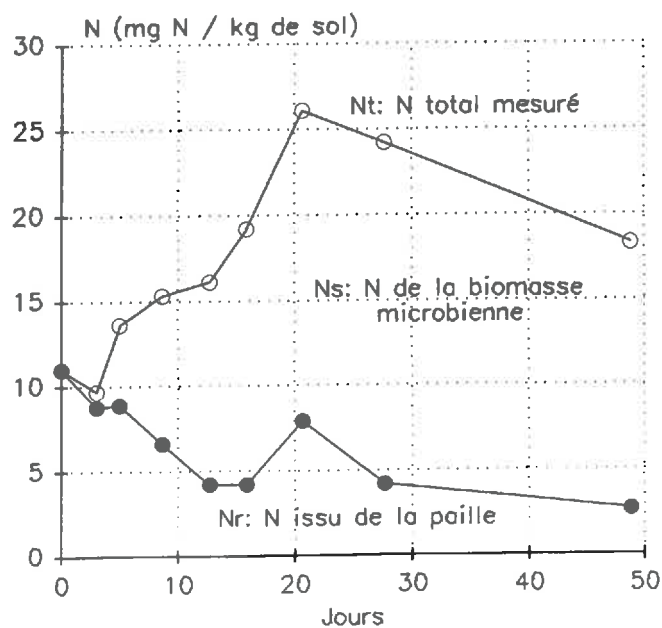


Figure 21: Evolution de l'azote total (N_t), de l'azote réellement issu du résidu (N_r) et de l'azote de la biomasse microbienne (N_s) de la fraction grossière pendant les 50 premiers jours de la décomposition de paille de blé.

La quantité de carbone organique décroît au cours de la décomposition selon deux phases:

- une phase rapide où 49 % du carbone apporté disparaît pendant les 49 premiers jours de l'incubation.
- une phase plus lente où 21 % du carbone initial disparaît entre le 49^{ème} jour et la fin de l'incubation.

2.1.2. Azote

Le C.V. moyen des mesures est plus fort pour l'azote que pour le carbone: il est respectivement de 7 et 6 % pour les traitements A et B et de 15 % pour le témoin.

Dans le témoin sans apport de résidu, l'azote contenu dans la fraction grossière ne varie pas, comme pour le carbone, et représente 8.4 ± 1.3 mg N kg^{-1} de sol. Cette quantité est importante par rapport à l'apport d'azote de la paille (13 mg N kg^{-1}). Le rapport C/N de cette fraction reste pratiquement constant au cours de l'incubation à une valeur égale à 14 ± 1 . Cette fraction figurée semble très stable malgré son appartenance à une classe granulométrique grossière: 200-3000 μm .

Dans les traitements avec paille, on constate que l'azote total de la fraction grossière augmente fortement jusqu'au 21^{ème} jour de l'incubation, puis diminue (figure 21). Il se stabilise du jour 49 jusqu'à la fin de l'incubation (tableau 4 et figure 21).

Au cours de l'incubation de la paille non marquée dans le sol contenant du $^{15}\text{NO}_3^-$ (traitement B), on observe que la fraction grossière se marque progressivement en ^{15}N (tableau 4). Ce marquage résulte de la colonisation du résidu par les décomposeurs et correspond à l'organisation du ^{15}N minéral par la microflore adhérente à ce résidu. Il est possible de mesurer l'organisation de l'azote minéral sur le résidu (marquage ^{15}N) et de calculer, par différence, l'azote réellement issu du résidu (tableau 4):

$$N_t = N_s + N_r \quad (1)$$

$$\text{soit } N_r = N_t - N_s \quad (2)$$

$$\text{avec } N_s = \frac{\delta^{15}\text{N org}}{e_m} \quad (3)$$

avec N_t : l'azote total mesuré, N_s : l'azote minéral organisé et N_r : l'azote réel du résidu, $\delta^{15}\text{N org}$: la variation de ^{15}N organique mesuré dans la fraction grossière entre deux dates de prélèvement et e_m : l'excès moyen de l'azote minéral pendant la même période.

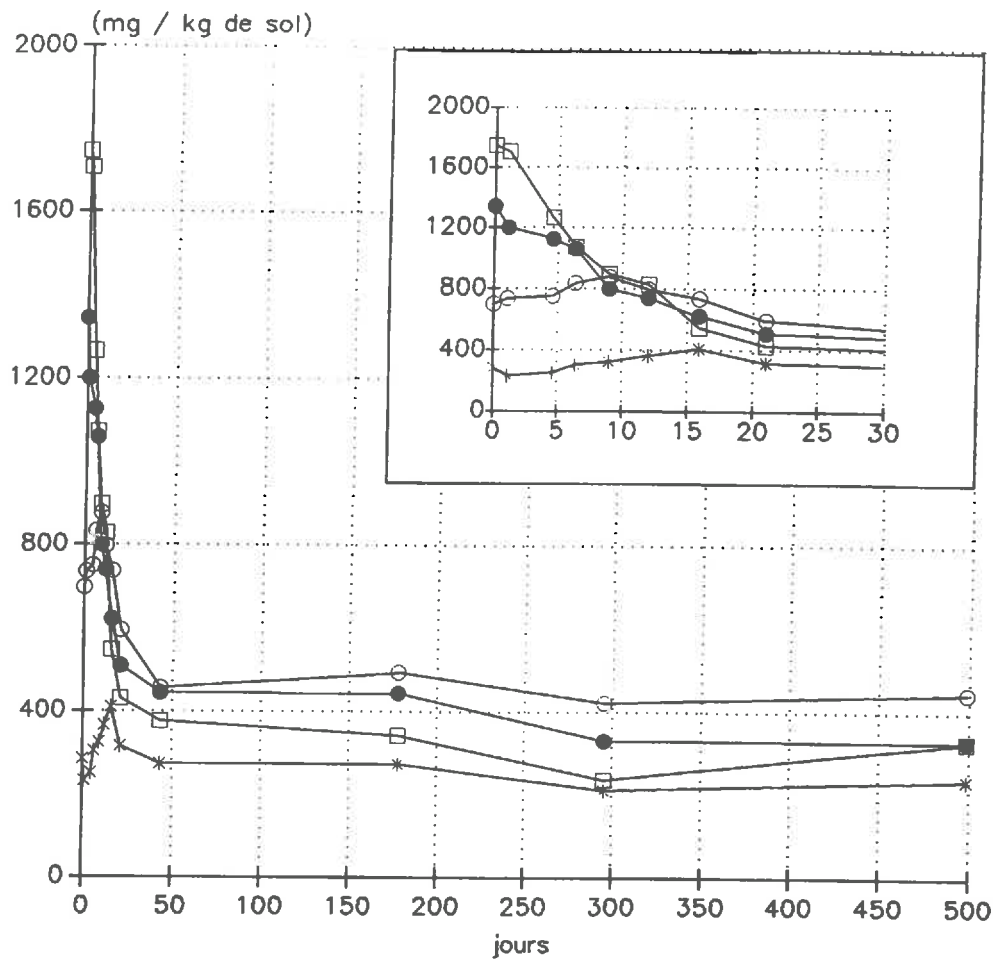


Figure 22: Evolution de la quantité de fraction soluble (●), d'hémicelluloses (●), de cellulose (□) et de lignine (★) de la fraction grossière (fraction > 200 μm) au cours de la décomposition des pailles de blé.

On constate alors (tableau 4 et figure 21) que la quantité d'azote minéral organisé par la biomasse "adhérente" à la fraction grossière (N_s) augmente jusqu'au 28^{ème} jour de l'incubation: l'organisation atteint 20 mg N kg⁻¹ de sol à cette date. Cette quantité d'azote minéral organisé diminue ensuite et reste relativement stable jusqu'à la fin de l'incubation: environ 16 mg N kg⁻¹ de sol sont alors immobilisés dans la fraction grossière. La reminéralisation de l'azote organisé et les processus d'humification de l'azote de la biomasse microbienne peuvent expliquer cette diminution. La quantité d'azote réellement issu du résidu (N_r) diminue au cours de l'incubation (figure 21). A la fin de l'expérience, 2 mg N kg⁻¹ de sol, sur les 13 mg kg⁻¹ apportés, sont retrouvés dans la fraction grossière. On peut donc calculer que 84 % de l'azote du résidu a disparu, probablement métabolisé par la microflore.

2.1.3. Fractions biochimiques

La figure 22 présente l'évolution de la fraction soluble, de la cellulose, des hémicelluloses et de la lignine de la fraction grossière (moyenne des deux traitements A et B; 1 mesure par traitement) au cours de l'incubation. Le C.V. moyen des mesures est de 10 % pour la fraction soluble, 8 % pour la cellulose, 8 % pour les hémicelluloses et 6 % pour la lignine.

On observe une disparition rapide pendant les 20 premiers jours des fractions cellulosique et hémicellulosique. Après cette date, les quantités de cellulose et d'hémicelluloses diminuent très lentement.

La fraction soluble augmente au début de l'incubation jusqu'au 8^{ème} jour, puis diminue jusqu'au 45^{ème} jour. Cette augmentation est probablement due à la dépolymérisation de la cellulose et des hémicelluloses en molécules plus simples qui apparaissent dans la fraction soluble. Celle-ci reste ensuite pratiquement stable jusqu'à la fin de l'incubation. De même, la lignine augmente jusqu'au 16^{ème} jour puis diminue jusqu'au 45^{ème} jour. Elle reste ensuite stable jusqu'à la fin de l'incubation. L'augmentation initiale de la quantité de lignine correspond sans doute à la formation de produits humiques d'origine microbienne.

2.2. Minéralisation apparente du carbone du résidu

Le C.V. moyen des mesures est de 8 % pour les traitements A et B. Il est de 34 % pour le sol sans résidu. Pour ce traitement, la forte variabilité s'explique par les faibles quantités de carbone minéralisé entre deux points de prélèvement: moins de 0.02 mg de C-CO₂ dans certains cas, ce qui correspond à la limite de sensibilité de la méthode titrimétrique employée.

La figure 23 présente l'évolution de la minéralisation apparente du carbone du résidu (CO₂ mesuré dans le traitement avec résidu - CO₂ mesuré dans le

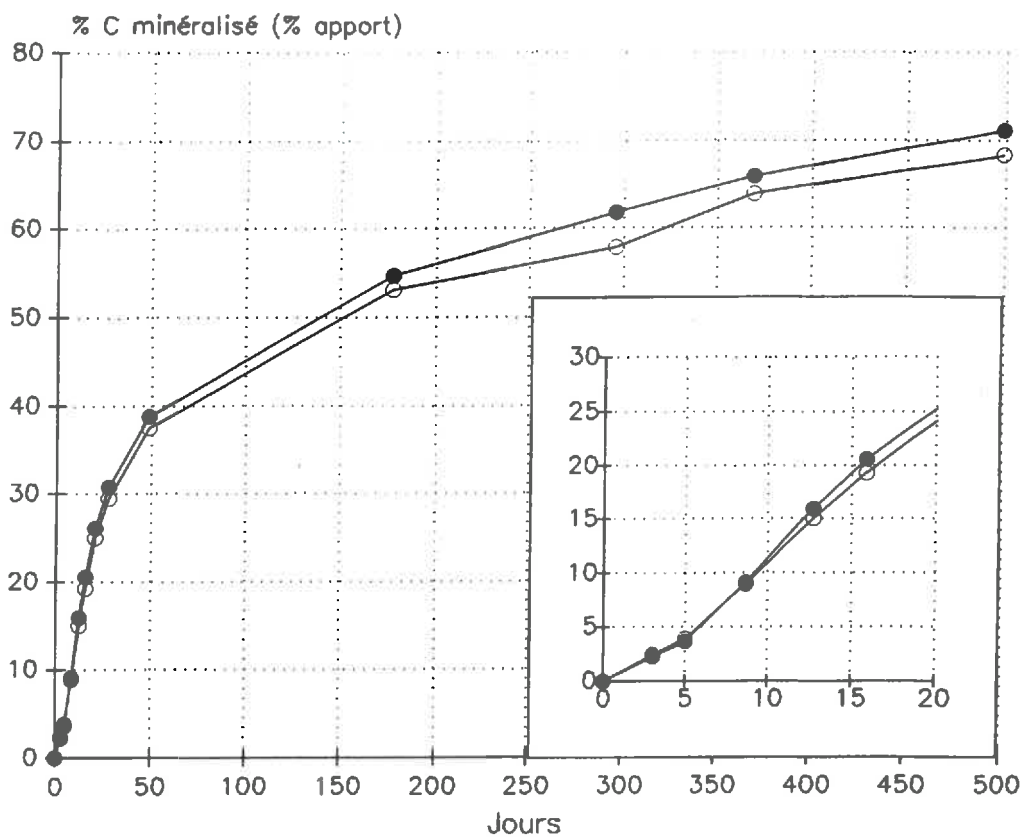


Figure 23: Evolution de la minéralisation apparente du carbone au cours de la décomposition de la paille de blé 14N (●) et de la paille 15N (○).

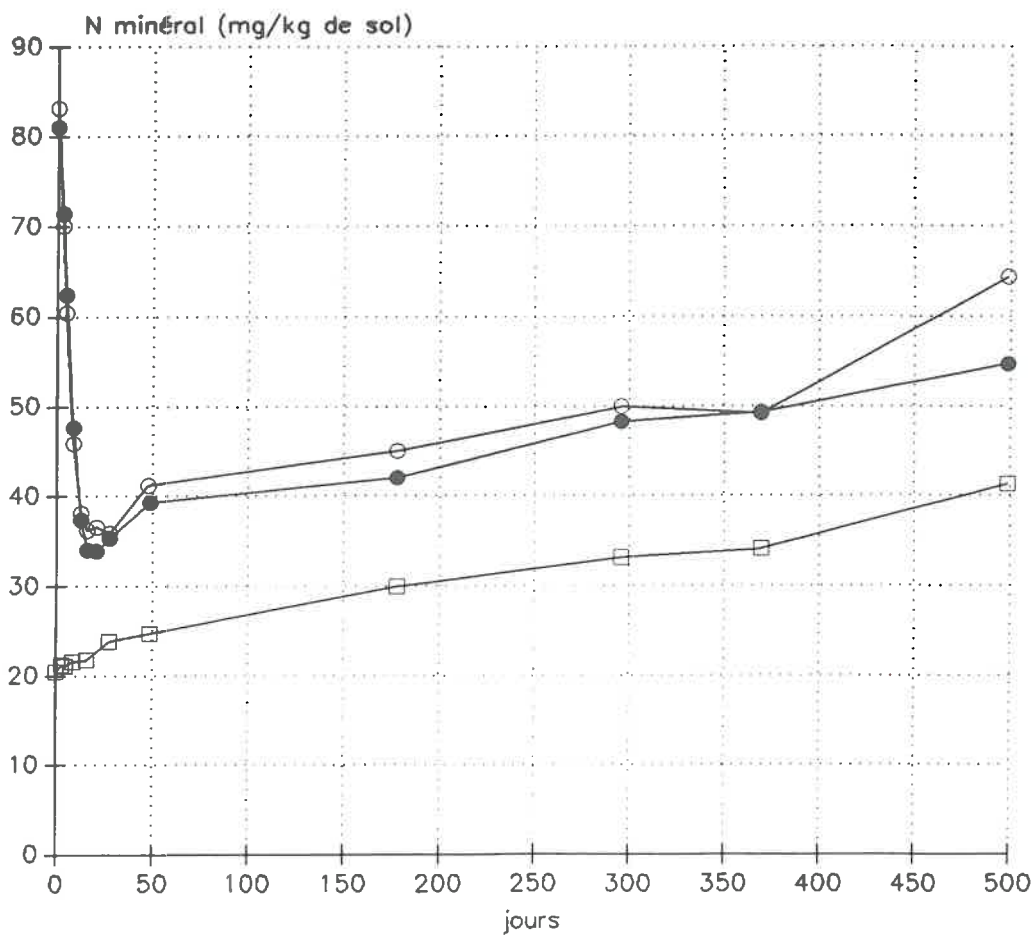


Figure 24: Evolution de la quantité d'azote minéral du sol pendant

sol témoin) au cours de l'incubation. Il n'existe aucune différence significative entre les deux traitements.

On observe:

- une phase de minéralisation intense pendant les 49 premiers jours de l'incubation où 38 % du carbone apporté est minéralisé. On peut noter une phase de minéralisation moins rapide en début de la décomposition (entre 0 et 5 jours) où la vitesse de minéralisation est deux fois moins rapide qu'après le 5^{ème} jour. Ce processus a été noté également par Bagnat (1989) au cours de la décomposition de résidus d'orge et de maïs. Cet auteur suggère que la phase initiale correspond au délai nécessaire pour que le substrat soit colonisé par les micro-organismes et que ceux-ci synthétisent les enzymes adaptées à la décomposition des différentes fractions du substrat. Ceci s'appliquerait en particulier à la cellulolyse puisque la synthèse du complexe multi-enzymatique est sous le contrôle de nombreux facteurs, comme le montre la synthèse bibliographique réalisée par Savoie (1989).

- une phase de minéralisation beaucoup plus lente où 32 % du carbone apporté est minéralisé entre le 49^{ème} et le 500^{ème} jour.

2.3. Azote minéral

L'évolution de la quantité d'azote minéral au cours de l'incubation est représentée figure 24. Le C.V. moyen de l'ensemble des mesures est de 4.0 %. Le sol témoin (traitement C) montre une minéralisation nette d'azote pendant toute l'incubation. La vitesse de minéralisation est plus rapide au début de l'incubation: 0.08 mg N kg⁻¹ j⁻¹ de 0 à 25 jours, contre 0.03 mg N kg⁻¹ j⁻¹ de 25 à 500 jours.

L'apport de résidus (Paille ¹⁴N et ¹⁵N) entraîne une évolution de la quantité d'azote minéral du sol statistiquement semblable pour les deux traitements, à l'exception de la mesure réalisée à 500 jours. On distingue:

- une phase d'organisation nette rapide de 0 à 28 jours: 48 mg N kg⁻¹ de sol sont organisés à 28 jours pour les deux traitements (calcul par différence avec le témoin).

- une phase de minéralisation nette après 28 jours: une forte minéralisation nette se produit entre 28 et 49 jours (7 à 8 mg N kg⁻¹ de sol). La vitesse de minéralisation nette est ensuite équivalente à celle mesurée dans le témoin sans résidu: en moyenne 0.034 mg N kg⁻¹ j⁻¹. Ceci indique que l'essentiel de la reminéralisation (libération de l'azote organisé par la biomasse) s'est produit entre 28 et 49 jours: 4 à 5 mg N kg⁻¹ de sol. La reminéralisation mesurée après 49 jours est faible ou nulle.

Dates (jours)	Excès isotopique ^{15}N de l'azote minéral (%)	^{15}N minéral ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	^{15}N fraction fine ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	^{15}N fraction grossière ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	Bilan ^{15}N (% de l'apport)
0	3.295	2789	3	1	106.4
3.0	3.533	2545	120	33	102.7
5.0	3.747	2338	280	168	105.8
8.7	3.558	1696	535	372	100.4
12.7	3.471	1297	742	491	98.1
15.9	3.355	1141	752	531	94.7
20.7	3.189	1082	820	590	97.9
27.7	3.086	1091	843	634	100.3
48.8	3.052	1027	848	640	99.7
	C.V. moyen	1.7 %	4.3 %	4.6 %	Bilan 100.7 %

Tableau 5: Evolution des quantités d'azote minéral et de son excès isotopique ^{15}N , des quantités de ^{15}N organique des fractions fines et grossières et bilan ^{15}N (somme des trois fractions) du traitement B pendant les 50 premiers jours de l'incubation.

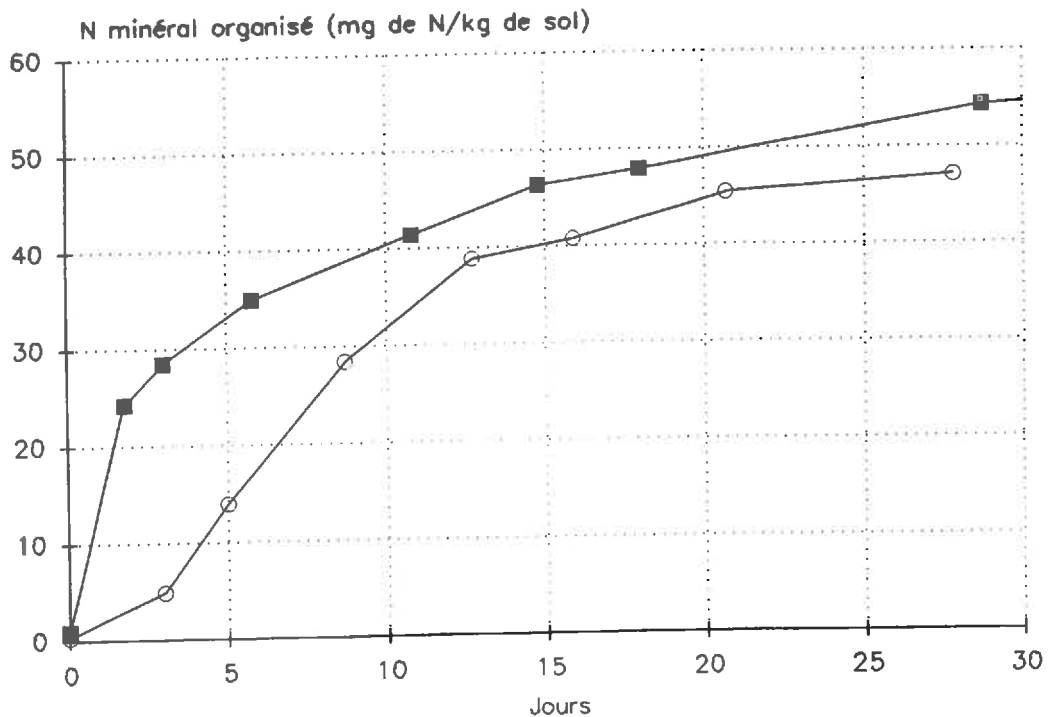


Figure 25: Cinétique d'organisation brute de l'azote minéral (flux i) au cours de la décomposition de paille de blé (■) et de résidus de maïs (○) en situation non limitante en N minéral. Les données maïs sont extraites du travail de Darwis (1990).

3. CALCUL DES FLUX D'AZOTE

3.1. Organisation brute (i) de l'azote minéral

3.1.1. Sol sans résidu

Dans le traitement témoin, l'organisation de l'azote minéral calculée par la formule (1) - chapitre II, § 2.1.2. - est très faible. En effet, on retrouve à la fin de l'incubation 0.8 % du ^{15}N apporté sous forme organique. Une organisation cumulée de 0.5 mg N kg⁻¹ de sol est mesurée au bout de 49 jours. Entre 49 et 500 jours, l'organisation est pratiquement nulle: moins de 0.1 mg N kg⁻¹ de sol.

3.1.2. Sol avec paille

Le tableau 5 présente les termes du bilan ^{15}N mesurés dans le traitement B (Paille ^{14}N + ^{15}N minéral) pendant la phase d'organisation nette. Ces données nous permettent de calculer l'organisation brute (i) suivant l'équation (1), chapitre II.

Le bilan ^{15}N moyen sur l'ensemble de la période considérée est de 100.7 % pour le traitement B. On n'observe pas de variation significative de bilan sur la période 0-5 jours et sur la période 9-49 jours. On peut considérer qu'il n'y a pas eu de pertes gazeuses de ^{15}N au cours de cette expérience, à l'exception de la période 5-9 jours: le bilan ^{15}N passant en moyenne de 105.0 à 98.5 % entre ces deux périodes.

La cinétique d'organisation brute cumulée de l'azote minéral est présentée à la figure 25. On constate une organisation très intense au cours des 12 premiers jours de l'incubation: 39 mg N kg⁻¹ de sol sont organisés au cours de cette période. Le rythme de l'organisation se ralentit ensuite. L'organisation cumulée atteint 48 mg N kg⁻¹ de sol à la fin de la phase d'organisation nette. Après 28 jours, la quantité de ^{15}N organique du sol diminue, indiquant que l'organisation est nulle ou faible devant la reminéralisation.

On peut comparer ces résultats à la cinétique d'organisation mesurée par Darwis (1990) au cours de la décomposition de résidus de maïs dans les mêmes conditions (même type de sol et même température d'incubation de 15 °C). On observe avec la paille de blé une organisation de l'azote plus faible qu'avec les résidus de maïs. La phase d'organisation intense est moins rapide pour la paille de blé. La quantité maximale de N organisé est plus faible pour la paille de blé que pour les résidus de maïs: respectivement 48 et 57 mg N kg⁻¹ de sol.

Traitement A: Paille ^{15}N + ^{14}N minéral **Traitement B: Paille ^{14}N + ^{15}N minéral**

Dates (jours)	e'_a : E.i. ^{15}N de N-NH_4^+ APRES FUMIGATION (%)	e'_m : excès moyen de N organisé (%)	e_a : E.i. ^{15}N de N-NH_4^+ APRES FUMIGATION (%)	e_m : excès moyen de N organisé (%)
8.7	0.144	0.0195	1.061	4.197
15.9	0.147	0.0237	1.514	4.087
27.7	0.149	0.0254	1.541	3.906
48.8	0.116	0.0266	1.311	3.818

C.V moyen: 4.0 %

3.9 %

Dates (jours)	e'_a / e_a	e'_m / e_m	j / i	j
8.7	0.136	0.0050	0.215	5.4
15.9	0.097	0.0054	0.149	5.9
27.7	0.097	0.0060	0.144	7.0
48.8	0.088	0.0063	0.131	6.6

Tableau 6: Données nécessaires (e'_a , e_a , e'_m et e_m) au calcul du flux j et résultat du calcul au cours des 49 premiers jours d'incubation.

3.2. Minéralisation brute (flux m et s)

3.2.1. Sol sans résidu

Pour le traitement témoin, le bilan ^{15}N reste stable au cours du temps à une valeur de 100.4 %. Les pertes gazeuses ont donc été négligeables. La vitesse moyenne de minéralisation brute (m), calculée par la formule (4) - chapitre II, § 2.1.3. - est de $0.1 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ de 0 à 50 jours, puis de $0.03 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ de 50 à 500 jours.

3.2.2. Sol avec résidu

Compte tenu de la perte de bilan ^{15}N observée entre les 5 premiers jours et le reste de l'incubation, on peut calculer une perte par dénitrification (cf formule 4bis, chapitre II) de 4.6 mg N kg^{-1} de sol entre 5 et 9 jours.

La minéralisation brute calculée dans le sol avec paille (égale à $m' + s$) est de 6.3 mg N kg^{-1} de sol à 28 jours d'incubation. La minéralisation de l'azote du résidu (s) peut être évaluée comme la différence de minéralisation brute du sol avec paille ($m' + s$) et du témoin (m).

Compte tenu du faible écart entre ces deux valeurs, la cinétique de minéralisation de l'azote du résidu est estimée avec une assez mauvaise précision. Cependant, les résultats indiquent que la minéralisation de l'azote du résidu est nécessairement faible: environ 2.3 mg N kg^{-1} de sol, soit 18 % de l'azote de la paille, sont minéralisés au bout de 28 jours. Il est très peu probable que l'azote de la paille se minéralise après cette date, puisque nous avons constaté que les cinétiques de minéralisation nette d'azote étaient identiques pour le témoin et dans le sol avec paille (au moins après 49 jours).

Ce résultat est comparable avec celui trouvé par Darwis (1990) au cours de la décomposition de résidus de maïs apportant la même quantité d'azote: 1.7 à 3.7 mg N kg^{-1} de sol ont été minéralisés à la fin de la phase d'organisation nette.

3.3. Assimilation directe (sous forme organique) de l'azote de la paille (flux j) par la microfaune

Comme nous l'avons indiqué précédemment (chapitre II, § 2.1.5.), ce calcul repose sur l'utilisation couplée des deux traitements: A (Paille $^{15}\text{N} + ^{14}\text{N}$ minéral) et B (Paille $^{14}\text{N} + ^{15}\text{N}$ minéral). Dans le traitement B, la biomasse n'est marquée qu'à travers le flux d'organisation du nitrate (flux i). Dans le traitement A, la biomasse se marque à la fois par le flux d'organisation (flux i) et le flux d'assimilation directe (flux j).

Le tableau 6 présente les données mesurées nécessaires au calcul de j et les valeurs obtenues. Pour le traitement B, l'excès isotopique de

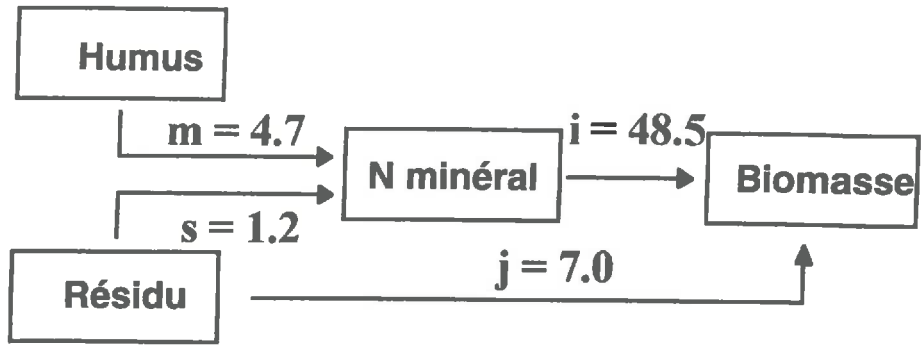


Figure 26: Flux bruts d'azote (en mg par kg de sol) au cours de la phase d'organisation nette de l'azote minéral (t=28 jours)

l'ammonium produit par la fumigation (provenant de la biomasse microbienne) est plus faible que l'excès isotopique de l'azote minéral organisé (3 à 4 fois plus faible). Ceci résulte du fait que la méthode de fumigation permet de mesurer la biomasse totale du sol qui inclue la biomasse "zymogène" (qui a utilisé la paille et s'est marquée en organisant le ^{15}N minéral) et la biomasse "autochtone" qui n'est pas marquée. Par contre, on constate le phénomène inverse pour le traitement A: la biomasse totale est plus marquée que l'azote minéral du sol (5 à 6 fois plus). Ce phénomène ne peut s'expliquer qu'en supposant une assimilation directe de l'azote du résidu (fortement marqué) par la biomasse "zymogène".

La quantité d'azote du résidu assimilé directement par la biomasse représenterait 7.0 mg N kg^{-1} de sol, au bout de 28 jours d'incubation. Cette assimilation serait rapide puisque 5.4 mg N kg^{-1} de sol auraient déjà été assimilés après 9 jours.

On peut donc calculer qu'environ 55 % de l'azote du résidu serait assimilé par la biomasse au cours de la phase d'organisation nette. Pendant la même période, nous avons estimé la minéralisation de l'azote du résidu à 18 % de l'azote apporté. A cette date, il restait 21 % d'azote issu de la paille dans la fraction grossière. On retrouve donc au maximum 94 % de l'azote du résidu. Le faible défaut de bilan pourrait provenir de l'éventuelle réaction de l'azote de la paille avec des dérivés de la lignine pour former des produits humifiés.

3.4. Discussion: flux de N pendant la phase d'organisation nette

3.4.1. Devenir de l'azote dans le sol

La figure 26 récapitule les différents flux cumulés de N mesurés à la fin de la phase d'organisation nette de l'azote minéral. Le flux le plus important a été le flux d'organisation. C'est ce mécanisme d'organisation qui détermine principalement l'évolution de l'azote minéral du sol pendant cette période. La minéralisation de l'azote du résidu apparaît très faible. Elle représenterait seulement 18 % de l'azote apporté. Par contre, une proportion importante de l'azote du résidu (55 %) ne passerait pas par la forme minérale et serait assimilée directement sous forme organique par la microflore. Ce mécanisme d'assimilation directe a été évoqué par Mary *et al.* (1993) dans le cas de décomposition de mucilages racinaires et de racines de maïs jeunes. Ces auteurs estiment que l'assimilation directe pourrait représenter respectivement 100 et 65 % de l'azote apporté par ces résidus.

Nous avons aussi constaté qu'une forte proportion (environ 50 %) de l'azote minéral organisé par la biomasse est localisée dans la fraction grossière. Ceci résulte du fait que la biomasse néoformée reste fortement adhérente au résidu au moment de l'extraction. Swift (1973) a pu mettre en évidence la

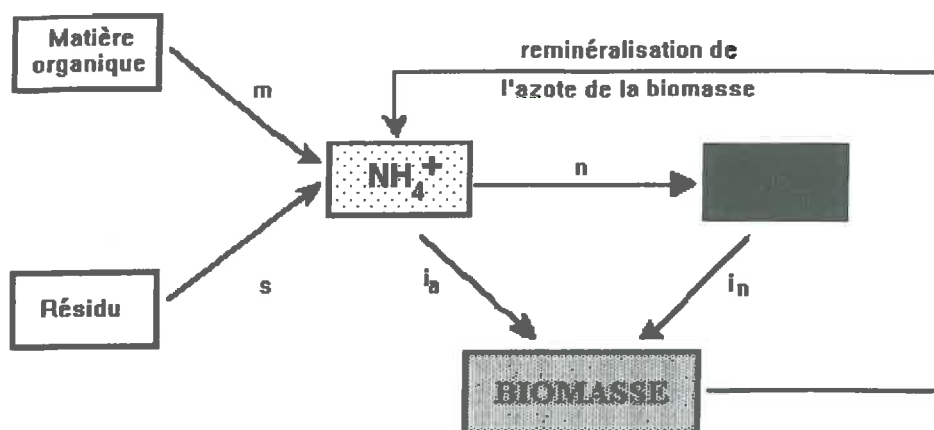


Figure 27: Principe de détermination des flux bruts d'azote avec apport de NH_4^+ et de $^{15}\text{NO}_3^-$ (■). Cette méthode permet d'estimer la reminéralisation de l'azote organique de la biomasse. Le ^{15}N qui apparaît dans le pool ammoniacal provient de la reminéralisation de l'azote organique de la biomasse.

Dates (jours)	Q. NH_4^+ (mg.kg^{-1})	E.i. NH_4^+ (%)	Q. NO_3^- (mg.kg^{-1})	E.i. NO_3^- (%)	N organique (mg.kg^{-1})	E.i. N organique (%)	^{15}N total ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)
0.0	52.1	0.007	28.1	6.517	1040	0.0025	1859
3.0	26.4	0.023	44.1	4.154	1050	0.0041	1881
5.0	7.3	0.070	52.2	3.388	1061	0.0114	1894
8.7	1.1	0.484	41.7	3.032	1077	0.0407	1709
12.7	1.0	0.621	37.3	2.814	1082	0.0598	1703
15.9	1.1	0.653	34.7	2.775	1084	0.0656	1681
20.9	1.4	0.509	34.4	2.536	1084	0.0736	1678
27.7	1.1	0.525	34.5	2.365	1085	0.0744	1627

Tableau 7 : Evolution des quantités d'ammonium et de son excès isotopique ^{15}N , de nitrate et de son excès isotopique ^{15}N , de l'azote organique (fractions > et < 200 μm) et de son excès isotopique ^{15}N , pour le traitement Paille $^{14}\text{N} + ^{15}\text{NO}_3^- + ^{14}\text{NH}_4^+$. Ces résultats permettent de calculer le flux de reminéralisation (cf texte)

biomasse adhérente au résidu par dosage d'une molécule spécifiquement fongique, l'hexosamine, au cours de la décomposition du bois. Cette biomasse adhérente a également été mise en évidence par observation en microscopie électronique (Grenet, 1989).

3.4.2. Reminéralisation de l'azote récemment organisé

* reminéralisation nette

Nous avons constaté que la reminéralisation nette d'azote (calculée par différence avec le témoin après la phase d'organisation nette) était faible: environ 5 mg N kg⁻¹ de sol ont été reminéralisés entre 28 et 500 jours, alors que 48 mg N kg⁻¹ avaient été organisés précédemment. La reminéralisation nette représente environ 10 % de l'azote organisé. Ceci montre une forte stabilisation de l'azote organisé par la biomasse pendant cette période.

* reminéralisation brute

Le traitement D de la deuxième expérience (sol + paille ¹⁴N + ¹⁴N-NH₄ + ¹⁵N-NO₃) permet de mettre en évidence une éventuelle reminéralisation de l'azote minéral organisé pendant la phase d'organisation nette. En effet, lors de cette reminéralisation, le ¹⁵N de la biomasse sera libéré dans le pool ammoniacal initialement non marqué (figure 27).

Les résultats de cette expérimentation, menée sur 28 jours, montrent effectivement un marquage croissant du pool ammoniacal jusqu'à t = 16 jours (cf tableau 7) indiquant qu'il existe bien un flux de reminéralisation pendant la phase d'organisation nette.

Cependant le calcul de ce flux de reminéralisation est difficile. On a en effet:

$$\frac{dA^*}{dt} = r.e_b - (n + i_a). e_a \quad (4)$$

où dA*/dt représente la vitesse de variation de la quantité de ¹⁵NH₄, e_b l'excès isotopique de la biomasse néoformée, e_a l'excès isotopique du pool ammoniacal, n le flux de nitrification et i_a le flux d'organisation de l'ammonium. L'équation (4) ne peut être résolue que si l'on connaît l'évolution des excès isotopiques de e_a et e_b au cours du temps.

Pour pouvoir résoudre cette équation et calculer correctement ce flux de reminéralisation, il est nécessaire:

1) d'utiliser d'autres méthodes de calcul, notamment la méthode d'analyse compartimentale numérique (Mary et Recous, 1994).

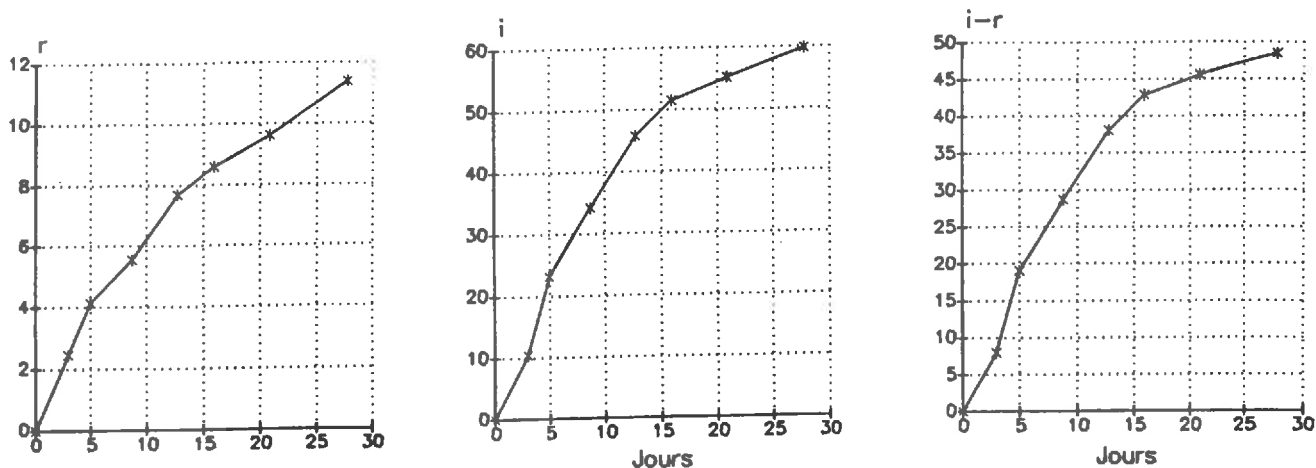


Figure 28: Evolution des flux bruts de reminéralisation (r) et d'organisation (i) et la différence ($i - r$) calculés par ajustement non linéaire par la méthode de Mary et Recous (1994), au cours de la décomposition de paille de blé.

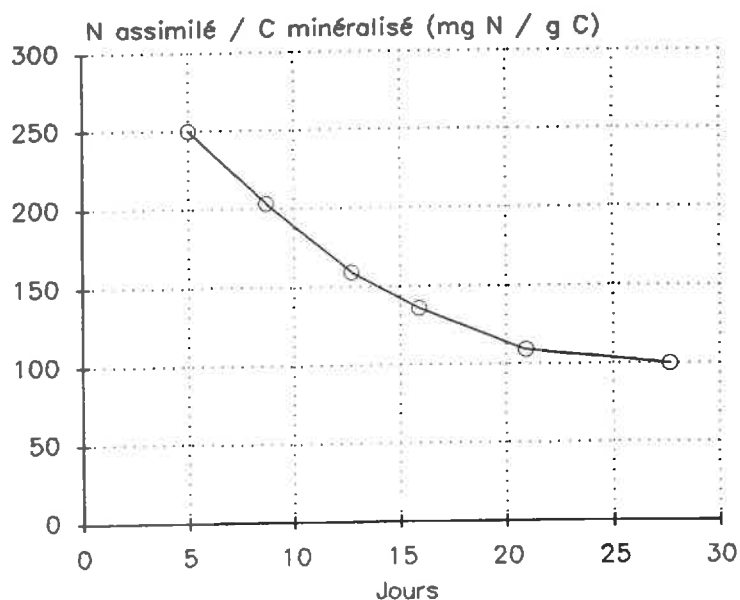


Figure 29: Evolution du rapport N assimilé / C minéralisé au cours de la décomposition de pailles de blé.

2) de réaliser le couple de traitements ($^{14}\text{NH}_4 + ^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4 + ^{14}\text{NO}_3$) que nous avons mis en place (traitements D et E).

Les résultats que nous avons obtenus en utilisant les données de la deuxième expérience et ce type de calcul confirment les calculs précédents, notamment d'organisation: la cinétique d'organisation est quasi identique à celle obtenue précédemment (figure 25). D'après ces calculs, la reminéralisation d'azote se produirait simultanément à l'organisation, pendant la phase d'organisation nette. Elle atteindrait 11 mg N kg^{-1} de sol à 28 jours (figure 28). L'organisation brute réelle à 28 jours serait de: $48 + 11 = 59 \text{ mg N kg}^{-1}$.

3.4.3. Assimilation totale d'azote par la microflore

Ces mesures de flux permettent de quantifier l'assimilation totale de N par la microflore. A la fin de la phase d'organisation nette, il y aurait 48 mg N kg^{-1} d'azote minéral organisé (flux i) plus 7 mg N kg^{-1} directement assimilé (flux j), soit 55 mg N kg^{-1} assimilé par la microflore. Ceci correspond à une assimilation totale de 31.5 mg N g^{-1} de C apporté.

La figure 29 représente l'évolution de l'azote total assimilé (flux i + j) par unité de C minéralisé en fonction du temps. On peut noter que cette assimilation par unité de C minéralisé diminue au fur et à mesure que la décomposition se produit. En effet, l'assimilation totale passe de 250 mg N g^{-1} de C minéralisé en début d'incubation à 100 mg N g^{-1} de C minéralisé à la fin de la phase d'organisation nette.

Ce rapport N assimilé / C minéralisé peut s'écrire:

$$R = \frac{\text{N assimilé}}{\text{C minéralisé}} = \frac{\text{N assimilé}}{\text{C assimilé}} \cdot \frac{\text{C assimilé}}{\text{C minéralisé}} = r \cdot \frac{Y}{1 - Y} \quad (5)$$

avec

r = rapport N/C de la biomasse néoformée

Y = rendement d'assimilation du carbone.

La variation du rapport R peut être attribuée:

(1) à une variation des besoins en N de la population microbienne. Dans ce cas, les microflore dégradant les différents molécules du substrat n'auraient pas le même rapport C/N ($1/r$ dans la relation 5) et donc des "besoins" en N différents suivant la nature du substrat.

(2) à une variation du rendement d'assimilation du carbone au cours de l'incubation: le carbone des substrats les plus difficiles à décomposer

(hémicelluloses, cellulose et lignine) serait moins efficacement assimilé parce que les besoins énergétiques seraient plus élevés (Y de l'équation (5) plus faible). La mesure du rendement d'assimilation et ses variations en fonction du temps ou du type de substrat ne sont pas des variables souvent mesurées. L'utilisation d'un traceur pour le carbone peut permettre de tester cette deuxième hypothèse.

(3) à l'existence d'un renouvellement rapide des populations microbiennes. En effet, le recyclage microbien s'accompagne d'une perte de carbone mais pas d'azote. L'azote recyclé contribuerait aux besoins en N de la microflore sans transiter par le pool d'azote minéral. Comme il l'a été signalé, ce recyclage est connu d'un point de vue microbiologique (cf chapitre I, § 2.6.) mais difficile à quantifier.

4. CALCUL DES FLUX DE CARBONE

4.1. Evolution des différentes fractions biochimiques de la paille

Nous avons tenté d'ajuster aux cinétiques observées un modèle de décroissance de la cellulose et des hémicelluloses au cours de la décomposition de la paille. Le modèle utilisé est de type exponentiel:

$$Y = (A - A_0).e^{-kt} + A_0 \quad (6)$$

avec:

Y = quantité de cellulose ou d'hémicelluloses au temps t
 A = quantité de cellulose ou d'hémicelluloses au temps 0
 A_0 = taille du compartiment "non dégradabile"
 k = constante de vitesse de décomposition
 t = temps en jours

Les ajustements non linéaires donnent les valeurs suivantes pour les coefficients k et A_0 :

Cellulose	$k = 0.101 \pm 0.007 \text{ jour}^{-1}$
	$A_0 = 306 \pm 27 \text{ mg kg}^{-1}$
Hémicelluloses	$k = 0.090 \pm 0.012 \text{ jour}^{-1}$
	$A_0 = 439 \pm 34 \text{ mg kg}^{-1}$

Au cours de notre expérience, nous n'observons pas de disparition complète des résidus dans le sol, ni des fractions cellulosiques et hémicellulosiques (cf figures 20 et 22). C'est pourquoi le modèle prend en compte une fraction "récalcitrante" cellulosique et une fraction "récalcitrante" hémicellulosique. On peut s'interroger sur la signification biochimique de ces fractions "non dégradables". Il pourrait s'agir de fractions ligno-cellulosiques ou ligno-hémicellulosiques que la méthode de fractionnement de Van Soest et Wine ne permet pas de caractériser. Une

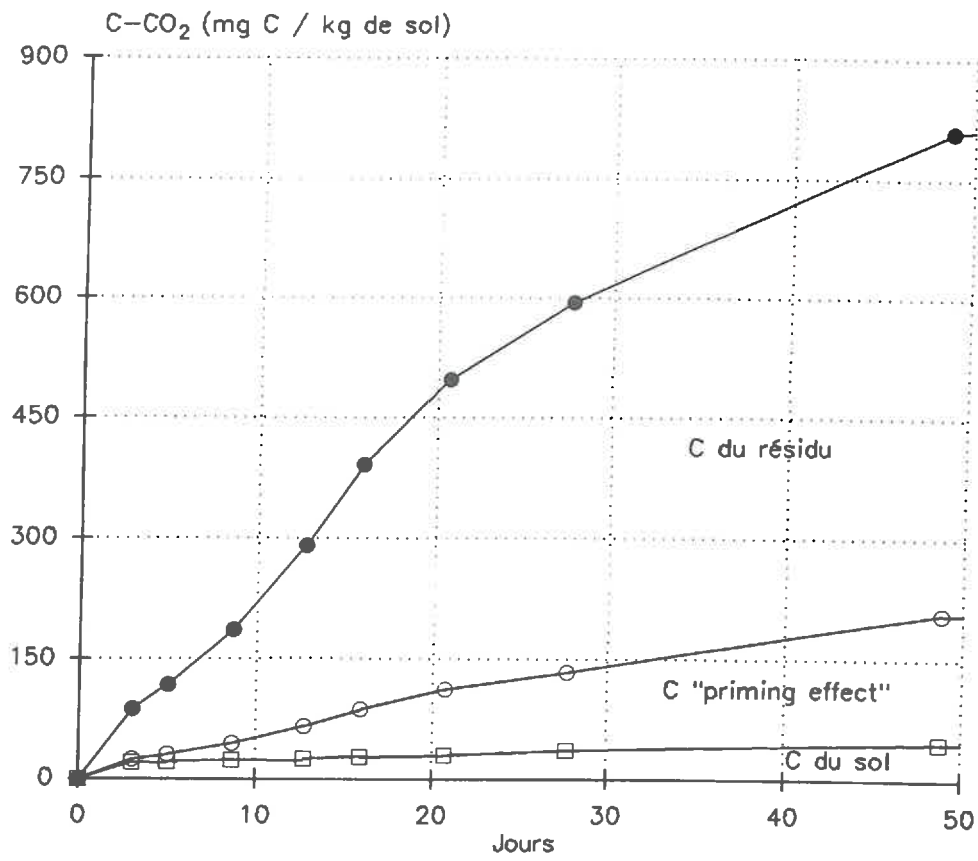


Figure 30: Evolution du C minéralisé provenant de la minéralisation du carbone du sol, du "priming-effect" et du carbone du résidu au cours de la décomposition des pailles de blé.

explication possible, proposée par Van Soest et Mc Queen (1973), serait que la présence d'azote dans la lignine entraînerait une interférence dans la solubilisation de la fraction cellulosique. Une autre explication peut être proposée: comme nous l'avons montré, l'azote retrouvé dans la fraction grossière contient en partie l'azote de la biomasse microbienne néoformée qui a colonisé le résidu. A un stade de décomposition avancée, la fraction grossière est composée d'un mélange de biomasse, de constituants végétaux non dégradés et de composés humiques en voie de formation. L'analyse biochimique est alors difficile à interpréter. Une analyse biochimique plus fine des éléments carbonés s'avère nécessaire pour une meilleure compréhension du devenir des différents constituants d'un apport organique complexe comme une paille de céréale.

4.2. Minéralisation réelle et apparente du carbone de la paille

4.2.1. Résultats

La figure 30 représente l'évolution de la minéralisation "réelle" du carbone du résidu, du carbone du sol et du "priming-effect" au cours des 50 premiers jours d'incubation. Au bout de 50 jours, la minéralisation réelle (mesurée par traçage isotopique) est de 602 mg C-CO₂ kg⁻¹ de sol, et est nettement inférieure à la minéralisation apparente (mesurée par différence) qui est de 763 mg C-CO₂ kg⁻¹ de sol. La différence, ou "priming-effect", est de 161 mg C-CO₂ kg⁻¹ de sol, soit 20 % de la minéralisation apparente. Le "priming-effect" est presque quatre fois supérieur à la minéralisation du témoin qui est de 45 mg C-CO₂ kg⁻¹ de sol à 50 jours.

4.2.2. Interprétation du "priming-effect"

L'effet d'un apport de matière organique "fraîche" sur la minéralisation basale du carbone du sol a été signalé par les différents auteurs qui ont étudié la décomposition de substrats marqués au ¹³C ou au ¹⁴C (Sorensen, 1963 - Chahal et Wagner, 1965 - Jenkinson, 1971, etc...). La plupart des auteurs indique que le "priming-effect" est dû à une stimulation de la microflore qui minéralise la matière organique du sol, sous l'effet de l'amendement organique (Chahal et Wagner, 1965 - Raina et Gaswani, 1988 - Murayama, 1988). Breland (1992), au cours de son étude sur la décomposition du ray grass (*Lolium multiflorum* L.), préfère utiliser un sol avec une faible teneur en matière organique pour minimiser ce "priming-effect" et ainsi mesurer une minéralisation proche de la minéralisation réelle du carbone du résidu.

Dalenberg et Jager (1981, 1989) suggèrent, d'après leurs études sur la décomposition de ¹⁴C glucose dans le sol, que ce "priming-effect" résulte plutôt du turnover du carbone microbien, ou "conversion microbienne", qui est plus intense au cours de la dégradation d'un substrat fraîchement apporté. Mary *et al.* (1993) indiquent que si le "priming-effect" résulte de

Traitement A: Paille ^{15}N ^{13}C Traitement B: Paille ^{14}N + ^{15}N minéral

Dates (jours)	^{13}C assimilé F < 200 μm MESURE ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	^{13}C assimilé F > 200 μm CALCULE ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	C assimilé total (mg.kg^{-1})	Dates (jours)	^{13}C assimilé F < 200 μm MESURE ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	^{13}C assimilé F > 200 μm CALCULE ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	C assimilé total (mg.kg^{-1})
0.0	0	0	0	0.0	0	0	0.0
3.0	633	584	86	3.0	576	532	77
5.0	1243	864	150	5.0	1184	823	140
8.7	1576	1641	229	8.7	1760	1832	251
12.7	2130	2308	315	12.7	1746	1891	254
15.9	2370	2370	337	15.9	2624	2624	367
20.7	2653	2874	393	20.7	2622	2840	382
27.7	2808	2592	384	27.7	2800	2584	377
48.8	2661	2091	338	48.8	2867	2252	358
177.7	3345	2529	377	177.7	3550	2788	394
295.6	3972	1842	413	295.6	4175	1937	428
369.9	4310	2043	451	369.9	3955	1874	408
498.8	3542	1876	385	498.8	3664	1941	392

Tableau 8: Evolution des quantités de ^{13}C mesuré dans la fraction fine, calculé pour la fraction grossière et de carbone total assimilé par la biomasse au cours de la décomposition de paille de blé.

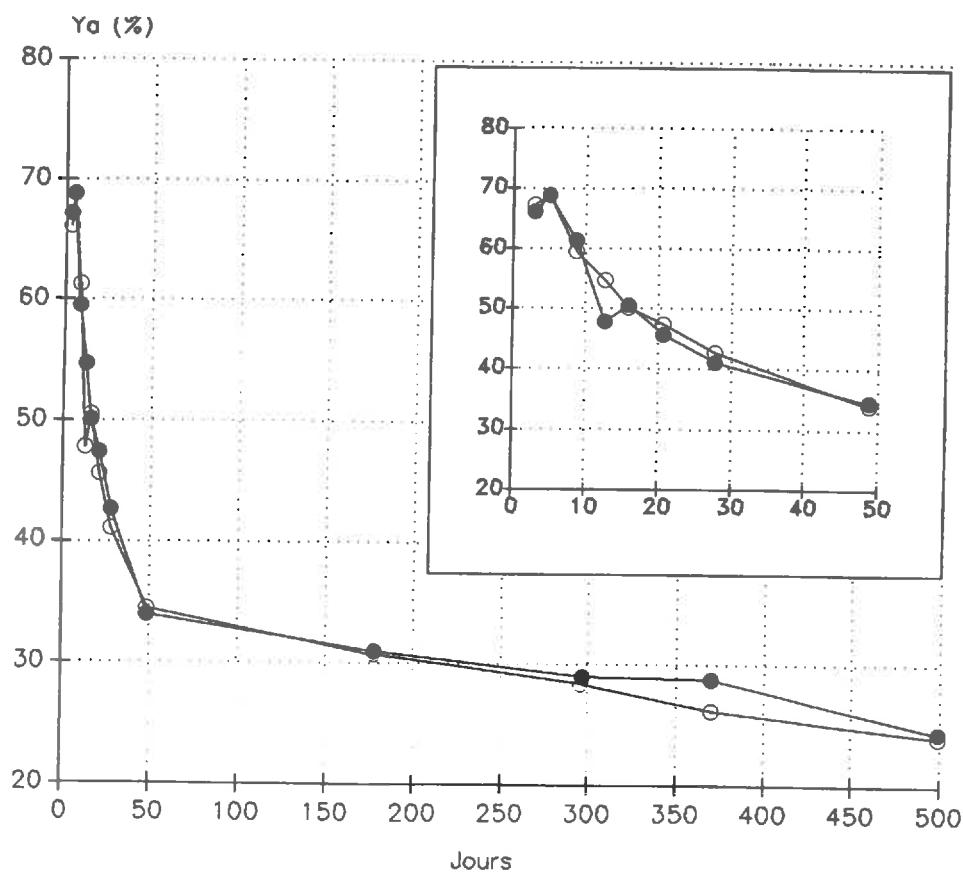


Figure 31: Evolution du rendement d'assimilation du carbone (en données cumulées) au cours de la décomposition des pailles de blé: (○): traitement A et (●): traitement B.

la minéralisation de la matière organique native non vivante, il devrait être accompagné d'une minéralisation supplémentaire de N provenant de cette matière organique. Or, cette minéralisation supplémentaire d'azote n'est pas observée dans leurs travaux sur la décomposition de glucose.

Dans notre cas, le "priming-effect" carboné est de 161 mg C-CO₂ kg⁻¹ de sol à 50 jours. Le rapport C minéralisé / N minéralisé est voisin de 10 dans le sol témoin. Le "priming-effect" azoté devrait être alors de 161 / 10 = 16 mg N kg⁻¹ de sol. Nous avons vu que cet azote n'apparaît pas sous forme minérale puisque la minéralisation dans le sol avec paille est peu différente du témoin. Si ce "priming-effect" azoté existe, l'azote produit a nécessairement été organisé. Il est difficile de conclure sur ce point.

4.3. Assimilation du carbone de la paille

4.3.1. Evaluation du rendement apparent d'assimilation du carbone

L'assimilation du carbone par la biomasse est estimée à partir de l'accumulation du ¹³C organique dans la fraction fine au cours du temps. Ceci suppose que le ¹³C organique provenant de la paille non décomposée est négligeable, ainsi que le ¹³C organique humifié. D'autre part, nous supposons que la biomasse microbienne néoformée dans les fractions fines et grossières est de même nature (cf chapitre II, § 2.3.3.). Le tableau 8 présente les quantités de carbone mesurées dans la fraction fine (< 200 µm) et calculées (cf chapitre II, § 2.3.3.) dans la fraction grossière (> 200 µm). Au point 0, moins de 2 % (soit 35 mg C kg⁻¹ de sol) du ¹³C apporté a été retrouvé dans la fraction fine. Cette valeur a été soustraite du reste des mesures. Les résultats montrent qu'il y a une accumulation croissante du carbone du résidu jusqu'au 370^{ème} jour (traitement A) et jusqu'au 296^{ème} jour (traitement B). La quantité nette de C assimilé par la biomasse diminue au delà de cette date (tableau 8).

On peut calculer le rendement d'assimilation Ya:

$$Y_a = \frac{C \text{ assimilé}}{C \text{ décomposé}} \quad (7)$$

avec C décomposé = C minéralisé + C assimilé

La figure 31 présente l'évolution de Ya au cours de l'incubation. Le rendement d'assimilation est en début d'incubation de 67 %. Il diminue fortement jusqu'au jour 50 où il atteint 34 % puis lentement pour atteindre une valeur de 24 % à la fin de l'incubation. Le rendement d'assimilation n'est pas significativement différent pour les deux traitements, alors qu'ils identiques du point de vue quantité et nature de carbone apporté.

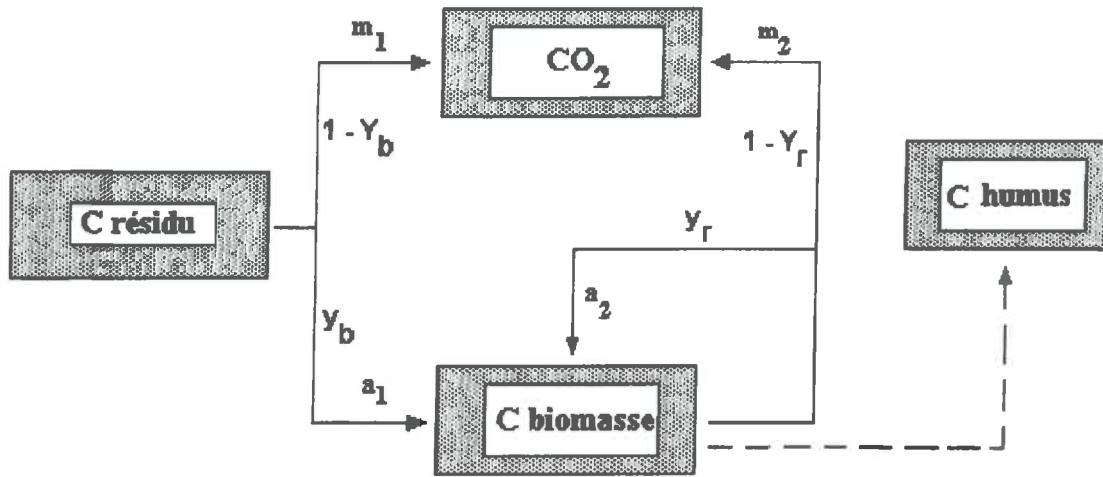


Figure 32: Flux de carbone et rendement d'assimilation du carbone au cours de la décomposition du carbone du résidu et de la biomasse microbienne. Le flux d'humification est considéré comme négligeable.

Le rendement d'assimilation du carbone au début de l'incubation est légèrement supérieur au rendement maximum théorique de 62 % établi par Payne (1970). Une petite fraction du carbone du résidu non décomposé ou humifié pourrait conduire à surestimer le carbone assimilé par la biomasse et donc expliquer cet écart.

4.3.2. Flux de recyclage du carbone

On peut observer une baisse du rendement d'assimilation du carbone au cours du temps. Deux explications sont possibles:

- 1) le rendement d'assimilation diminue réellement au cours du temps en relation avec la nature des substrats et des microflores impliqués.
- 2) il existe un renouvellement de la biomasse néoformée qui conduit à un recyclage de carbone dans la biomasse et à une minéralisation de carbone. Le rendement d'assimilation calculé serait alors un rendement apparent: le carbone assimilé mesuré serait la résultante d'une assimilation primaire du carbone du résidu et d'une assimilation secondaire consécutive au renouvellement de la biomasse.

A partir du 28^{ème} jour, on constate une diminution des quantités cumulées de ¹³C organique dans la fraction fine. Cela signifie que la sortie de carbone de ce compartiment devient supérieure à son entrée.

La figure 32 représente le devenir possible du carbone au cours de la décomposition: le carbone du résidu est assimilé (a1) et minéralisé (m1) par la microflore. Le carbone de la biomasse néoformée peut être ensuite recyclé (a2) avec une minéralisation de C qui accompagne ce recyclage (m2). La diminution des rendements apparents d'assimilation et la diminution nette du ¹³C organique suggèrent que l'humification est négligeable à cette échelle de temps et qu'il s'agit bien de renouvellement rapide de la biomasse. Ces deux mécanismes, décomposition directe du carbone du résidu et recyclage du carbone microbien, se produisent avec des rendements d'assimilation réels Yb et Yr.

Nous avons testé cette hypothèse et ses conséquences par rapport aux données mesurées. Nous disposons de deux variables mesurées:

$$a = a1 - m2 \quad (8)$$

$$m = m1 + m2 \quad (9)$$

et nous cherchons à estimer quatre flux de carbone, a1, m1, a2 et m2. Pour calculer ces flux, on peut faire l'hypothèse que:

$$Yb = Yr \quad (10)$$

m	a	Ya	Yb=Yr	a1/a	a1	m2	a2	m1
4.23	86.5	0.67	0.10	0.1	12.9	-73.2	-8.2	115.9
			0.20	.3	25.8	-60.7	-15.2	103.0
			0.30	0.4	38.7	-47.8	-20.5	90.1
			0.40	0.6	51.6	-34.9	-23.2	77.2
			0.50	0.7	64.8	-21.9	-21.9	64.2
			0.60	0.9	77.5	-9.0	-13.6	51.3
			0.67	1.0	86.5	0.0	0.0	42.3
			0.70	1.0	90.4	3.9	9.0	38.4
			0.80	1.2	103.3	16.8	67.5	25.5
			0.90	1.3	116.2	29.7	267.2	12.6
			1.00	1.5	129.1	46.2	-	-

Tableau 9: Exemple de calculs des flux bruts de carbone: a1, m2, a2 et m1 en fonction du carbone minéralisé (m), assimilé (a) et du rendement d'assimilation (Ya) pour le traitement A entre 0 et 3 jours d'incubation (les flux sont exprimés en mg C kg⁻¹ de sol)

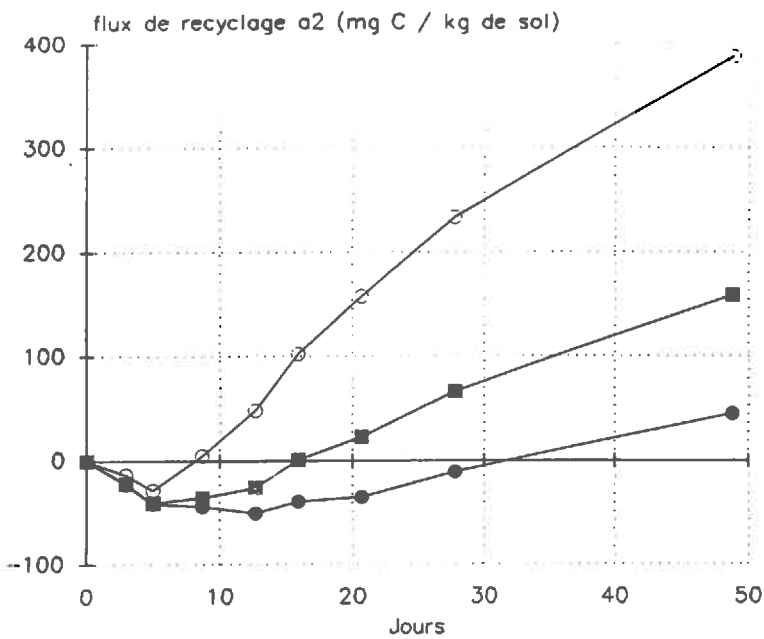


Figure 33: Evolution du flux cumulé de recyclage du carbone microbien au cours de la décomposition des pailles de blé pour un rendement d'assimilation de 0.60 (●), 0.50 (■) et 0.40 (▲).

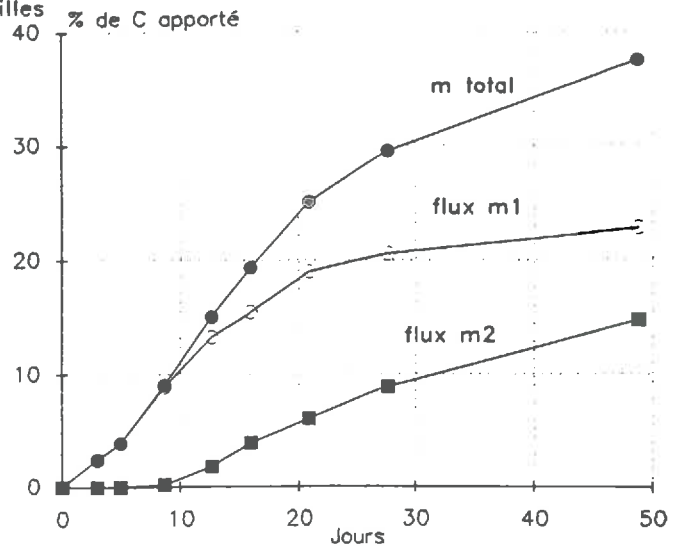


Figure 34: Evolution de la minéralisation cumulée au cours de la décomposition du résidu - flux m1 (■) -, du renouvellement de la biomasse - flux m2 (▲) - et totale mesurée (●) au cours de la décomposition des pailles de blé.

Cette hypothèse signifierait que le carbone du résidu et le carbone de la biomasse sont assimilés avec le même rendement au cours de la décomposition.

On peut alors écrire:

$$Y_b = Y_r = \frac{a_1}{a_1 + m_1} = \frac{a_2}{a_2 + m_2} \quad (11)$$

$$\text{or } Y_a = \frac{a}{a + m} = \frac{a_1 - m_2}{a_1 + m_1} \quad (12)$$

$$\text{soit } Y_a = \frac{a}{a_1} \cdot Y_r \quad \text{d'où } Y_r = \frac{a_1}{a} \cdot Y_a \quad (13)$$

ce qui permet de calculer:

$$a_1 = a \cdot (Y_b / Y_a) \quad (14)$$

$$m_2 = a_2 - a \quad (15)$$

$$a_2 = [m_2 / (1 - Y_b)] - m_2 \quad (16)$$

$$m_1 = m - m_2 \quad (17)$$

Nous avons simulé l'effet des variations de Y_b et Y_r de 0 à 1 sur les flux a_1 , a_2 , m_1 et m_2 à chaque pas de temps. Un exemple obtenu pour l'intervalle 0-3 jours est présenté tableau 9.

La figure 33 représente le flux de recyclage a_2 simulé pour le traitement A pendant les 50 premiers jours d'incubation, pour des valeurs de Y_b égales à 0.6, 0.5 et 0.4 et constantes au cours du temps. Au début de l'incubation, le flux a_2 serait négatif pour les trois rendements d'assimilation testés, ce qui est impossible par définition. Pour un rendement d'assimilation de 0.6, le flux est seulement négatif jusqu'à 5 jours. Ceci pourrait résulter des imprécisions expérimentales. Par contre, le flux a_2 serait négatif beaucoup plus longtemps pour un rendement de 0.5 et surtout de 0.4, ce qui ne peut pas s'expliquer par la variabilité des mesures.

Si notre hypothèse $Y_b = Y_r$ est acceptable, elle implique nécessairement que ce rendement d'assimilation soit élevé (0.60 à 0.65) et proche du maximum théorique de Payne (1970). Le recyclage du carbone microbien apparaîtrait environ 9 jours après le début de l'incubation. La proportion de carbone minéralisé au cours du renouvellement de la biomasse (m_2) serait de 14 % du C apporté après 50 jours d'incubation (figure 34).

Dates (jours)	C ASSIMILE (mg.kg ⁻¹)	N ASSIMILE (mg.kg ⁻¹)		C/N DE LA BIOMASSE NEOFORMEE
		Flux i	Flux j	
8.7	229	25.0	5.4	7.8
12.7	315	34.1	5.7	7.9
15.9	337	39.0	5.9*	7.5
20.7	393	42.8	6.5*	8.0
27.7	384	47.5	7.0	7.0
Moyenne				7.6

Tableau 10: Calcul du rapport C/N de la biomasse néoformée en données cumulées au cours de la décomposition de pailles de blé (*: valeurs estimées de j)

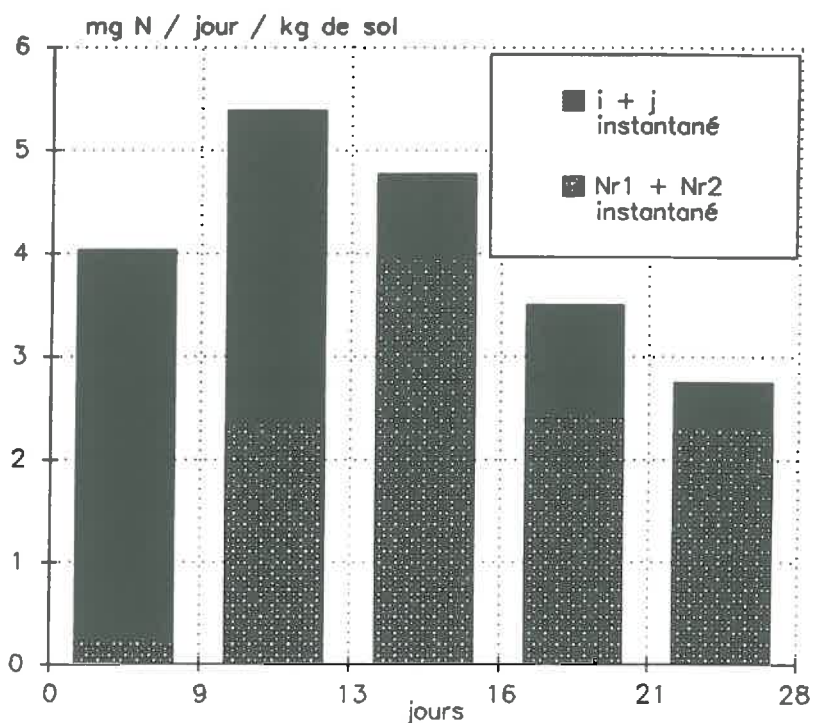


Figure 35: Flux de recyclage Nr1 + Nr2 accompagnant le renouvellement de la biomasse et flux d'assimilation directe d'azote (i + j) pendant les 30 premiers jours d'incubation au cours de la décomposition des pailles de blé.

4.3.3. Flux d'azote au cours du renouvellement de la biomasse

A partir des calculs de recyclage du carbone, il est possible d'estimer le recyclage de l'azote au cours de la décomposition. En effet, au cours de la phase d'organisation nette, nous avons mesuré l'assimilation totale d'azote (flux $i + j$) et l'assimilation nette de carbone (flux a) par la biomasse néoformée. Nous pouvons ainsi calculer le rapport $R_b = C \text{ assimilé} / N \text{ assimilé}$ de la biomasse néoformée. Le tableau 10 présente les valeurs de ce rapport R_b pendant la phase d'organisation nette. Ce rapport est relativement constant et égal en moyenne à 7.6.

Il est possible d'admettre que les quantités de carbone et d'azote libérées au cours du renouvellement de la biomasse le sont dans une proportion identique au rapport C/N de cette biomasse.

Le flux d'azote consécutif au renouvellement de la biomasse N_r (figure 36) est égal à:

$$N_r = (a_2 + m_2) / R_b \quad (18)$$

Le flux d'azote associé au flux de recyclage du carbone (a_2) est égal à:

$$N_{r2} = a_2 / R_b = N_r \cdot Y_b \quad (19)$$

Le flux d'azote disponible $N_{r'}$ est alors:

$$N_{r'} = m_2 / R_b = N_r \cdot (1 - Y_b) \quad (20)$$

Ce flux d'azote $N_{r'}$ peut être réutilisé au cours de l'assimilation du carbone du résidu (N_{r1} associé au flux de carbone a_1) ou s'accumuler sous forme minérale dans le sol: reminéralisation nette ou flux N_{r3} .

Pendant la phase d'organisation nette, il n'y a pas d'accumulation nette d'azote minéral dans le sol. Cela signifie que tout le flux $N_{r'}$ est recyclé par la biomasse pour assurer l'assimilation du carbone du résidu (flux N_{r1}). Pendant la phase de reminéralisation nette, une partie seulement de $N_{r'}$ est impliquée dans l'assimilation primaire, l'autre partie étant libérée sous forme minérale (N_{r3}).

Nous avons calculé, pendant la phase d'organisation nette, ce que serait ce recyclage d'azote. La figure 35 représente la somme des flux $N_{r1} + N_{r2}$, comparée au flux d'assimilation totale de l'azote: somme des flux i et j , calculé précédemment. Ces résultats montrent que l'assimilation ($i + j$) serait importante en début d'incubation et que le recyclage serait faible. Puis, la tendance s'inverserait et le flux de recyclage deviendrait plus important que celui d'assimilation. L'intensité du recyclage serait maximale entre 13 et 16 jours: $3.9 \text{ mg N j}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ de sol, puis diminuerait jusqu'à la fin de la période d'organisation nette.

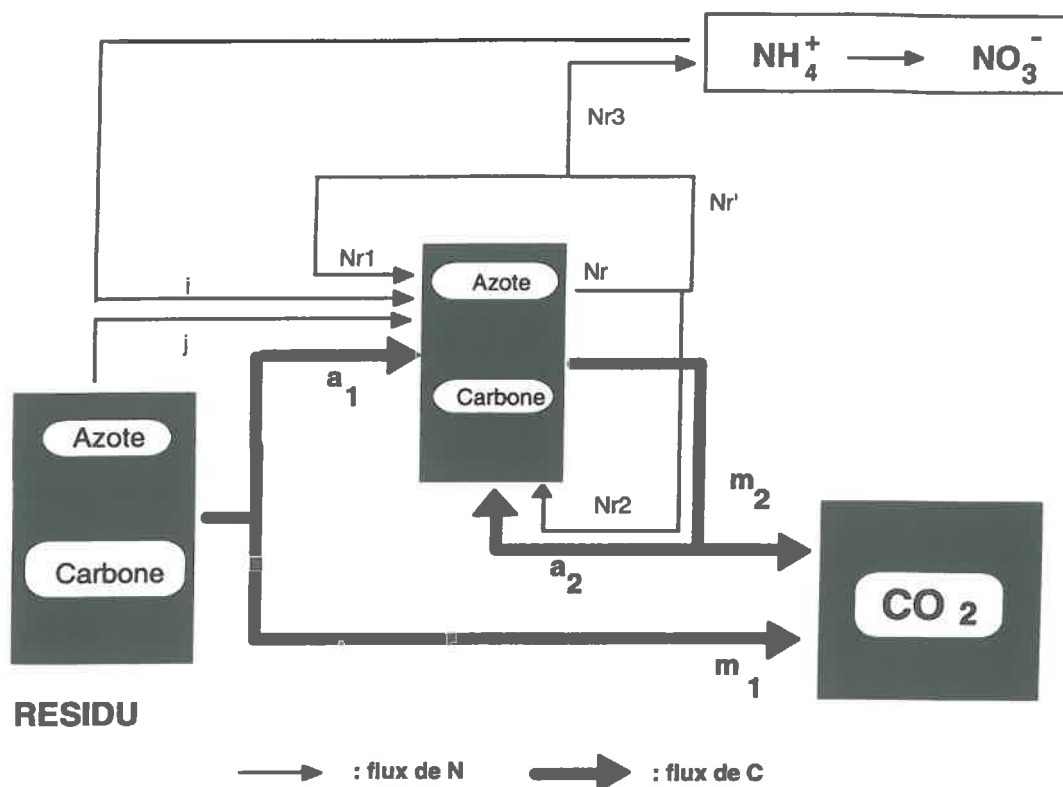


Figure 36: Représentation des flux bruts d'azote et de carbone au cours de la décomposition d'un résidu avec renouvellement de la biomasse.

	Période 28 - 48 jours	Période 48-300 jours
Recyclage du carbone (a2):	153	273
Nr: flux cumulé d'azote disponible au cours du renouvellement de la biomasse:	33.7	59.8
Nr1 +Nr2: flux cumulé d'azote recyclé associé à a1 et a2:	27.6	49.7
Nr3 = Nr - (Nr1 +Nr2): N reminéralisé	6.1	10.1
m: N minéralisé :	1.4	8.2
N minéralisé calculé: m + Nr3:	7.5	18.3
N minéralisé mesuré:	5.3	8.7

Tableau 11: Calcul de la reminéralisation nette d'azote par le recyclage de carbone et d'azote au cours de la phase de reminéralisation nette: entre 28 et 48 jours et 48 et 300 jours.
avec $Nr = (a2 + m2)/Rb$ et $Nr1 + Nr2 = (a1 + a2)/ Rb$

Toujours avec les hypothèses de calcul utilisées: $Y_b = Y_r = 0.6$, le flux cumulé de recyclage représenterait 51 mg N kg^{-1} de sol à la fin de la phase d'organisation nette. Le recyclage de l'azote commencerait dès le 9^{ème} jour d'incubation. A 20 jours, 35 mg N kg^{-1} de sol auraient été recyclés alors que 52 mg N kg^{-1} de sol ont été assimilés (flux $i + j$). Le temps de renouvellement moyen de la biomasse néoformée serait d'environ 15 jours.

Tant que le flux de carbone entrant dans la biomasse (a_1) est important, le flux N_r est totalement utilisé par la biomasse. Quand le flux d'entrée du carbone dans la biomasse diminue fortement (en fin de décomposition) l'azote fournit par le flux N_r est supérieur aux besoins en N de la microflore. On aboutit alors à une minéralisation nette de N. Les quantités de N minéral mesurées au cours de la phase de reminéralisation nette (cf § 2.1.3.) permettent de tester nos hypothèses.

Nous avons simulé la minéralisation nette d'azote dans le sol avec paille (tableau 11). Les hypothèses de calculs sont acceptables jusqu'à 48 jours d'incubation: une bonne adéquation peut être observée entre N minéral mesuré et N minéral calculé pendant cette période. Au delà de cette date, nos calculs surestiment la reminéralisation: ils prévoient une reminéralisation de l'azote microbien que l'on n'observe pas pendant cette période. Il est probable que le rendement d'assimilation du carbone doit être plus faible pendant cette période. Cette phase de la décomposition concerne les substrats énergétiquement les plus difficiles à décomposer.

5. DISCUSSION

Flux d'azote au cours de la décomposition

Cette expérimentation nous a permis de calculer les flux bruts d'azote et de carbone au cours de la décomposition. L'organisation brute d'azote minéral par la microflore était de 48 mg N kg^{-1} de sol. L'assimilation directe de l'azote du résidu représenterait 7 mg N kg^{-1} de sol. Ceci permet d'estimer les besoins en N de la biomasse de $31.5 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol. L'azote du résidu est rapidement métabolisé par la microflore: le calcul des flux de s et j indique que 73 % de l'azote du résidu est transformé après 28 jours d'incubation. Le traçage isotopique ^{13}C et ^{15}N permet d'estimer que la microflore décomposant le résidu possède un rapport C/N voisin de 8.

Renouvellement de la biomasse au cours de la décomposition

L'évolution du ^{13}C organique dans la fraction fine au cours du temps ne s'explique que par un renouvellement de la biomasse: il existerait un flux de minéralisation (m1) et d'assimilation du carbone (a1) associés à la décomposition du résidu et également un flux de minéralisation (m2) et d'assimilation du carbone (a2) associés au renouvellement de cette biomasse. Nous avons cherché à estimer ces flux de recyclage: ces flux semblent être importants et pouvoir se produire rapidement. Des travaux de microbiologie mentionnent souvent la prédation des bactéries et des champignons dans le sol par des Protozoaires, d'autres champignons ou des bactéries (Pochon et De Barzac, 1958 - Dommergues et Mangenot, 1970). Le groupe des Myxobactéries (Protistes inférieurs) est souvent impliqué dans la lyse des cellules bactériennes. Ce type de micro-organismes se retrouverait souvent dans les matières en décomposition, notamment le fumier (Dommergues et Mangenot, 1970). Ces données microbiologiques sont compatibles avec nos conclusions: la lyse microbienne et la prédation sont des processus bien établis qui pourraient expliquer un recyclage important de carbone et d'azote.

Pour calculer ce flux de recyclage, nous avons émis l'hypothèse que le rendement d'assimilation du carbone du résidu (Yb) est identique à celui au cours du recyclage du carbone bactérien. Cette hypothèse serait à vérifier pour confirmer les résultats dégagés. Certains travaux ont été entrepris dans ce sens pour étudier les transformations bactériennes et fongiques de l'azote à l'aide d'inhibiteurs spécifiques de certaines populations microbiennes: précurseurs de vitamines (Morra et Freedorn, 1989) ou antibiotiques (Landi *et al.*, 1993). Ces travaux soulèvent de nombreux problèmes: de nombreuses espèces microbiennes sont mises en jeu et leurs adaptations trophiques aux changements des conditions du milieu sont souvent induites par l'apport de ces substances.

La confrontation des calculs de recyclage avec les mesures de reminéralisation nette d'azote montre une bonne adéquation de 28 à 48 jours, mais une surestimation du recyclage après cette date (tableau 11). L'assimilation du carbone du résidu ainsi que le recyclage du carbone microbien se ferait avec un rendement d'assimilation constant et proche de 0.60 dans la phase principale de décomposition. Nos résultats indiquent que le rendement d'assimilation du carbone doit nettement diminuer ensuite. Cette diminution pourrait correspondre à la dégradation de substrats plus complexes : lignine ou substances associées à la lignine de la paille, parois des cellules microbiennes. Ces substrats nécessiteraient plus d'énergie (issue de la minéralisation du carbone) pour être décomposés.

Nous avons pu faire la distinction entre C décomposé (C assimilé + C minéralisé) en mesurant le carbone dans la fraction organique inférieure à 200 μm après introduction de pailles dont la taille était supérieure à 500 μm . Pour caractériser plus précisément l'assimilation du carbone, il faudrait réaliser des mesures de ^{13}C -biomasse par méthode de fumigation-extraction au chloroforme (Brookes *et al.*, 1985). Nous avons fait des extractions de ce type au cours de nos incubations mais les analyses ne sont pas encore disponibles.

Le calcul du recyclage d'azote est très dépendant du rendement d'assimilation du carbone. Il est aussi fonction du rapport C/N de la biomasse néoformée et de ses éventuelles variations.

Besoins en N de la microflore

Nous avons indiqué (chapitre I, § 4.2.) que la cinétique d'assimilation d'azote est indépendante de la quantité d'azote minéral du sol lorsque celui-ci n'est pas limitant de la décomposition du résidu (c'est à dire lorsqu'il reste une quantité minimale d'azote minéral du sol). Ceci permet de définir la notion de "besoin en N" de la microflore caractéristique d'un substrat donné. Les résultats de cette expérience permettent d'évaluer les "besoins" en N au cours de la décomposition de paille de blé:

- le traçage avec ^{15}N minéral permet de calculer l'organisation de l'azote minéral (flux i). Cette organisation atteint 28.5 mg N g^{-1} de C apporté à la fin de la phase d'organisation nette.

- le traçage avec la paille marquée ^{15}N permet de calculer l'assimilation directe de l'azote du résidu (flux j). Les besoins en N de la biomasse (flux i + j) sont de 31.5 mg N g^{-1} de C apporté.

- le traçage ^{13}C du carbone de la paille permet de séparer les processus de décomposition primaire (décomposition de la paille *sensus stricto*) et secondaire ("recyclage microbien") et les flux d'assimilation d'azote qui leur sont associés (Nr1 et Nr2), compte tenu des différentes hypothèses

posées. Les besoins en N correspondant à cette décomposition primaire seraient égaux à :

- par unité de carbone du résidu minéralisé:

$$B = (i+j+Nr1) / m1 \quad (21)$$

- par unité de carbone du résidu décomposé:

$$B' = (i+j+Nr1) / (a1+m1) \quad (22)$$

Nos résultats indiquent qu'à la fin de la phase d'organisation nette, ces besoins sont de 209 mg N g⁻¹ de C du résidu minéralisé (B), soit 84 mg N g⁻¹ de C décomposé (B').

**FLUX DE N ET DE C AU COURS DE LA
DECOMPOSITION DE PAILLE DE BLE EN
SITUATION LIMITANTE EN N MINERAL**

1. OBJECTIFS DE L'EXPERIMENTATION ET TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX

1.1. Objectifs

L'objectif de ce travail est de mesurer les flux bruts de N et de C au cours de la décomposition de paille de blé dans le sol lorsque la disponibilité en N minéral est faible. La question principale est de comprendre comment la microflore s'adapte en terme de vitesse de décomposition des résidus et d'assimilation d'azote quand la source principale d'azote, l'azote minéral, s'épuise.

Pour mesurer les flux bruts de N et de C dans cette situation, nous ne pouvons pas utiliser le traçage isotopique de la même façon que dans le chapitre précédent. En effet, il est indispensable pour cela que l'azote minéral du sol ne soit pas complètement consommé (cf chapitre I, § 2.3.1.), ce qui n'est pas le cas lorsque la décomposition est limitée par la disponibilité en N minéral (Darwis, 1990). Dans cette situation, on pourra seulement calculer l'organisation nette d'azote minéral, par différence entre les quantités d'azote minéral accumulées dans un sol témoin sans résidu et dans un sol recevant un apport de paille: équation (3), chapitre I, § 2.3.1.1..

Le devenir de l'azote et du carbone du résidu sera suivi par l'utilisation d'un résidu doublement marqué $^{15}\text{N}^{13}\text{C}$.

1.2 Traitements expérimentaux

Trois traitements expérimentaux ont été réalisés:

Traitement N5: Sol + Paille marquée $^{15}\text{N}^{13}\text{C}$.

Traitement N20: Sol + Paille marquée $^{14}\text{N}^{13}\text{C}$ + apport de 16 mg N kg^{-1} de sol (solution de KNO_3).

Témoin S: Sol sans paille.

Nous avons choisi un sol contenant une faible quantité de N minéral (5 mg N kg^{-1} de sol) afin que la décomposition du résidu entraîne une disparition prolongée d'azote minéral au cours de l'incubation. L'absence d'azote minéral doit alors diminuer la vitesse de décomposition de la paille. Trois répétitions par traitement et par point de prélèvement ont été réalisés. L'incubation a été conduite pendant 298 jours à 15°C, temps au bout duquel on atteint un taux de minéralisation apparente de 55 %. Les prélèvements ont été réalisés en fonction du degré d'avancement de la décomposition. Les variables mesurées sont la minéralisation apparente et réelle (C-CO_2 et $^{13}\text{C-CO}_2$) du résidu, l'azote minéral du sol, les teneurs en C et N des fractions organiques inférieures et supérieures à 200 μm , ainsi que leurs excès isotopiques ^{15}N et ^{13}C . Nous avons suivi uniquement la minéralisation

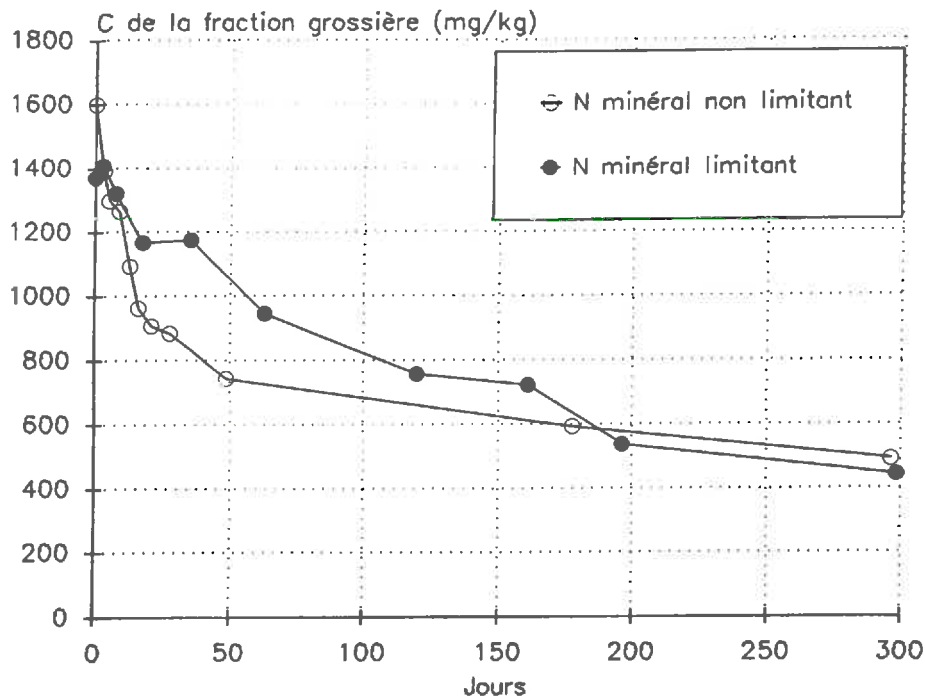


Figure 37: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière au cours de la décomposition de paille de blé en conditions limitantes et non limitantes (traitement N5) en N minéral.

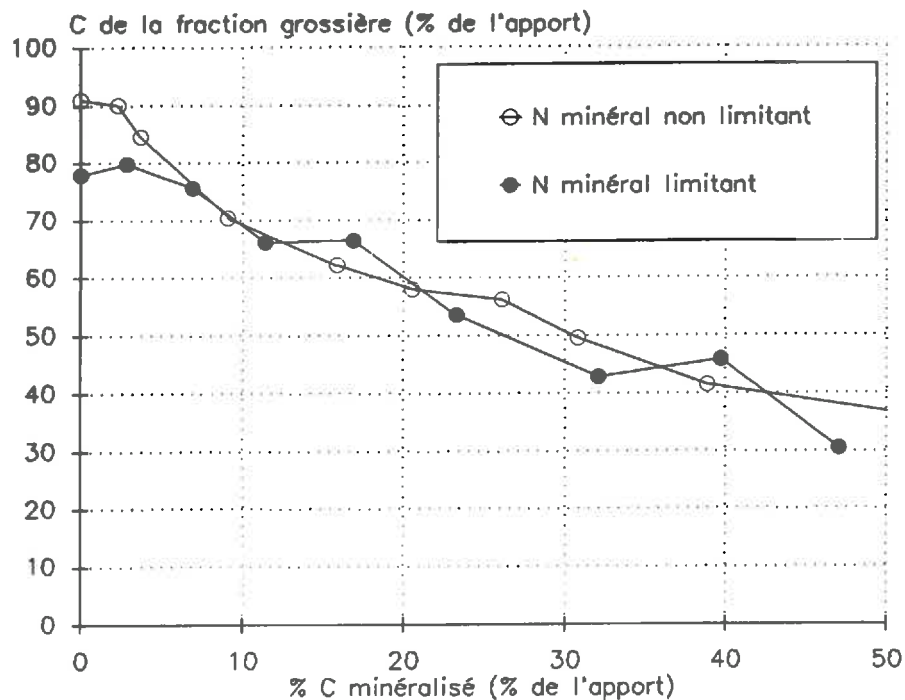


Figure 38: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière au cours de la décomposition de paille de blé en conditions non limitantes et limitantes (traitement N5) en N minéral en fonction du taux de minéralisation apparent du carbone.

apparente et réelle du carbone ainsi que l'évolution de l'azote minéral pour le traitement **N20**.

L'excès isotopique initial de la paille en ^{15}N était de 2.574 % et en ^{13}C de 1.429 %.

2. RESULTATS

2.1. Evolution de la fraction grossière (ou fraction > 200 μm)

2.1.1. Carbone organique

Dans le sol sans résidu (témoin **S**), la quantité de carbone organique dans la fraction grossière n'a pas varié de façon significative au cours de l'incubation. La quantité moyenne est élevée: $385 \pm 64 \text{ mg C kg}^{-1}$ de sol. Ceci s'explique par l'utilisation d'un échantillon de sol particulièrement riche en débris organiques et en petites racines, qui n'ont pas été totalement éliminés au cours de la préparation du sol. Le C.V. moyen des mesures est de respectivement 7 et 8 % pour les traitements **N5** et **S**.

La figure 37 présente l'évolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière (fraction > 200 μm) au cours de l'incubation pour le traitement **N5** et le traitement B (non limitant) du chapitre précédent. Pour le traitement **N5**, la quantité de carbone organique au point 0 est de $1758 \pm 79 \text{ mg C kg}^{-1}$ de sol. Ceci correspond, si l'on prend en compte le carbone organique du témoin sans résidu, à une ré-extraction moyenne de $1369 \text{ mg C kg}^{-1}$ de sol, soit 78 % de la quantité de résidu apporté (apport initial de $1748 \text{ mg C kg}^{-1}$ de sol). Une différence significative entre le traitement limitant et non limitant est observée pour ce point 0. La disparition de carbone est nettement plus lente dans le traitement **N5** que le traitement non limitant au début de la décomposition. Cependant, à partir du 200^{ème} jour, la quantité de carbone résiduel redevient semblable pour les deux traitements.

Si l'on compare les traitements limitants et non limitants, non plus au cours du temps, mais pour un même taux de minéralisation apparente du carbone (figure 38), il n'y a plus de différence significative entre les deux traitements pendant l'incubation.

2.1.2. Azote

L'azote contenu dans la fraction grossière du témoin sans résidu est de $22.8 \pm 3.7 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol. Pour le traitement limitant, la variabilité des mesures est forte puisque le C.V. moyen est de 15 % pour l'ensemble de l'incubation. Cette forte variabilité s'explique par l'importance relative de l'azote du témoin qui représente en moyenne 70 % de l'azote total de la fraction grossière avec paille.

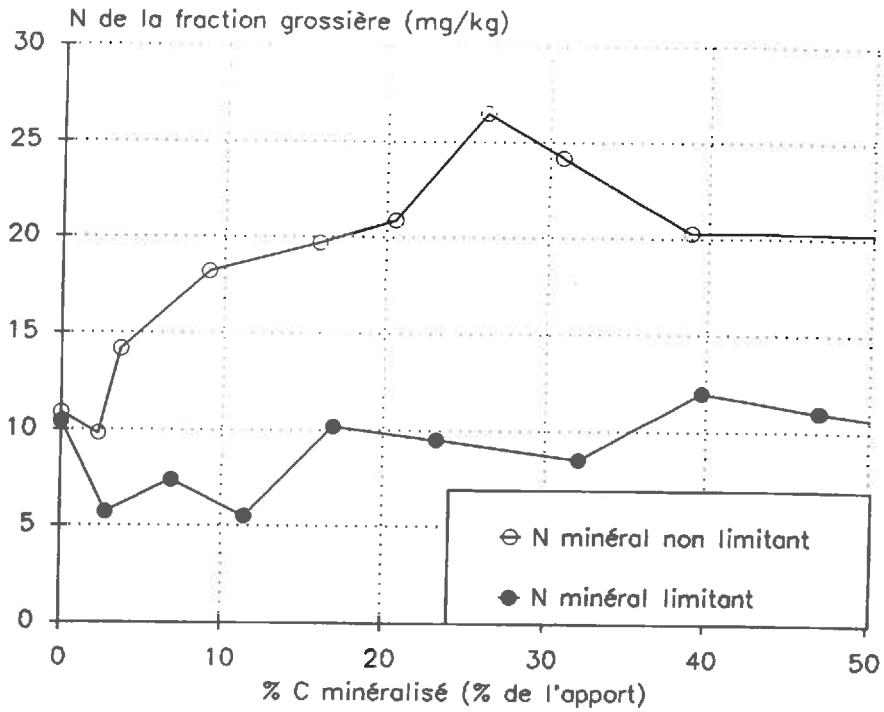


Figure 39: Evolution de la quantité d'azote de la fraction grossière au cours de la décomposition de paille de blé en conditions non limitantes et limitantes (traitement N5) en N minéral en fonction du taux de minéralisation apparent du carbone.

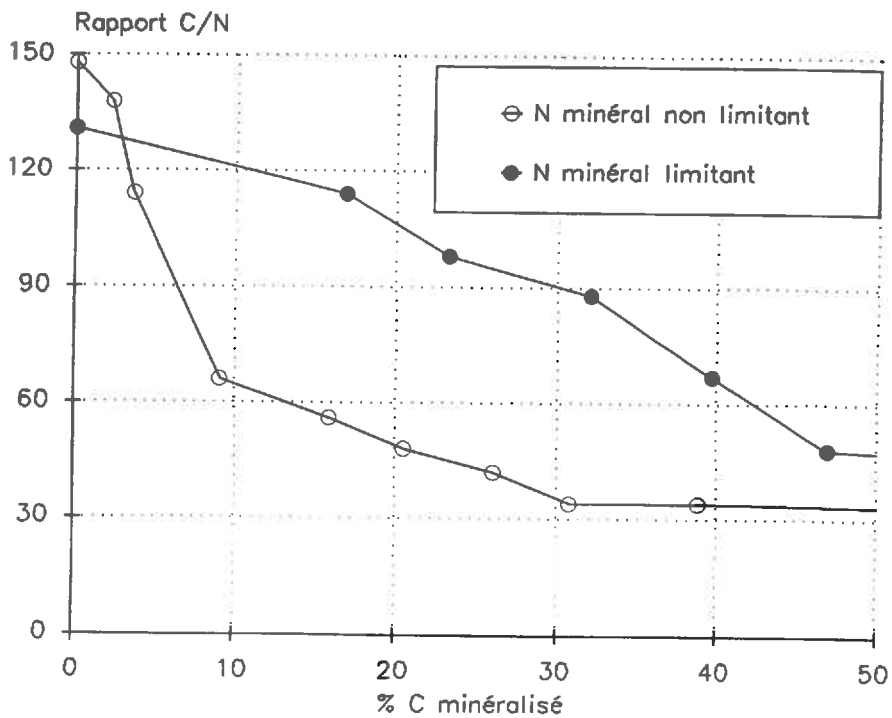


Figure 40: Evolution du rapport C/N de la fraction grossière au cours de la décomposition de paille de blé en conditions non limitantes et limitantes (traitement N5) en N minéral en fonction du taux de minéralisation apparent du carbone.

La figure 39 représente l'évolution de la quantité d'azote contenue dans la fraction grossière pour le traitement **N5**, en comparaison avec le traitement non limitant du chapitre précédent (dans les deux cas le témoin a été soustrait) en fonction du C minéralisé. Pour le traitement **N5**, la quantité d'azote diminue jusqu'à 12 % de C minéralisé puis augmente. La quantité d'azote reste ensuite stable jusqu'à la fin de l'incubation et représente en moyenne 10 mg N kg⁻¹ de sol.

On constate donc un écart très important entre les deux traitements. L'augmentation des quantités d'azote associées à cette fraction grossière, résultant d'une forte augmentation de la teneur en N total, était attribuée au développement d'une biomasse adhérente à ce résidu. Dans le traitement limitant, la quantité de biomasse adhérente au résidu serait beaucoup plus faible.

2.1.3. Evolution du rapport C/N

L'évolution des rapports C/N de la fraction > 200 µm est étroitement liée à celle de l'azote pour les différents traitements. Pour le témoin **S**, le rapport C/N de la fraction grossière reste constant à une valeur moyenne de 14. C'est également ce que nous avons observé dans l'expérience précédente (cf chapitre III, § 2.1.2.).

La figure 40 représente l'évolution du rapport C/N pour les traitements avec paille, après soustraction du témoin. Pour le traitement non limitant, le rapport C/N de la fraction grossière décroît rapidement pour atteindre une valeur moyenne de 35 à partir de 30 % de C minéralisé. Pour le traitement **N5**, à même degré d'avancement de la décomposition, le rapport C/N est plus élevé. Il atteint une valeur de 48 à 45 % de minéralisation. Il apparaît donc que le rapport C/N peut être modifié par un facteur tel que la disponibilité en N minéral. Ce paramètre ne peut être utilisé comme un indicateur fiable du degré d'évolution du résidu étudié, contrairement à ce qui avait été suggéré par Darwis (1993).

2.2. Minéralisation apparente du carbone du résidu

La figure 41 représente l'évolution de la minéralisation apparente du carbone du résidu au cours de l'incubation pour les traitements **N5** et **N20**. Le coefficient de variation moyen des mesures est de 5 %. La variabilité des mesures est plus faible pour le témoin sans résidu que dans le chapitre précédent. Ceci est dû à des prélèvements plus espacés conduisant à une production plus importante de C-CO₂ entre deux points de prélèvements, et donc à une meilleure précision des quantités mesurées.

Par comparaison au traitement non limitant, on observe un ralentissement de la minéralisation qui se produit pendant la période 2.5-7.5 jours pour le traitement **N5** et entre 9 et 14 jours pour le traitement **N20**. Pour ces deux traitements limitants, la minéralisation du carbone reste inférieure

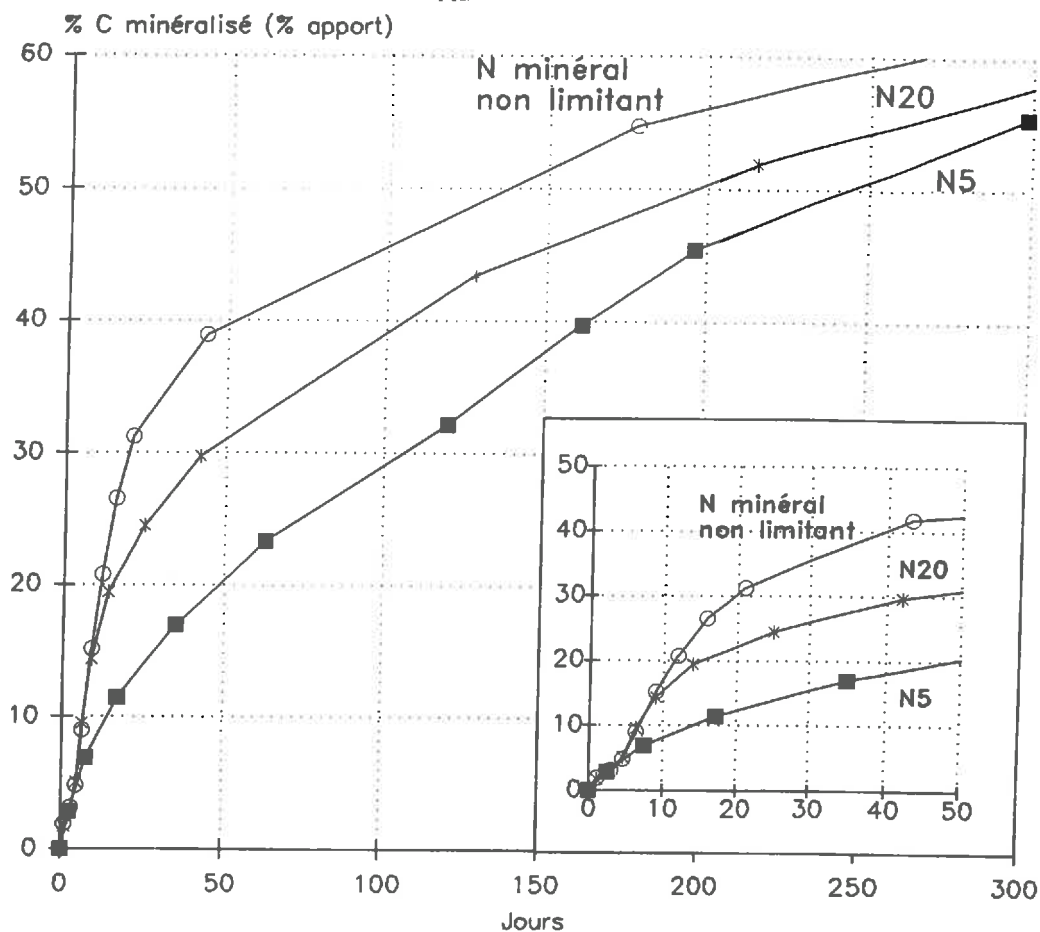


Figure 41: Evolution de la minéralisation apparente cumulée du carbone du résidu au cours de la décomposition de paille de blé en conditions limitantes - traitements N5 et N20 - et non limitantes en N minéral.

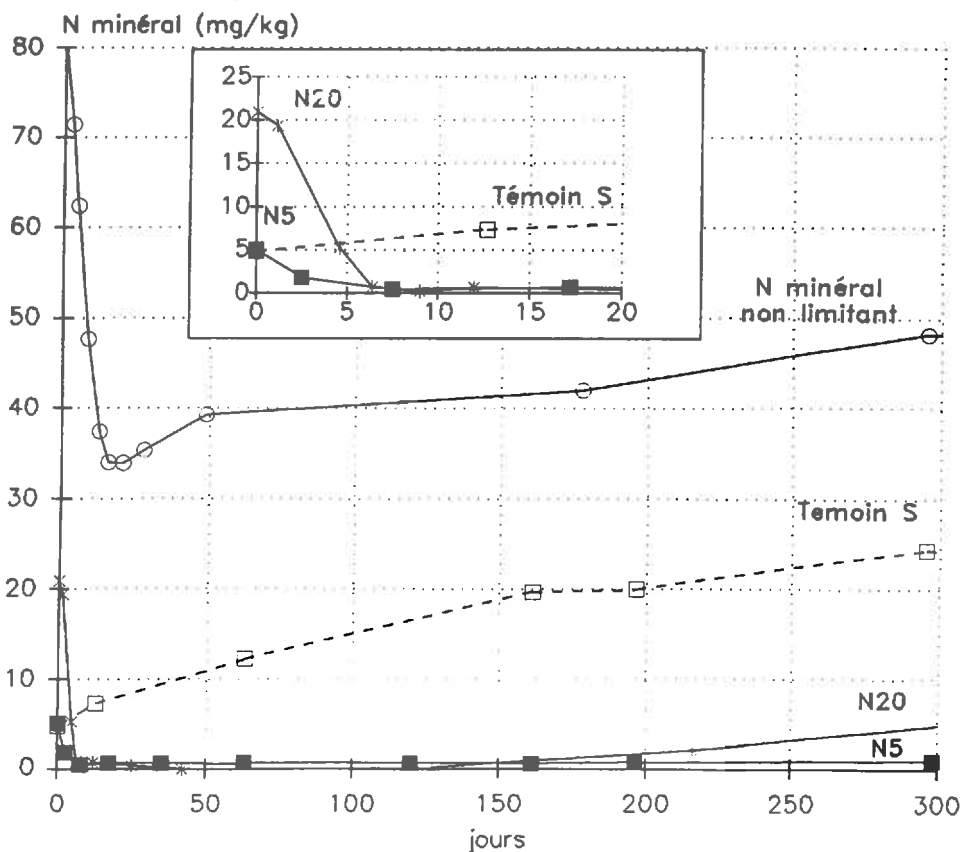


Figure 42: Evolution de la quantité d'azote minéral du sol au cours de la décomposition de paille de blé en conditions limitantes - traitements N5 et N20 - et non limitantes en N minéral et pour le témoin S.

jusqu'au 50^{ème} jour. Après cette date, la vitesse de minéralisation apparente du carbone devient plus rapide pour les traitements limitants que pour les traitements non limitants. Ceci résulte d'une décomposition moins avancée pour ce traitement: les fractions carbonées plus facilement décomposables (fin de la fraction soluble, hémicelluloses) sont décomposées pendant cette période. Cependant, les quantités cumulées de C minéralisé restent toujours inférieures dans les traitements limitants.

2.3. Evolution de l'azote minéral

La figure 42 présente l'évolution de l'azote minéral des traitements **N5**, **N20** et **S**, comparée au traitement non limitant. Le sol témoin présente une minéralisation nette d'azote pendant toute l'incubation. La minéralisation diminue régulièrement pendant les 160 premiers jours et est en moyenne de 0.06 mg N j⁻¹ kg⁻¹ de sol.

Pour les traitements avec résidus, on observe une diminution rapide de l'azote minéral du sol. Le stock d'azote minéral est complètement consommé par la microflore après 2.5 jours pour le traitement **N5** et après 9 jours pour le traitement **N20**. La quantité d'azote minéral reste quasi nulle (≤ 1 mg N kg⁻¹ de sol) jusqu'à 300 jours pour le traitement **N5**. Elle reste nulle jusqu'à 150 jours puis augmente faiblement pour le traitement **N20**.

3. CALCUL DES FLUX D'AZOTE

3.1. Minéralisation dans le traitement sans résidu et organisation dans le traitement avec résidu

Comme nous l'avons vu au chapitre précédent (chapitre III, § 3.1.), l'organisation de l'azote minéral est généralement faible dans un sol sans apport de résidu. Nous pouvons donc estimer que la minéralisation brute est proche de la minéralisation nette, mesurée par accumulation d'azote minéral dans le sol au cours du temps. Cette minéralisation est, en moyenne, de 0.06 mg N j⁻¹ kg⁻¹, soit une accumulation de 19 mg N kg⁻¹ de sol au bout de 298 jours d'incubation. Ce résultat est comparable à la valeur mesurée dans l'expérience précédente (cf chapitre III, § 2.3. et 3.1).

Comme il l'a été précisé dans la démarche d'étude, il n'est pas possible de calculer l'organisation brute par traçage isotopique. On calcule alors l'organisation nette comme étant égal à la différence entre les quantités d'azote minéral mesurées dans le sol avec résidu et celles mesurées dans le sol témoin (formule 3, chapitre I, § 2.3.1.1.).

Pour ce calcul, on fait l'hypothèse que la minéralisation de la matière organique (m) est identique au sol témoin et qu'elle n'est pas modifiée par

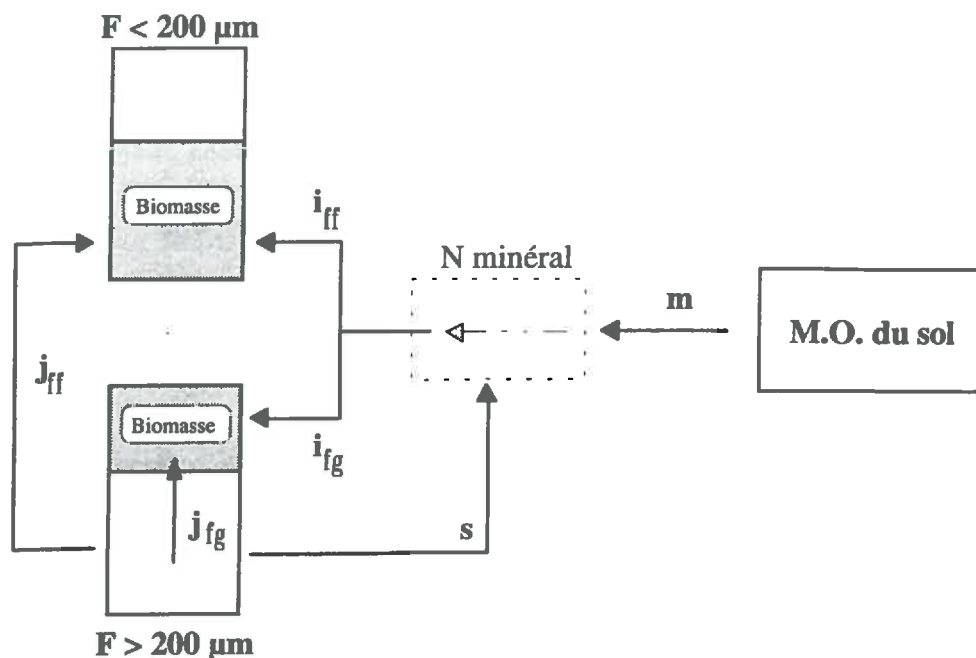


Figure 43: Représentation des flux de N au cours de la décomposition de paille de blé si celle-ci est limitée par la disponibilité en N minéral dans le sol.

Dates (jours)	m (mg.kg ⁻¹)	N minéral traitement N5 (mg.kg ⁻¹)	(1) i' (mg.kg ⁻¹)	¹⁵ N dans la fraction fine = ¹⁵ N ff (μg.kg ⁻¹)	(2) "N _{res} ff" (mg.kg ⁻¹)	i' + N _{res} ff : N total assimilé par la biomasse (mg.kg ⁻¹) (1) + (2)
0.0	0.0	4.6	0.0	40	0.0	0.0
2.5	0.4	1.4	3.6	90	1.9	5.5
7.5	1.1	≤ 0.1	5.7	128	3.4	9.1
17.2	2.5	≤ 0.1	7.1	153	4.4	11.5
35.0	4.4	≤ 0.1	9.0	158	4.6	13.6
63.0	7.4	≤ 0.1	12.0	162	4.7	16.7
119.9	11.8	≤ 0.1	16.3	171	5.1	21.4
161.2	14.9	≤ 0.1	19.5	162	4.7	24.2
196.3	15.2	≤ 0.1	19.8	185	5.6	25.4
298.0	19.6	≤ 0.1	24.2	177	5.4	29.6

Tableau 12: Calcul des l'azote total assimilé par la microflore au cours de la décomposition de paille de blé en situation limitante en N minéral: traitement N5.

la limitation de la décomposition par la disponibilité en N minéral. En estimant l'organisation par différence entre des accumulations nettes d'azote, il n'est pas possible de prendre en compte des flux bruts tels que, par exemple, la reminéralisation de l'azote récemment organisé.

L'organisation nette cumulée (i') augmente au cours du temps pour atteindre une valeur de $24.2 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol dans le traitement N5 au bout de 298 jours d'incubation (tableau 12).

3.2. Devenir de l'azote du résidu

En l'absence d'un marquage ^{15}N de l'azote minéral du sol, il n'est pas possible de calculer séparément les flux bruts de minéralisation (s) et d'assimilation (j) de l'azote du résidu par la microflore. Cependant, on peut suivre l'évolution de l'azote du résidu qui passe de la fraction grossière dans la fraction fine (figure 43). Le résidu étant initialement marqué ^{15}N , le marquage ^{15}N de la fraction fine correspondra à la somme de l'assimilation directe de l'azote du résidu, *via* le flux j_{ff} , et de son assimilation indirecte qui se fait *via* les flux s puis i_{ff} . Nous avons calculé précédemment (chapitre III, § 3.2.) que le flux s était faible. Cette assimilation de l'azote du résidu par la biomasse dans la fraction fine ($N_{res\ ff}$) correspond essentiellement au flux j_{ff} . Elle est calculée par la formule:

$$N_{res\ ff} = \frac{(No_2^* - No_1^*)}{E \cdot (t_2 - t_1)} \quad (1)$$

avec No^* : la quantité de ^{15}N dans la fraction fine entre les dates t_1 et t_2 et E : l'excès isotopique ^{15}N initial de la paille.

Le tableau 12 présente les résultats de calcul: $N_{res\ ff}$ atteint 5.6 mg N kg^{-1} de sol après 196 jours d'incubation. Cette valeur est proche de celle estimée pour le flux j dans le chapitre précédent: j atteignait 7 mg N kg^{-1} de sol à la fin de la phase d'organisation nette.

A partir du traitement non limitant du chapitre précédent, on peut calculer que, par exemple, pour une minéralisation apparente de 30 % du carbone apporté:

$$j = j_{ff_1} + j_{fg_1} = 7.0 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ de sol,}$$

$$s_1 = 2.4 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ de sol,}$$

$$\text{soit } s_1 + j_{ff_1} + j_{fg_1} = 9.4 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ de sol} \quad (2)$$

Dans le traitement N5, on calcule que, pour 30 % du carbone minéralisé:

$$s_2 + j_{ff_2} = 5.1 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ de sol.} \quad (3)$$

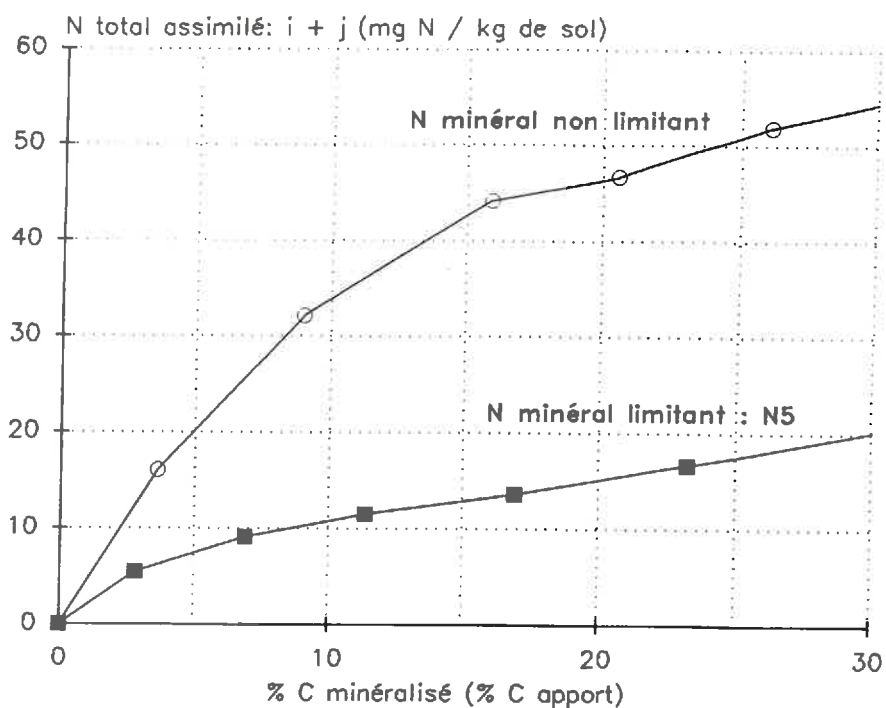


Figure 44: Quantités totales d'azote assimilé au cours de la décomposition de paille de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral.

On peut faire l'hypothèse que, pour un même niveau de décomposition, les flux s et j sont équivalents quelle que soit la disponibilité en N. C'est à dire:

$$s_1 = s_2 \text{ et } jff_1 = jff_2$$

On en déduit que:

$$jfg = 9.4 - 5.1 = 4.3 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ de sol.} \quad (4)$$

A la fin de la décomposition du résidu, la valeur maximale prise par $s + jff + jfg$ sera bien évidemment égale à la quantité initiale d'azote apportée par le résidu, soit $12.4 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol.

3.3. Quantités totales d'azote assimilé par la microflore

L'assimilation d'azote par la microflore au cours de la décomposition correspond à la somme:

$$N \text{ total assimilé} = i' + N_{\text{res}} \text{ff} + jfg \quad (5)$$

Le tableau 12 présente les résultats de $i' + N_{\text{res}} \text{ff}$ calculé pour le traitement **N5**. L'azote assimilé par la microflore serait de $29.6 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol au bout de 296 jours. En tenant compte de l'azote du résidu assimilé par la microflore adhérente au résidu estimé à 30 % du C minéralisé, l'assimilation totale serait de $34.0 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol. Si tout l'azote du résidu était assimilé, l'assimilation totale de N par la microflore serait au maximum de $36.6 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol au bout de 298 jours.

En ayant posé ces différentes hypothèses, l'assimilation totale de N par la microflore s'élèverait au maximum à 20.9 mg N g^{-1} de C apporté pour le traitement **N5**. Même si on ne peut accéder aux flux bruts de (re)minéralisation dans le traitement **N5**, l'écart entre flux nets et bruts ne peut pas expliquer la différence entre l'assimilation d'azote calculée en situations limitante et non limitante en N minéral (figure 44). La reminéralisation de l'azote organique (couplé à un recyclage global de l'azote et du carbone bactérien) peut être un élément de réponse.

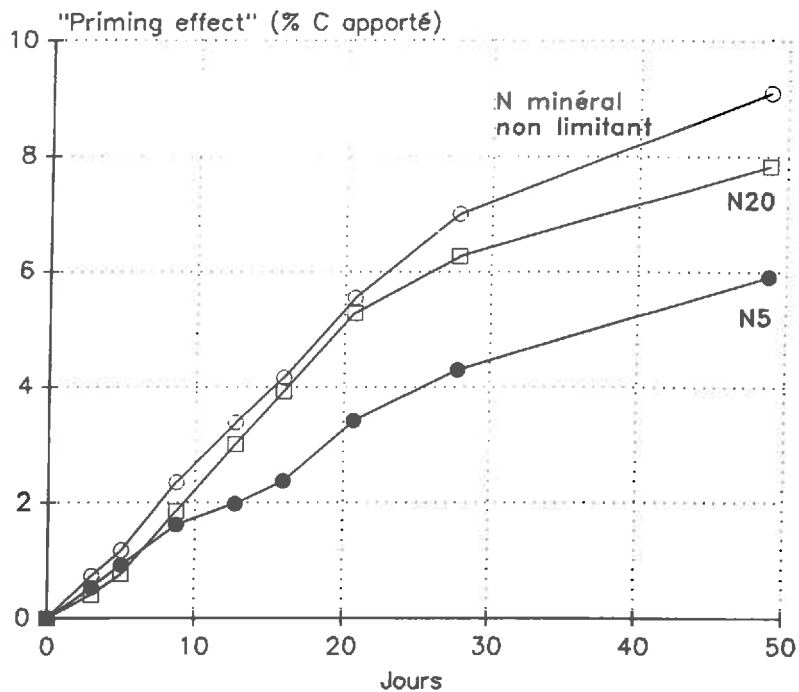


Figure 45: Evolution de "priming-effect" au cours de la décomposition de paille de blé en conditions limitantes – traitements N5 et N20 – et non limitantes en N minéral.

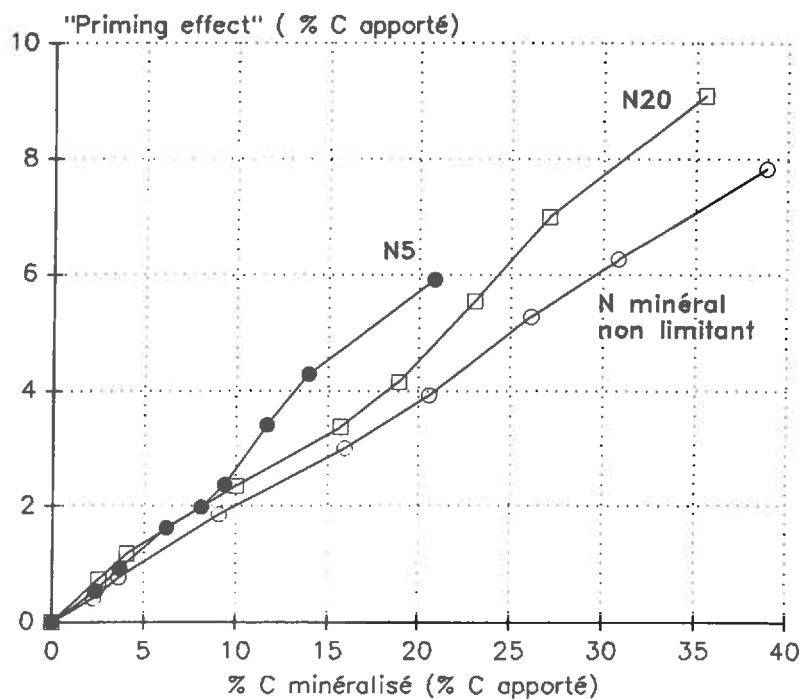


Figure 46: Evolution du "priming-effect" en fonction du taux de minéralisation apparente du carbone au cours de la décomposition de paille de blé en conditions limitantes et non limitantes en N minéral.

4. CALCUL DES FLUX DE CARBONE

4.1 "Priming-effect" et minéralisation réelle du carbone du résidu

4.1.1. Résultats

Le C.V. moyen des mesures d'excès isotopiques de $^{13}\text{CO}_2$ est de 4.5 % en moyenne. La figure 45 représente l'évolution du "priming-effect" au cours des 50 premiers jours d'incubation pour les traitements **N5**, **N20** et le traitement N minéral non limitant. Cette extra-production de CO_2 représente 137 et 159 mg C- CO_2 kg^{-1} de sol à 48 jours, respectivement pour le traitement non limitant et le traitement **N20**. Le "priming-effect" est statistiquement identique jusqu'au 10^{ème} jour d'incubation pour les trois traitements. Il est moins intense ensuite pour le traitement **N5** et représente, au bout de 50 jours, 105 mg C- CO_2 kg^{-1} de sol, soit 6 % du C de l'apport. Après 20 jours d'incubation, le "priming-effect" calculé pour le traitement **N20** est plus important que pour le traitement non limitant en N minéral.

La figure 46 permet de comparer l'évolution du "priming-effect" pour les différents traitements en fonction du degré d'avancement de la décomposition, exprimé en taux de minéralisation apparente. Pour le traitement non limitant, le "priming-effect" évolue de manière quasi linéaire au cours de la décomposition: Priming effect = $0.20 * \text{C minéralisé}$ ($r^2 = 0.98$). Pour les traitements limitants en N, on observe une augmentation lorsque la minéralisation dépasse 10 % C minéralisé pour le traitement **N5** et de 20 % pour le traitement **N20**.

4.1.2. Discussion

On peut noter le synchronisme entre (1) la disparition de l'azote minéral dans le milieu (cf § 2.2), (2) le ralentissement de la minéralisation apparente du carbone (cf § 2.3.) et l'augmentation du "priming-effect" (cf § 4.1.1.). Comme nous l'avons dit précédemment (chapitre III, § 4.2.2.), cette extra-minéralisation de carbone peut être expliquée par deux types de mécanismes: une stimulation de la minéralisation de la matière organique non vivante du sol et/ou la "conversion microbienne", c'est à dire le renouvellement du carbone de la microflore qui dégrade le substrat. Une minéralisation plus intense du C de la matière organique devrait être accompagnée d'une minéralisation plus intense d'azote. Cependant, en cas de limitation en N minéral on ne peut pas quantifier une éventuelle extra-minéralisation d'azote. En effet, tout l'azote minéral du sol est utilisé par la microflore du sol.

Il est possible que la disparition de l'azote minéral entraîne une mortalité plus importante de la biomasse au cours de la décomposition. Peu de références sont disponibles sur ce sujet. Mayaudon (1978) observe que la

Dates (jours)	Excès isotopique ^{13}C mesuré dans la fraction < 200 μm (%)	Quantité de ^{13}C dans la fraction < 200 μm ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	HYPOTHESE 1	HYPOTHESE 2
			Quantité de Carbone assimilé (mg.kg^{-1})	Quantité de Carbone assimilé (mg.kg^{-1})
0.0	-0.0025	2309	0	0
2.5	-0.0009	2441	9	18
7.5	0.0070	3110	63	112
17.2	0.0147	3656	118	224
35.0	0.0157	3848	131	248
63.0	0.0179	4034	166	314
119.9	0.0197	4187	190	361
161.2	0.0199	4199	193	367
196.3	0.0256	4684	230	437
298.0	0.0194	4161	198	376

C.V. moyen: 6.2 %

Tableau 13: Mesures de ^{13}C dans la fraction fine du sol au cours de la décomposition de paille de blé et quantités calculées de C assimilé par la biomasse suivant les deux hypothèses.

voie préférentielle du métabolisme du carbone pour les bactéries et champignons est le cycle de Krebs quand le sol est déficient en N, P et K. Cette voie métabolique est un siège majeur de la production de CO₂ dans la cellule: l'oxydation complète de glucose en CO₂ et H₂O aboutit à la formation au cours du cycle de Krebs de 4 CO₂ à partir du glucose. Cette voie pourrait donc se trouver stimulée par la limitation de la disponibilité en N minéral.

D'autre part, l'influence de la disponibilité en N minéral sur la minéralisation d'azote n'a pas été démontrée. Les travaux réalisés sur des pas de temps courts sous culture ou au laboratoire (I.N.R.A. de Laon, travaux en cours) montrent une minéralisation équivalente quelque soit le niveau initial de N minéral.

On peut donc penser que le recyclage des éléments microbiens est l'hypothèse la plus probable pour expliquer ces différences de "priming-effect".

4.2. Assimilation du carbone

4.2.1. Résultats

Le tableau 13 présente les quantités de carbone provenant du résidu dosé dans la fraction inférieure à 200 µm. Au point t=0, 2309 µg ¹³C kg⁻¹ de sol, soit 9.2 % du ¹³C apporté, est retrouvé dans la fraction fine. Nous supposons que cette quantité correspond au passage de paille fine non décomposée dans la fraction granulométrique fine. Cette quantité est plus importante que celle pour l'expérience non limitante. Elle s'explique par l'utilisation d'une paille qui n'a pas été tamisée à 500 µm avant addition au sol. On observe une augmentation des quantités de ¹³C dans la fraction fine jusqu'au 196^{ème} jour d'incubation: 4684 µg ¹³C kg⁻¹ de sol. Cette quantité diminue ensuite entre le 196^{ème} et le 298^{ème} jour d'incubation. Les quantités de ¹³C dans cette fraction sont comparables à celles mesurées dans le traitement non limitant en N minéral (cf chapitre III, § 4.3.1.)

4.2.2. Calculs de l'assimilation nette totale du carbone

Pour calculer l'assimilation, nous avons supposé (1) qu'il n'y avait pas de passage additionnel de paille non décomposée dans la fraction fine après le temps 0 (hypothèse commune à toutes les expérimentations) et (2) que cette fraction initiale était décomposée à la même vitesse que l'ensemble du résidu.

A un temps t donné, le carbone assimilé est égal à:

$$^{13}\text{C ass}(t) = ^{13}\text{Corg}(t) - ^{13}\text{Corg}(t_0) + ^{13}\text{Corg}(t_0) \cdot \% \text{ C décomposé } (t)$$

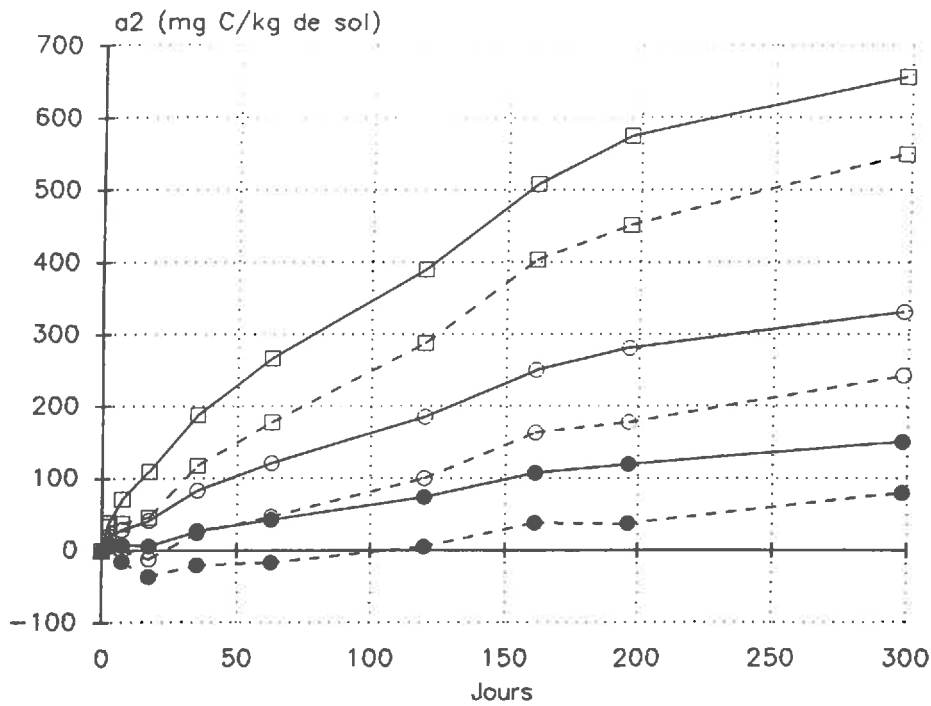


Figure 47: Evolution du flux cumulé de recyclage du carbone au cours de la décomposition de paille de blé pour un rendement d'assimilation du carbone de 0.60 (□), 0.50 (○) et 0.40 (●) et pour les hypothèses de calculs 1 (traits pleins) et 2 (pointillés).

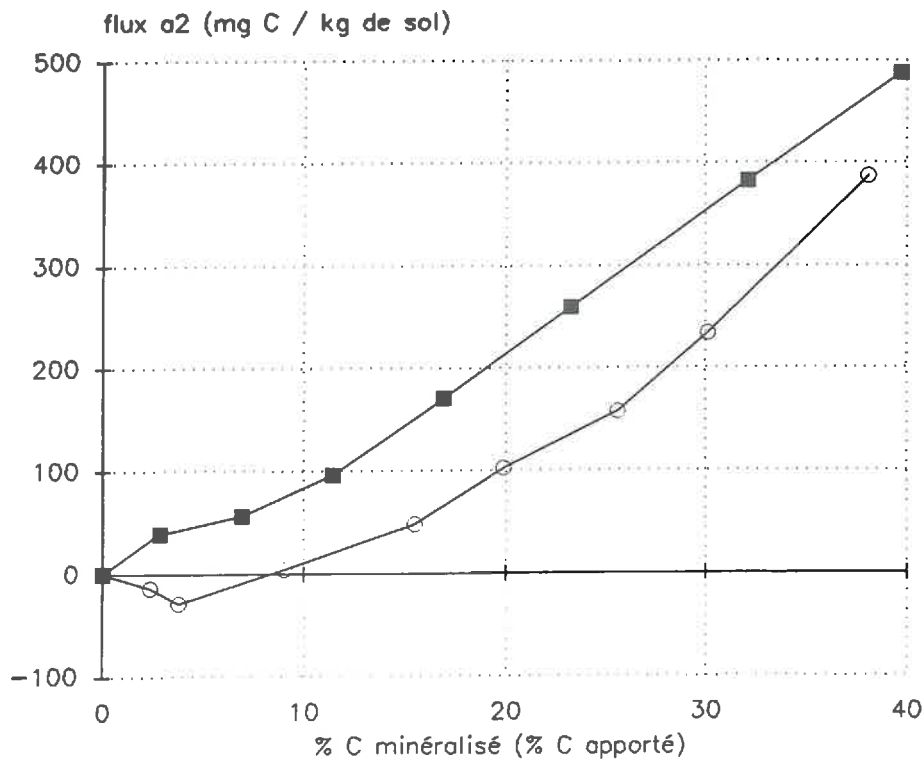


Figure 48: Evolution du flux cumulé de recyclage du carbone (a2) associé au renouvellement de la biomasse au cours de la décomposition de paille de blé en conditions limitantes et non limitantes en N minéral. Le rendement d'assimilation du carbone $Y_r = 0.60$.

Comme il a été vu dans le chapitre précédent, le calcul de l'assimilation nette totale du carbone repose sur l'hypothèse que la partition du ^{13}C assimilé par la biomasse entre fractions fine et grossière est identique à celle du ^{15}N assimilé par cette même biomasse. Pour le traitement **N5**, il n'est pas possible, en l'absence de ^{15}N , de calculer l'assimilation du carbone du résidu de la même manière. Nous sommes donc conduits à poser deux hypothèses:

* Hypothèse 1: la biomasse néoformée est uniquement localisée dans la fraction fine. Le ^{13}C assimilé dans cette fraction représenterait alors l'intégralité du carbone assimilé.

* Hypothèse 2: la biomasse néoformée se répartit entre la fraction fine et la fraction grossière de façon similaire au traitement non limitant en N (50 % dans chaque fraction environ).

Les deux hypothèses posées correspondent probablement à deux situations extrêmes: il est exclu qu'il n'y ait aucun développement de micro-organismes sur la fraction grossière de la paille alors que ceci se produit de manière importante dans d'autres conditions (cf chapitre III et Darwis, 1990). Il est également improbable que ce développement soit aussi important que dans le traitement non limitant, alors que nous avons observé une réduction importante de la teneur en N de cette fraction (cf § 2.1.2.).

A partir de ces valeurs minimale et maximale de partition de la biomasse entre les deux fractions, nous pouvons définir des valeurs minimale et maximale du C assimilé par la biomasse (tableau 13).

Il est alors possible, de calculer les flux d'assimilation et de minéralisation associés à la décomposition primaire du résidu et au renouvellement de la biomasse (flux a_1 , a_2 , m_1 , m_2). La figure 47 présente l'évolution du flux de recyclage a_2 pour un rendement d'assimilation ($Y_b = Y_r$) de 0.6, 0.5 et 0.4. Il y a un écart assez important (de 70 à 100 mg C kg^{-1}) entre les deux hypothèses selon la valeur de Y_b testée. La valeur donnée au paramètre $Y_b = Y_r$ reste prépondérante.

Ce flux de recyclage peut être comparé au traitement non limitant, pour un même rendement d'assimilation du carbone et un même niveau de décomposition. La figure 48 présente cette comparaison pour un rendement d'assimilation $Y_b = Y_r = 0.60$ en considérant pour le traitement **N5**, la moyenne du flux a_2 estimé par les deux hypothèses 1 et 2. On remarque que le recyclage se produirait dès le début de la décomposition pour le traitement limitant. Pour le traitement non limitant, ce mécanisme commencerait pour un niveau de minéralisation du C du résidu d'environ 10 %. Ensuite, la vitesse de recyclage du carbone resterait sensiblement identique pour les deux traitements limitants et non limitants.

Dates (jours)	N assimilé $i' + j_{ff} + j_{fg}$ (mg N.kg ⁻¹)	C assimilé HYPOTHESE 1 (mg C.kg ⁻¹)	C assimilé HYPOTHESE 2 (mg C.kg ⁻¹)	Rapport C/N de labiomasse	
				HYPOTHESE 1	HYPOTHESE 2
0.0	0.0	0.0	0.0	-	-
2.5	6.5	9.4	17.7	-	-
7.5	10.7	63.0	119.6	5.8	11.2
17.2	13.5	118.1	224.2	8.7	16.6
35.0	16.0	130.8	248.2	8.2	15.5
63.0	19.2	165.7	314.5	8.5	16.0
119.9	25.1	190.5	361.4	7.6	14.4
161.2	28.4	193.5	367.1	6.8	12.9
196.3	29.6	230.2	436.9	7.8	14.8

Tableau 14: Calcul du rapport C/N de la biomasse néoformée au cours de la décomposition de pailles de blé en conditions limitantes en N minéral, suivant les hypothèses 1 et 2 pour le calcul de l'assimilation nette du carbone. Les valeurs de j_{fg} sont estimées

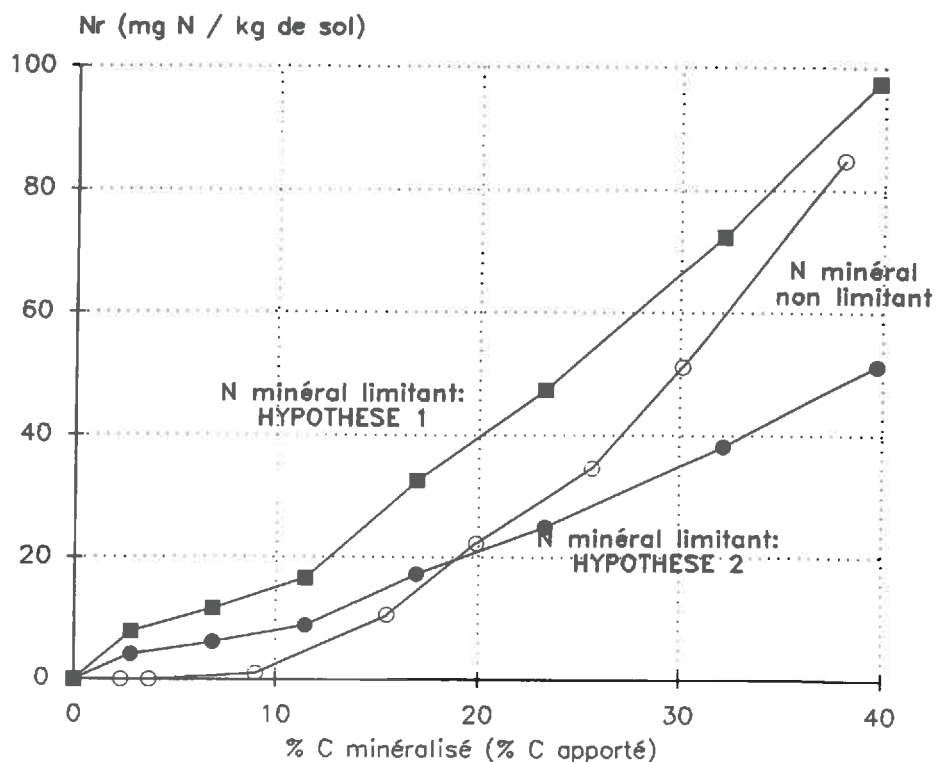


Figure 49: Evolution du flux de recyclage de l'azote (N_r) au cours du renouvellement de la biomasse au cours de la décomposition de paille de blé en conditions limitantes – hypothèses 1 et 2 – et non limitantes en N minéral.

4.3. Flux de N associés au renouvellement de la biomasse

Le calcul du rapport R_b (C/N de la biomasse néoformée) varie de 7.8 (hypothèse 1) à 14.8 (hypothèse 2) à la fin de la phase d'assimilation nette du carbone (tableau 14). A partir de ces valeurs de C/N et pour une valeur du paramètre $Y_b = Y_r = 0.60$, on calcule les flux d'azote associés au renouvellement de la biomasse. La figure 49 représente l'estimation du flux N_r pour les traitements limitant et non limitant. Cet azote est totalement recyclé par la biomasse, associé aux flux a_1 et a_2 , puisqu'il n'y a pas d'accumulation d'azote minéral dans le sol pendant la période considérée. Suivant le rapport R_b de la biomasse utilisé, ce flux N_r varie entre 51 (hypothèse 2) et 97 (hypothèse 1) mg N kg^{-1} de sol après 161 jours d'incubation, soit un taux de minéralisation apparente de 40 %. Ce flux N_r est plus intense que pour le traitement non limitant pour l'hypothèse 1: le rapport R_b de la biomasse étant quasi identique pour les deux traitements: 7.8 (N minéral limitant) et 7.6 (N non limitant). Pour l'hypothèse 2, ce flux de recyclage est plus faible que le traitement non limitant: le rapport R_b étant de 14.8 dans le cas de cette hypothèse.

5 DISCUSSION

Effet de la disponibilité en N minéral sur la décomposition

Cette expérience confirme l'effet de la disponibilité de l'azote minéral sur la décomposition, observé par Reinerstein *et al.* (1984), Christensen (1986), Cochran *et al.* (1988) et Darwis (1990). L'absence d'azote minéral entraîne une diminution de la vitesse de la décomposition, visible sur la minéralisation du carbone et sur la vitesse de disparition du résidu. Nous avons observé un très bon synchronisme entre le ralentissement de la minéralisation du carbone et la disparition de l'azote minéral.

Cependant, si l'on représente l'évolution du carbone du résidu retrouvé dans la fraction grossière en fonction du taux de minéralisation apparente, la cinétique de décomposition du résidu est la même quelle que soit la disponibilité en N minéral. Ceci ne s'applique pas à la cinétique d'évolution de l'azote du résidu. En effet, pour un même degré d'avancement de la décomposition, le résidu qui se décompose en absence d'azote minéral est beaucoup moins riche en N. Ceci indique que la biomasse microbienne colonisant le résidu est moins riche en N (rapport C/N plus élevé) ou qu'elle s'y trouve en quantité beaucoup plus faible.

Flux d'azote et de carbone

Au cours de ce travail, il a été nécessaire de considérer un certain nombre d'hypothèses pour calculer les différents flux de N et de C. L'absence d'azote minéral dans le sol nous empêche d'utiliser les calculs par

dilution et enrichissement isotopiques dans le but d'accéder à la minéralisation et l'organisation brutes (m et i). Nous négligeons donc la reminéralisation de l'azote récemment organisé. Nous ne pouvons pas calculer l'assimilation du carbone du résidu dans la fraction grossière. Ceci nous conduit à considérer deux hypothèses:

1 - il n'y a pas de biomasse adhérente au résidu de la fraction grossière. Le rapport C/N de la biomasse microbienne de la fraction fine est alors proche de 8.

2 - la répartition de la biomasse entre les fractions fine et grossière est identique à celle estimée dans le traitement non limitant. Le rapport C/N moyen de la biomasse est alors proche de 15.

Ces deux hypothèses conduisent à des valeurs de flux de recyclage différentes pour l'azote égale à 51 (hypothèse 1) et 97 (hypothèse 2) mg N kg⁻¹ de sol après 161 jours d'incubation.

Assimilation totale d'azote par la microflore.

Une valeur approchée de l'assimilation totale de N par la biomasse est estimée par la somme des flux i' + j_{ff} + j_{fg} et représenterait de 34 à 36.6 mg N kg⁻¹ de sol pour un taux de minéralisation apparente du carbone de 50 %. Cette assimilation est inférieure de 50 % à celle mesurée lors de la décomposition de ces mêmes résidus en conditions non limitantes en N minéral. La quantité d'azote mise en jeu dans ces conditions est donc apparemment plus faible pour un même niveau de décomposition (figure 44).

Deux explications sont possibles:

- il y a adaptation de la biomasse microbienne à la limitation en N minéral qui se traduit par une augmentation de son rapport C/N moyen (de 8 à 15).

- il existe un renouvellement plus rapide de la biomasse qui entraîne un flux de recyclage d'azote plus élevé. Ce flux de recyclage assurerait une partie des besoins en N de la biomasse.

L'évolution de la quantité d'azote du résidu et l'intensité du "priming-effect" carboné suggèrent qu'il existe plutôt un renouvellement rapide de la biomasse. Cette biomasse aurait alors un rapport C/N proche de celle qui se développe en conditions non limitantes en N minéral. La vitesse de la décomposition serait alors en partie sous le contrôle de ce recyclage microbien qui fournirait l'azote nécessaire à la microflore pour dégrader le résidu.

**FLUX BRUTS DE C ET DE N AU COURS DE LA
DECOMPOSITION D'UN RESIDU JEUNE DE TYPE
"CULTURE INTERMEDIAIRE"**

1. OBJECTIFS DE L'EXPERIENCE ET TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX

1.1 Objectifs de l'expérience

Dans les chapitres précédents, nous avons étudié la décomposition de paille de céréale, à rapport C/N élevé en conditions limitantes ou non en N minéral. D'autres types de résidus sont susceptibles d'être enfouis pendant l'interculture: verts de betterave ou résidus de cultures intermédiaires. Ces résidus se caractérisent par un rapport C/N faible avec une minéralisation rapide du carbone et de l'azote.

Cette expérience consiste donc à mesurer les flux bruts de N et C au cours de la décomposition d'un résidu de seigle récolté au stade tallage (1.5 à 2 t M.S. ha⁻¹). Ce résidu possède une composition biochimique très différente de la paille de blé (cf chapitre II - § 1.1.). La décomposition de ce type de résidu doit entraîner une minéralisation nette d'azote minéral. Cette minéralisation d'azote provenant du résidu allant alimenter de façon non négligeable le pool ammoniacal, nous avons choisi de tracer séparément l'azote du résidu, le pool ammoniacal et le pool nitrique pour mieux quantifier les différents flux bruts d'azote.

1.2 Protocole expérimental

Il comprend 5 traitements expérimentaux:

* 3 traitements avec résidu:

Traitement A: Sol + Seigle ¹⁵N¹³C + 40 mg ¹⁴N-NH₄⁺ kg⁻¹ de sol + 10 mg ¹⁴N-NO₃⁻ kg⁻¹ de sol.

Traitement B: Sol + Seigle ¹⁴N¹³C + 40 mg ¹⁵N-NH₄⁺ kg⁻¹ de sol + 10 mg ¹⁴N-NO₃⁻ kg⁻¹ de sol.

Traitement C: Sol + Seigle ¹⁴N¹³C + 40 mg ¹⁴N-NH₄⁺ kg⁻¹ de sol + 10 mg ¹⁵N-NO₃⁻ kg⁻¹ de sol.

* et 2 traitements sans résidu:

Traitement D: Sol + 40 mg ¹⁵N-NH₄⁺ kg⁻¹ de sol + 10 mg ¹⁴N-NO₃⁻ kg⁻¹ de sol.

Traitement E: Sol + 40 mg ¹⁴N-NH₄⁺ kg⁻¹ de sol + 10 mg ¹⁵N-NO₃⁻ kg⁻¹ de sol.

L'azote est apporté sous forme (NH₄)₂SO₄ et KNO₃. La composition du seigle est indiquée dans le chapitre II, § 1.1..Les résidus ont été mélangés au sol à raison de 2 g M.S. kg⁻¹, soit 880 mg C kg⁻¹ de sol. L'azote apporté par le résidu représente 74 et 87 mg N kg⁻¹ de sol respectivement pour le traitement A et les traitements B et C. Pour le traitement A, l'excès isotopique ¹⁵N du résidu est de 2.84 %. Pour les trois traitements A, B et C, l'excès isotopique ¹³C du résidu est de 2.89 %. L'excès isotopique de la

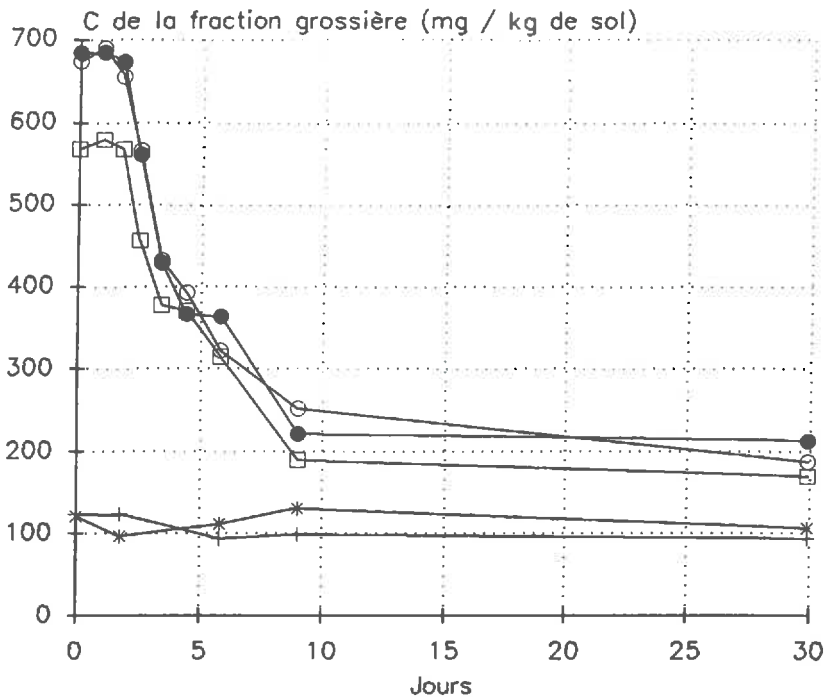


Figure 50: Evolution de la quantité de carbone organique de la fraction grossière au cours de la décomposition de résidu de seigle: (□): traitement A; (◐): traitement B; (●): traitement C et pour les témoins sans résidu: (★): traitement D et (+): traitement E.

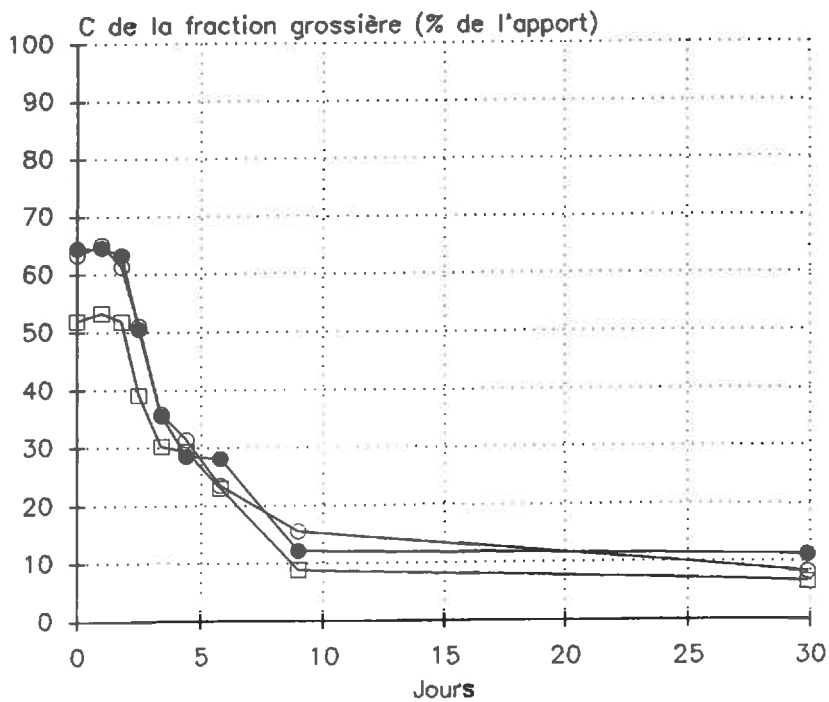


Figure 51: Evolution de la proportion de carbone organique de la fraction grossière ré-extrait (corrigé du témoin) au cours de résidu de seigle: (□): traitement A; (◐): traitement B et (●): traitement C.

solution de $^{15}\text{(NH}_4)_2\text{SO}_4$ (traitements B et D) est de 4.71 % et celui de la solution de K^{15}NO_3 (traitements C et E) de 20.07 %. Le sol contient au départ 4.9 mg N kg^{-1} d'azote minéral: 4.0 mg kg^{-1} d'azote nitrique et 0.9 mg N kg^{-1} d'azote ammoniacal.

Cette expérience a été suivie pendant 30 jours, soit jusqu'à 50 % de C minéralisé. Une expérience préliminaire a été réalisée pour déterminer les dates de prélèvement. Pour les trois traitements avec résidu, nous avons réalisé des prélèvements à 0, 1, 1.8, 2.5, 3.4, 4.4, 5.8, 9 et 30 jours soit 0, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40 et 50 % de C minéralisé. Pour les deux traitements sans résidu, les prélèvements ont été réalisés à 0, 1.8, 3.4, 5.8, 9 et 30 jours. Tous les traitements expérimentaux ont été répétés trois fois.

2. RESULTATS

2.1. Evolution de la fraction grossière (fraction > 200 μm)

2.1.1. Carbone

La figure 50 présente l'évolution du carbone organique de la fraction grossière des 5 traitements. Le C.V. moyen des mesures est de 10.6 (A), 6.5 (B), 9.3 (C), 20.1 (D) et 20.0 % (E) pour l'ensemble de l'incubation.

Pour les traitements D et E, il n'existe pas de différence significative dans le temps et entre les traitements. La quantité moyenne est de 110 ± 22 mg kg^{-1} de sol. Cette valeur est proche des quantités trouvées au cours la première expérience (cf chapitre III - § 2.1.1.).

Pour les traitements avec résidu, on observe une différence significative entre le traitement A (Seigle ^{15}N) et les traitements B et C (Seigle ^{14}N) au point 0. Les quantités de carbone organique mesurées sont de 557 ± 66 et 651 ± 33 mg C kg^{-1} respectivement. En déduisant le carbone du témoin, la quantité ré-extraite est de 52 et 65 % de la quantité de carbone apporté (figure 51). L'analyse des deux types de résidu avant et après une extraction au KCl 1M montre une fraction de C soluble de 35 et 27 % du carbone total respectivement pour les résidus ^{15}N (traitement A) et ^{14}N (traitements B et C). On retrouve donc respectivement 87 et 92 % du carbone organique insoluble initialement apporté.

Pour les résidus testés, les quantités de carbone sont nettement différentes jusqu'au 5^{ème} jour de l'incubation et le restent pratiquement jusqu'à la fin de l'expérience. A la fin de l'incubation, les quantités de carbone organique mesurées dans la fraction grossière sont de 6.5, 8.3 et 11.2 % du carbone apporté respectivement pour les traitements A (Seigle ^{15}N), B et C (Seigle ^{14}N).

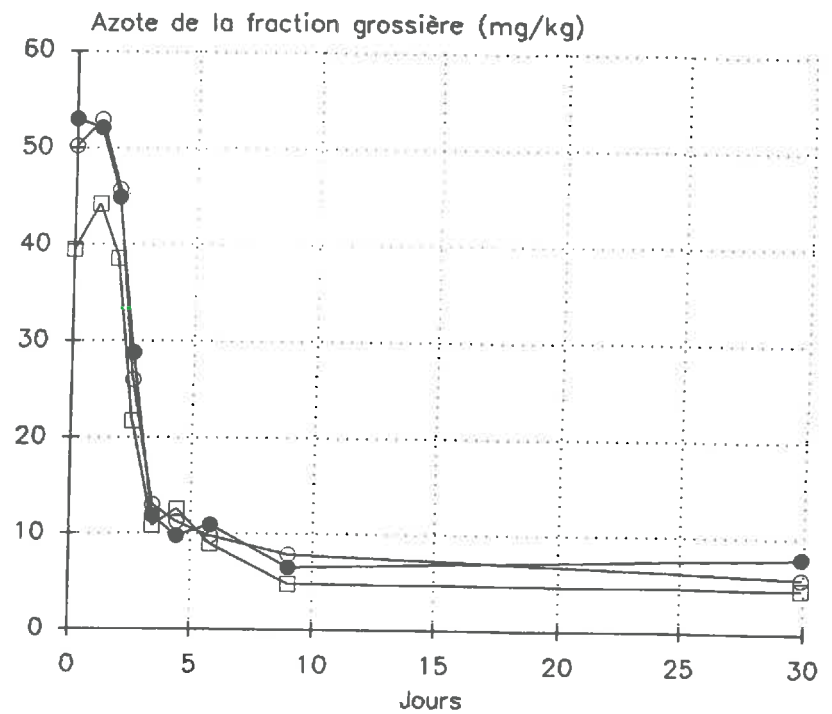


Figure 52: Evolution de la quantité d'azote total de la fraction grossière (corrige du témoin) au cours de la décomposition de résidu de seigle: (□): traitement A; (●): traitement B et (●): traitement C.

Type de Résidu	Seigle marqué ^{15}N (Traitement A)	Seigle non marqué ^{14}N (Traitements B et C)
N total	73.8	87.0
N minéral (nitrique)	1.6	8.2
N organique soluble	16.2	16.7
N organique insoluble	56.0	62.1

Tableau 15: Quantités d'azote nitrique, organique soluble et organique insoluble et total (en mg kg^{-1} de sol) mesurées pour les deux résidus de seigle

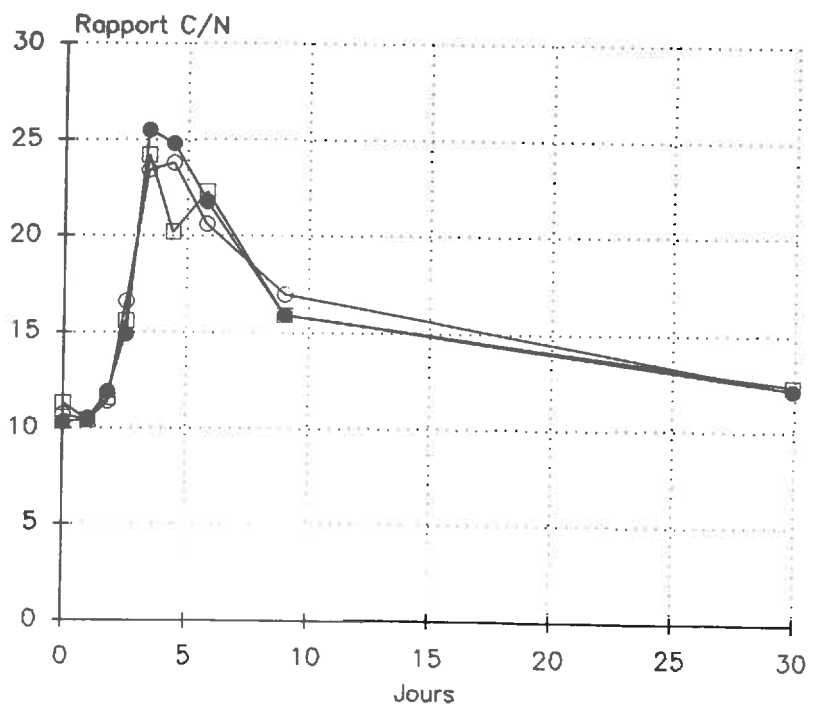


Figure 53: Evolution du rapport C/N de la fraction grossière au cours de la décomposition de résidu de seigle: (□): traitement A;

2.1.2. Azote

Le C.V. moyen des mesures est de 11 (A), 7 (B), 10 (C), 9 (D) et 19 % (E) pour l'ensemble de l'incubation. Pour les traitements sans résidu, l'azote contenu dans la fraction grossière ne varie pas non plus et représente $8.0 \pm 1.1 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol. Compte tenu du fort apport d'azote par le seigle, cette fraction représente une faible proportion, environ 10 %, de l'azote apporté par le substrat.

La figure 52 représente l'évolution de l'azote total de la fraction grossière pour les trois traitements. Au point 0, on retrouve seulement 54, 58 et 61 % de l'azote total apporté respectivement pour les trois traitements A, B et C. L'analyse des résidus avant et après une extraction de la fraction soluble au KCl 1M montre que l'azote total du résidu est constitué de 3 fractions: une fraction minérale nitrique, une fraction d'azote organique solubilisé et une fraction d'azote insoluble. Le tableau 15 présente les mesures de ces différentes fractions azotées pour les deux types de résidus utilisés dans cette expérience. Au point 0, on retrouve respectivement 70 (A), 81 (B) et 85 % (C) de l'azote organique insoluble mesuré initialement.

Pour les deux traitements B et C contenant de l'azote minéral marqué, on observe un très faible marquage ^{15}N de la fraction grossière au cours du temps, provenant de la biomasse néoformée adhérente à ce résidu au moment de l'extraction (tableau 18). Les quantités d'azote organisés par la biomasse adhérente au résidu n'excèdent pas 1 mg N kg^{-1} de sol pour le traitement B comportant un marquage $^{15}\text{N-NH}_4^+$ et 0.2 mg N kg^{-1} de sol pour le traitement C comportant un marquage $^{15}\text{N-NO}_3^-$.

2.1.3. Rapport C/N

La figure 53 représente l'évolution du rapport C/N de la fraction grossière. Ce rapport est voisin de 10 et constant pendant les deux premiers jours d'incubation. Il augmente ensuite pour atteindre une valeur de 25 en moyenne au bout de 4.4 jours. L'augmentation de ce rapport C/N est liée à une disparition plus rapide de l'azote que celle du carbone pendant cette période (cf § 2.1.1. et 2.1.2.). Puis, ce rapport diminue entre 4.4 et 30 jours pour atteindre une valeur moyenne de 12 en fin d'incubation. Les faibles quantités d'azote organisé par la biomasse néoformée adhérente au résidu ne peuvent pas à elles seules expliquer cette diminution du rapport C/N.

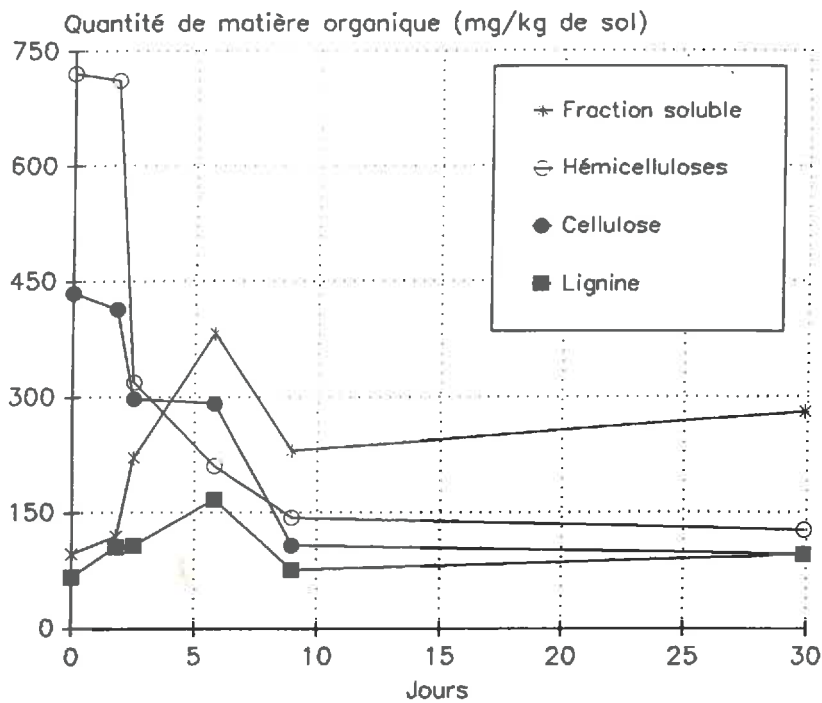


Figure 54: Evolution de la quantité de fraction soluble, d'hémicelluloses, de cellulose et de lignine au cours de la décomposition d'un résidu de seigle (traitement A).

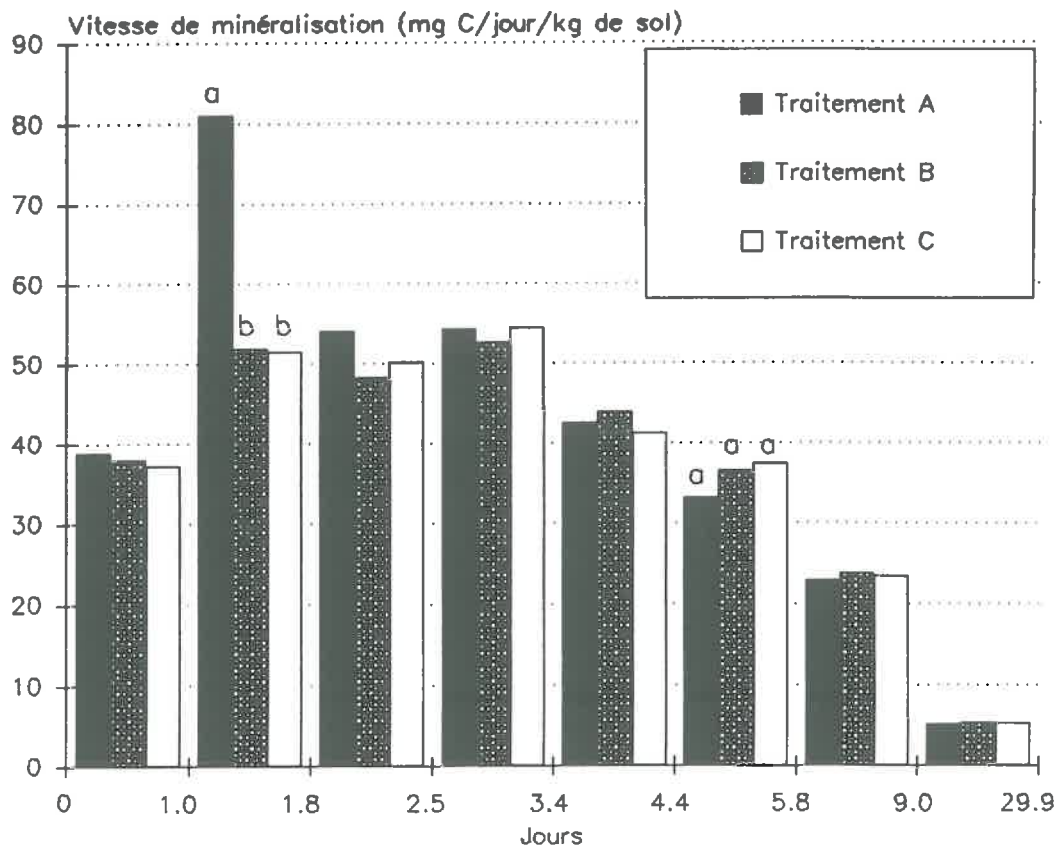


Figure 55: Vitesse de minéralisation du carbone du résidu au cours de la décomposition de résidu de seigle. (les lettres indiquant une éventuelle différence significative au seuil de 5 %).

2.1.4. Fractions biochimiques

La figure 54 représente l'évolution des quantités de fractions biochimiques de la fraction grossière pour le traitement A. L'évolution des hémicelluloses et de la cellulose est similaire à celle observée pour la paille de blé: ces compartiments décroissent très rapidement: 80 % des hémicelluloses et 78 % de la cellulose initialement apporté sont dégradés entre 0 et 30 jours d'incubation. La quantité de fraction soluble augmente jusqu'au 6^{ème} jour puis diminue et reste de nouveau élevé. L'évolution de la quantité de lignine est similaire à celle de la fraction soluble: elle augmente jusqu'au 6^{ème} jour puis diminue pour rester stable.

2.2. Minéralisation apparente du carbone du résidu

La figure 55 présente la vitesse de la minéralisation apparente du carbone des résidus pour les 3 traitements et pour chaque intervalle de mesure. Une différence significative est observée entre le traitement A (résidu ¹⁵N) et les traitements B et C (résidu ¹⁴N) entre 1 et 1.8 jours d'incubation. Il n'existe plus de différence significative entre les traitements après cette date jusqu'à la fin de l'incubation. Cet écart initial peut être expliqué par la différence de quantité du carbone soluble (dans le KCl 1M) mentionnée précédemment (§ 2.1.1.). Pour vérifier cette hypothèse, nous avons incubé ces deux résidus sans apport d'azote minéral. L'absence d'azote minéral permet de bien mettre en évidence une éventuelle composition biochimique différente, dont la taille de la fraction soluble. En effet, la quantité d'azote minéral n'influe pas sur la minéralisation du carbone et c'est la nature du substrat qui détermine la vitesse de la décomposition. Les résultats de cette expérience confirment la minéralisation plus rapide au début de l'incubation du résidu ¹⁵N, résidu contenant la fraction soluble la plus importante (cf tableau en annexe 2).

2.3. Evolution de l'azote minéral

2.3.1. Traitements sans résidu

Le C.V. moyen de l'ensemble des mesures est respectivement de 0.8 et 1.6 % pour les traitements D et E. L'évolution de l'azote minéral pour ces deux traitements est identique (figure 56): une minéralisation nette de 4.0 mg N kg⁻¹ de sol est observée en 30 jours, soit une vitesse moyenne de 0.13 mg N kg⁻¹ de sol jour⁻¹. Au temps 0, on retrouve la quasi-totalité de l'azote nitrique apporté. Par contre, on observe une perte de 6.2 mg N-NH₄⁺ kg⁻¹ de sol, soit 18 % de l'azote ammoniacal initialement apporté, sans doute par volatilisation. L'azote ammoniacal est ensuite rapidement nitrifié: tout l'ammonium est transformé au bout de 9 jours d'incubation (figure 57).

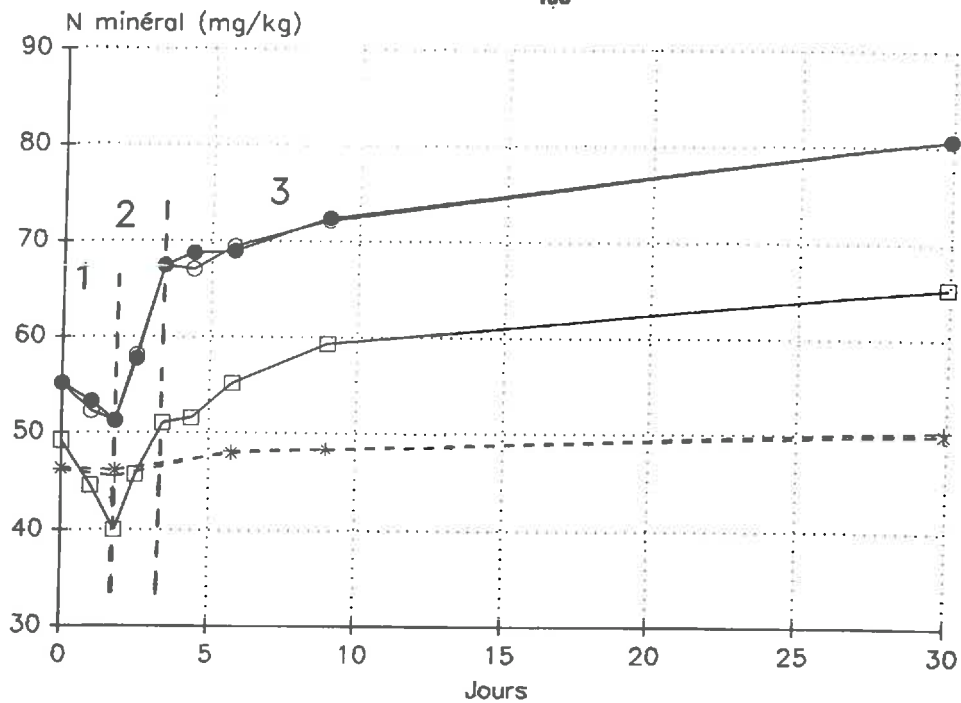
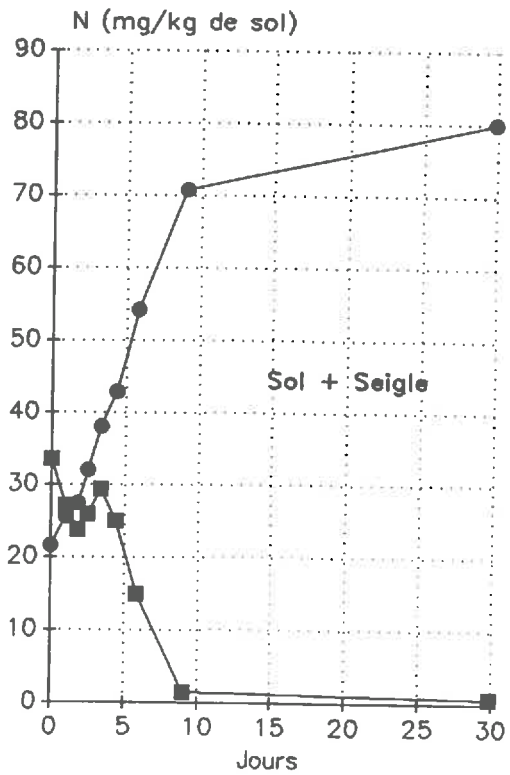
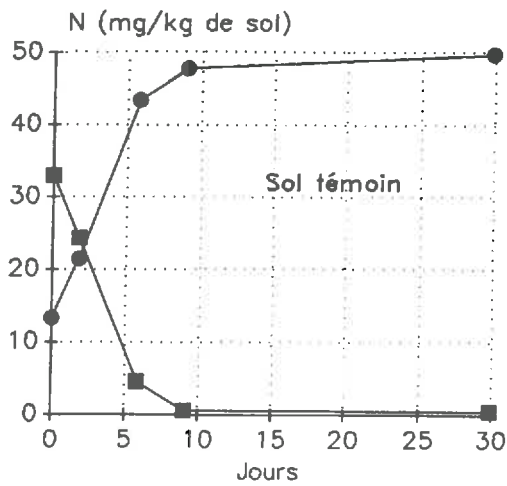


Figure 56: Evolution de la quantité d'azote minéral au cours de la décomposition de résidu de seigle: (□): traitement A; (●): traitement B et (●): traitement C et pour les traitements sans résidus: (✱): traitement D et (+): traitement E.

- 1: Phase d'organisation nette
- 2: Phase de reminéralisation rapide
- 3: Phase de reminéralisation lente

Figures 57 et 58: Evolution de la quantité d'ammonium (■) et de nitrate (●) pour le sol sans résidu et avec résidu de seigle.



2.3.2. Traitements avec résidu

Le C.V. moyen de l'ensemble des mesures est respectivement de 3.1, 1.8 et 3.5 % pour les traitements A, B et C. La figure 56 montre que le traitement A (Seigle ^{15}N) est significativement différent des traitements B et C (Seigle ^{14}N) pendant toute l'incubation.

Pour le traitement A, on retrouve au temps $t=0$, 33.4 mg N-NH_4^+ et $15.8 \text{ mg N-NO}_3^- \text{ kg}^{-1}$ de sol, soit la même quantité d'azote ammoniacal que dans les traitements D et E (témoins) et $2.5 \text{ mg N-NO}_3^- \text{ kg}^{-1}$ de plus que le témoin. Ces $2.5 \text{ mg N-NO}_3^- \text{ kg}^{-1}$ supplémentaires peuvent être expliqués par l'azote nitrique contenu dans le résidu ($1.6 \text{ mg N-NO}_3^- \text{ kg}^{-1}$ de sol) qui est extrait par le $\text{KCl } 1M$ au cours du dosage de l'azote minéral. Pour les traitements B et C, on retrouve 33.5 mg N-NH_4^+ et $21.6 \text{ mg N-NO}_3^- \text{ kg}^{-1}$ de sol, soit toujours la même quantité d'azote ammoniacal que le témoin mais 8.3 mg N kg^{-1} d'azote nitrique en plus. Cet écart est confirmé par le contenu en N nitrique de ce résidu qui est différent du seigle ^{15}N et correspond à un apport dans le sol de $8.2 \text{ mg N-NO}_3^- \text{ kg}^{-1}$ de sol.

Pour les trois traitements, on peut observer une phase d'organisation nette très rapide (2.5 jours): l'organisation atteint respectivement 9.2 et 3.9 mg N kg^{-1} de sol pour le résidu ^{15}N et ^{14}N (figure 56). Cette différence d'organisation nette peut être expliquée par les différences de taille de la fraction soluble entre les deux résidus, dont nous avons observé les effets sur les autres paramètres mesurés: carbone organique et minéralisation du carbone. On peut noter que cette phase est due à une disparition plus rapide de l'ammonium que n'apparaît le nitrate (figure 58). Le calcul des flux bruts de N: organisation, minéralisation et nitrification permettra de confirmer cette observation.

Après 2.5 jours d'incubation, on observe une phase de minéralisation nette importante. Cette phase de minéralisation nette est très intense entre 2.5 et 4.4 jours d'incubation puisque la quantité d'azote minéral augmente respectivement de 11 (Seigle ^{15}N) et 15 (Seigle ^{14}N) mg N kg^{-1} de sol. Après 30 jours d'incubation, la reminéralisation nette est de 21.2 et 25.5 mg N kg^{-1} de sol respectivement pour les résidus ^{15}N et ^{14}N . Ceci représente 29 % de l'azote total apporté par le résidu. La constitution différente des résidus utilisés entraîne un écart final de $16.4 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol, au bout de 30 jours d'incubation (les courbes étant parallèles à partir de 4.4 jours).

2.4 Conclusion: Nature des résidus étudiés

Les différentes analyses des deux résidus utilisés au cours de cette expérience montrent qu'ils ont une composition sensiblement différente. Les quantités de fraction soluble, de carbone soluble, d'azote total et minéral sont toutes différentes entre les résidus ^{15}N et ^{14}N . Le résidu ^{15}N possède

Traitement D: Sol + $^{15}\text{N-NH}_4^+$

Dates (jours)	N-NH ₄ ⁺ (mg.kg ⁻¹)	¹⁵ N-NH ₄ ⁺ (µg.kg ⁻¹)	N-NO ₃ ⁻ (mg.kg ⁻¹)	¹⁵ N-NO ₃ ⁻ (µg.kg ⁻¹)	¹⁵ N-organique (µg.kg ⁻¹)	Bilan ¹⁵ N (% de l'apport)
0.0	33.0	1540	13.3	13	89	88.9
1.8	24.2	1104	21.1	344	173	87.7
5.8	4.7	125	43.4	1324	159	87.0
9.0	0.6	2	47.8	1544	143	91.4
29.9	0.5	1	49.6	1527	152	90.9

Traitement E: Sol + $^{15}\text{N-NO}_3^-$

Dates (jours)	N-NH ₄ ⁺ (mg.kg ⁻¹)	¹⁵ N-NH ₄ ⁺ (µg.kg ⁻¹)	N-NO ₃ ⁻ (mg.kg ⁻¹)	¹⁵ N-NO ₃ ⁻ (µg.kg ⁻¹)	¹⁵ N-organique (µg.kg ⁻¹)	Bilan ¹⁵ N (% de l'apport)
0.0	32.9	6	13.3	768	5	37.4
1.8	24.4	5	21.1	1546	6	74.8
5.8	4.7	2	43.4	1747	12	84.6
9.0	0.6	0	47.7	1715	9	82.8
29.9	0.5	0	49.9	1715	18	83.3

Tableau 16: Données nécessaires au calcul des flux et bilan ^{15}N pour les traitements sans apport de résidus (traitements D et E)

une fraction soluble plus importante et une teneur en N plus faible. Ce résidu est décomposé légèrement plus vite par la microflore du sol que le résidu ^{14}N . Cette décomposition plus rapide entraîne également une organisation nette plus intense de l'azote minéral du sol.

Ces différences résultent sans doute d'une hétérogénéité des conditions de culture dans la chambre de marquage. La culture de seigle a été menée sur un substrat de laine de roche, l'apport de la solution nutritive se faisant en surface. Le drainage de la solution nutritive dans la partie réservée à la production du seigle non marqué au ^{15}N n'était pas optimum. Il était plus favorable pour le seigle ^{15}N .

L'analyse biochimique initiale des résidus (cf chapitre II, tableau 2) réalisée par la méthode de Van Soest et Wine (1967), ne permettait pas de prévoir ces différences observées au début de la décomposition. Les résultats obtenus suggèrent que la fraction soluble déterminée par cette méthode n'est pas le meilleur indicateur pour décrire les différents paramètres mesurés au cours de la décomposition. La taille de la fraction soluble dans l'eau distillée ou dans les solutions salines, comme le KCl 1M utilisée dans cette expérience, serait un meilleur indicateur de la minéralisation initiale du carbone au cours de la décomposition. La bibliographie disponible sur ce sujet indique qu'en combinant extraction de la fraction soluble à l'eau et dosage plus complexe des fractions plus difficilement dégradables, on peut décrire convenablement la minéralisation du carbone (Jenkinson, 1977 - Kirchman et Berqvist, 1989).

3 CALCUL DES FLUX D'AZOTE

3.1. Traitements sans résidus

3.1.1. Bilan ^{15}N

Le tableau 16 présente les données nécessaires aux calculs des différents flux bruts d'azote. Pour le traitement avec apport de $^{15}\text{N-NH}_4^+$, le bilan ^{15}N est de 89 % en moyenne et est conforme au bilan de N-NH_4^+ (cf § 2.3.1.). Ceci résulte très probablement d'une perte d'ammonium qui se produit au moment de l'apport de la solution d'azote. Comme le montre l'évolution du bilan au cours du temps, il n'y a pas de pertes ultérieures de NH_4^+ . Ce phénomène a été noté par Davidson *et al.* (1991) qui mesurent une disparition quasi-instantanée de 30 % de l'azote ammoniacal apporté dans un sol de prairie. La fixation de NH_4^+ sur les argiles ou son adsorption physico-chimique avec la matière organique (Jansson, 1971 - Foster *et al.*, 1985 - Davidson *et al.*, 1991) peuvent expliquer le défaut de bilan initial dans certaines expériences. Ceci n'est pas le cas dans cette expérience car le ^{15}N apporté n'est pas retrouvé dans le sol après extraction du ^{15}N minéral. Une perte par volatilisation semble l'hypothèse la plus probable. La volatilisation est un phénomène fréquemment rencontré au cours d'apport d'ammonium dans les sols (Recous, 1988) et très rapide.

Dates (jours)	Calculs avec excès mesurés			Calculs avec excès corrigés (Bilan ^{15}N = 100 %)		
	flux m (mg.kg ⁻¹)	flux i (mg.kg ⁻¹)	flux n (mg.kg ⁻¹)	flux m (mg.kg ⁻¹)	flux i (mg.kg ⁻¹)	flux n (mg.kg ⁻¹)
0.0	-	-	-	-	-	-
1.8	0.7	0.9	10.2	0.7	0.9	7.8
5.8	6.6	0.8	28.7	6.6	0.8	30.2
9.0	10.4	0.4	33.3	10.4	0.4	34.4

Tableau 17: Flux cumulés de minéralisation (m), d'organisation (i) et de nitrification (n) calculés pour le traitement sans résidu avec les excès isotopiques mesurés du NO_3 (1) et corrigés (2) pour atteindre un bilan ^{15}N de 100 % (cf texte).

Traitement B: Sol + Résidu ^{14}N + $^{15}\text{N}-\text{NH}_4^+$

Dates (jours)	$\text{N}-\text{NH}_4^+$ (mg.kg ⁻¹)	$^{15}\text{N}-\text{NH}_4^+$ ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	$\text{N}-\text{NO}_3^-$ (mg.kg ⁻¹)	$^{15}\text{N}-\text{NO}_3^-$ ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	^{15}N -organique F > 200 μm ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	^{15}N - organique F < 200 μm ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	Bilan ^{15}N (% de l'apport)
0.0	33.5	1524	21.7	5	2	144	90.5
1.0	27.0	1129	25.5	164	5	333	88.0
1.8	24.1	912	27.3	275	5	391	85.4
2.5	25.7	737	32.5	405	8	424	84.7
3.4	28.6	592	38.8	562	9	461	87.4
4.4	24.2	429	42.8	683	13	495	87.0
5.8	14.0	215	55.5	883	19	516	87.3
9.0	1.4	7	70.7	1159	20	506	90.5
29.9	0.7	2	80.0	1193	16	499	92.2

C.V. moyen: 5.4 % 2.9 % 4.7 % 16.1 %

Traitement C: Sol + Résidu ^{14}N + $^{15}\text{N}-\text{NO}_3^-$

Dates (jours)	$\text{N}-\text{NH}_4^+$ (mg.kg ⁻¹)	$^{15}\text{N}-\text{NH}_4^+$ ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	$\text{N}-\text{NO}_3^-$ (mg.kg ⁻¹)	$^{15}\text{N}-\text{NO}_3^-$ ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	^{15}N -organique F > 200 μm ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	^{15}N - organique F < 200 μm ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	Bilan ^{15}N (% de l'apport)
0.0	33.6	3	21.6	818	2	0	39.5
1.0	27.3	6	26.0	1602	4	22	78.5
1.8	24.1	11	27.7	1458	5	27	72.1
2.5	25.7	8	31.6	1538	3	33	76.0
3.4	28.6	7	37.2	1579	3	41	78.3
4.4	24.2	8	43.0	1576	3	34	77.9
5.8	14.0	15	53.0	1604	6	55	80.7
9.0	1.4	5	70.9	1632	6	67	82.2
29.9	0.7	1	80.1	1610	8	73	81.3

C.V. moyen: 37.5 % 4.0 % 20.4 % 23.7 %

Tableau 18: Données nécessaires au calcul des flux et bilan ^{15}N pour les traitements avec apports de résidus (traitements B et C)

Pour le traitement avec apport de $^{15}\text{N-NO}_3^-$, le défaut de bilan est très important au temps 0 de l'expérience. Ce défaut de bilan correspond à un excès isotopique du nitrate anormalement bas. Un problème méthodologique non résolu: sans doute de l'azote ammoniacal non marqué qui n'a pas été distillé au cours de l'extraction de cette forme se retrouve au cours de l'extraction de l'azote nitrique, peut expliquer ce défaut de bilan. Le bilan se stabilise ensuite à 83 %. Pour estimer les flux bruts d'azote, nous avons recalculé l'excès isotopique du nitrate en considérant un bilan ^{15}N de 100 %. Comme tous les calculs de flux font intervenir un rapport d'excès isotopique (e_2/e_1), cette correction a peu d'incidence sur la valeur des flux calculés (cf tableau 17). Seul le flux de nitrification est légèrement modifié.

3.1.2. Flux de minéralisation (m), de nitrification (n) et d'organisation (i)

Les flux de minéralisation et d'organisation ne peuvent être calculés au delà de 9 jours. En effet, ces calculs prennent en compte les variations des quantités d'ammonium et de son excès isotopique. Or, l'azote ammoniacal a complètement disparu au delà de 9 jours.

Le tableau 17 présente les calculs de flux de minéralisation, d'organisation et de nitrification en tenant compte ou pas la correction des excès en fonction du bilan (cf § précédent). La minéralisation brute est de $10.4 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol. La vitesse de minéralisation est très élevée pendant ces 9 jours: $1.15 \text{ mg N jour}^{-1} \text{ kg}^{-1}$, soit une valeur 10 fois supérieure à la valeur mesurée au cours des expériences précédentes (cf chapitre III, § 3.2.).

On constate que très peu de ^{15}N organique apparaît dans le traitement $^{15}\text{N-NO}_3^-$, contrairement au traitement $^{15}\text{N-NH}_4^+$ (tableau 16). L'azote minéral organisé par la microflore est donc essentiellement ammoniacal. Cette organisation est faible et comparable aux expériences précédentes. L'organisation totale n'excède pas 0.9 mg N kg^{-1} de sol et se produit au début de l'incubation: entre 0 et 1.8 jours.

Le calcul du flux de nitrification brute confirme les résultats observés (cf § 2.3.1.). L'azote ammoniacal apporté est complètement nitrifié en 9 jours. Le flux de nitrification brute cumulé est de $34.4 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol au bout de 9 jours d'incubation.

3.2. Traitements avec résidus

3.2.1. Bilan ^{15}N

Le tableau 18 présente les données nécessaires aux calculs des différents flux bruts de N. Le bilan ^{15}N est stable au cours du temps pour le traitement B (apport de $^{15}\text{N-NH}_4^+$): en moyenne 88 % du $^{15}\text{N-NH}_4^+$ est retrouvé.

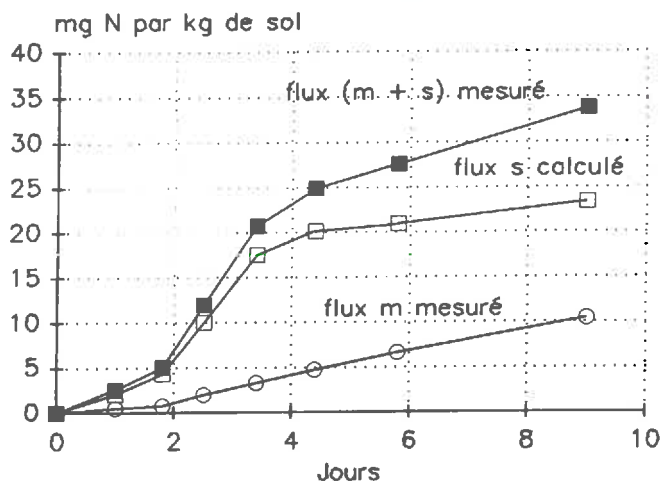


Figure 59: Evolution de la minéralisation de l'azote de la matière organique (m), de l'azote du résidu (s) et de la somme (m + s) mesurées au cours de la décomposition de résidu de seigle.

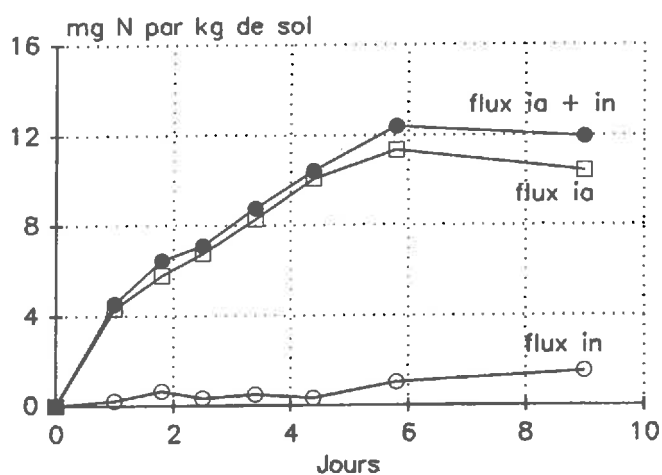


Figure 60 : Evolution de l'organisation du nitrate (in), de l'ammonium (ia) et de l'organisation totale (ia + in) au cours de la décomposition du seigle.

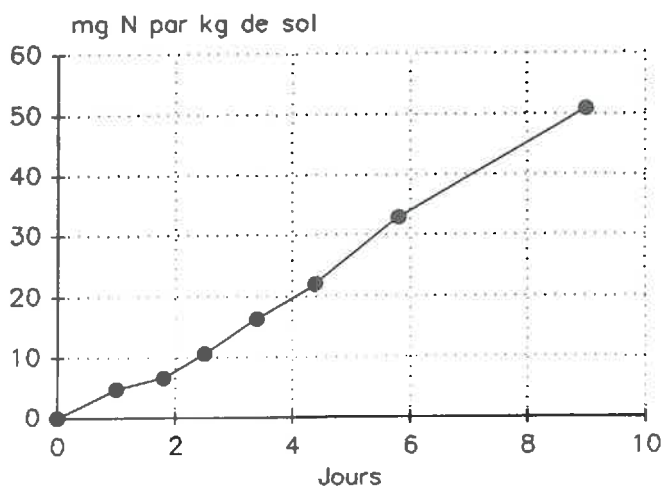


Figure 61: Evolution de la nitrification de l'azote ammoniacal au cours de la décomposition de résidu de seigle.

Pour le traitement C (apport de $^{15}\text{N-NO}_3^-$), la même tendance que le traitement sans résidu est retrouvée. Le bilan est très déficitaire au début de l'expérience et se stabilise à 80 % du ^{15}N nitrique apporté. La même explication peut être fournie pour ce traitement (dilution de l'azote nitrique marqué par l'azote ammoniacal non marqué au moment de la séparation des deux formes) et le calcul des différents flux bruts d'azote est peu modifié par une correction de l'excès isotopique du nitrate (cf § 3.1.1.).

3.2.2. Minéralisation de l'azote du résidu: flux s

La figure 59 représente l'évolution du flux m mesuré dans le sol sans résidu, du flux $m' + s$ mesuré dans le sol avec résidu et du flux s calculé par différence entre ces deux traitements pendant les 9 premiers jours. Le flux de minéralisation de l'azote du substrat (s) est très rapide au début de l'incubation: 20 mg N kg^{-1} sont minéralisés en 4.4 jours. La quantité totale d'azote minéralisé est de 23 mg N kg^{-1} à 9 jours, soit 26 % de l'azote organique total apporté par le résidu. La disparition de l'azote ammoniacal au delà de 9 jours empêche de mesurer ce flux s . Cependant, la minéralisation du substrat n'est pas complètement terminée mais serait plus lente.

3.2.3. Organisation de l'azote minéral: flux i

La figure 60 représente l'évolution de l'organisation de l'ammonium, du nitrate et de l'azote minéral total au cours de l'incubation, calculés par les formules 2 et 3, chapitre II, § 2.1.2.. L'organisation brute de l'azote minéral est importante en début d'incubation et s'élève à 12 mg N kg^{-1} au bout de 5.8 jours d'incubation. En présence des deux formes ammoniacale et nitrique, l'organisation se fait quasi-exclusivement au dépend du pool ammoniacal: 11 mg N- NH_4^+ sont organisés au bout de 5.8 jours alors que l'organisation du nitrate s'élève seulement à 1 mg N kg^{-1} de sol. Ces travaux confirment les résultats obtenus par d'autres travaux (Recous *et al.*, 1990) qui mesurent une organisation de nitrate faible au cours de l'organisation de l'ammonium.

3.2.4. Nitrification de l'ammonium: flux n

La figure 61 représente l'évolution du flux cumulé de nitrification au cours des 9 premiers jours d'incubation, calculé par dilution isotopique du compartiment nitrique initialement marqué (chapitre II, formule 6). Ce flux d'azote est intense: 50 mg N- NH_4^+ kg^{-1} sont nitrifiés en 9 jours. Ceci correspond essentiellement à la nitrification de l'ammonium apporté. Entre 9 et 29 jours, la nitrification ralentit et représente 10 mg N kg^{-1} de sol ce qui est confirmé par l'accumulation nette d'azote nitrique (tableau 18). Pendant cette période, le compartiment ammoniacal est pratiquement vide: l'azote minéralisé est aussitôt nitrifié.

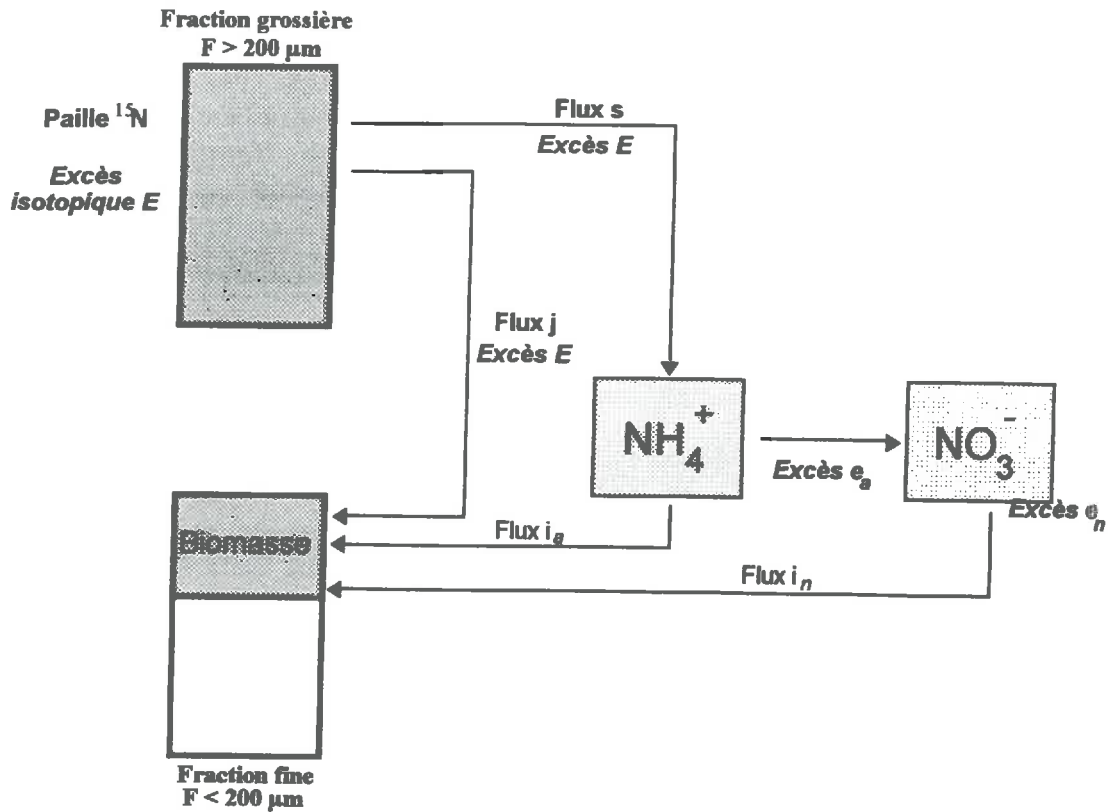


Figure 62: Devenir de l'azote du résidu marqué et flux bruts d'azote entre les différents compartiments au cours de la décomposition du résidu de seigle.

Dates (jours)	Traitement A			$(i_a + i_n)$ en mg.kg^{-1} de sol		estimation du flux J (mg.kg^{-1})	
	^{15}N organique $F < 200 \mu\text{m}$ ($\mu\text{g.kg}^{-1}$)	Excès isotopique N NH_4^+ (%)	Excès isotopique N NO_3^- (%)	Hypothèse (1):	Hypothèse (2):	Hypothèse (1):	Hypothèse (2):
0.0	0	0.038	0.203	0.0	0.0	-	-
1.0	198	0.214	0.344	4.5	9.0	6.7	6.7
1.8	329	0.317	0.329	6.4	13.4	10.8	10.5
2.5	489	0.758	0.411	7.1	14.7	15.7	15.2
3.4	633	1.260	0.518	8.8	18.7	19.7	18.5
4.4	696	1.354	0.654	10.4	20.6	19.9	18.0
5.8	701	1.299	0.849	12.4	21.9	16.9	13.7
9.0	864	0.441	1.035	11.9	21.2	18.1	13.0

C.V moyen: 5.1 %

Tableau 19: Quantités de ^{15}N organique, excès isotopiques de l'ammonium et du nitrate pour le traitement A (seigle $^{15}\text{N}^{13}\text{C}$) et estimation du flux j au cours de la décomposition de ce résidu (cf texte et figure 62)

3.2.5. Assimilation directe de l'azote organique du résidu: flux j

La méthode décrite dans le chapitre II, § 2.1.5. n'est pas utilisable pour calculer ce flux j. En effet, le flux d'organisation du NO_3^- est trop faible ($\approx 1 \text{ mg N kg}^{-1}$ de sol) pour mesurer une quantité assez importante de $^{15}\text{N-NH}_4^+$ provenant de la biomasse néoformée dans le traitement $^{15}\text{N-NO}_3^-$, après fumigation. Une trop grande variabilité des mesures empêche d'accéder à une valeur cohérente de ce flux.

Cependant, les valeurs de ^{15}N organique permettent d'accéder à une valeur approchée de ce flux. En effet, on peut se rendre compte que, dans le traitement B, plus de 97 % du $^{15}\text{N-NH}_4^+$ organisé est retrouvé dans la fraction fine ou fraction $< 200 \mu\text{m}$ (tableau 18). Ceci signifie que la quasi-totalité de la biomasse est localisée dans cette fraction fine. L'assimilation de l'azote organique du résidu par la biomasse peut être calculée en utilisant le traitement A (Seigle ^{15}N): le ^{15}N mesuré dans la fraction fine provient (1) de l'assimilation de l'azote organique du résidu et (2) de l'organisation du ^{15}N minéral (NH_4^+ ou NO_3^-) marqué issu de la minéralisation de l'azote du substrat (figure 62). Ce flux d'organisation est quantifié grâce aux traitements B et C. A ce niveau d'interprétation, il est nécessaire de rappeler que la décomposition des deux résidus étudiés n'est pas identique et entraîne une organisation nette différente (cf § 2.4). Nous avons considéré les deux hypothèses suivantes:

- (1) l'organisation de l'azote est identique pour les deux résidus (HYPOTHESE 1)
- (2) l'organisation de N minéral est estimée suivant les variations d'azote minéral entre les deux résidus testés (HYPOTHESE 2).

La quantité de ^{15}N provenant de l'organisation de l'azote minéral est calculé suivant la formule:

$$\delta(^{15}\text{N organique}) = e_a \cdot i_a + e_n \cdot i_n \quad (1)$$

avec e_i : l'excès moyen de l'azote ammoniacal (e_a) ou nitrique (e_n) et le flux d'organisation brute de ces deux ions (i_a et i_n) pendant la période d'étude.

Le $\delta^{15}\text{N}$ organique provenant du flux j est donc la différence entre le ^{15}N mesuré dans la fraction fine et le ^{15}N calculé précédemment:

$$\delta(^{15}\text{N organique}) = (^{15}\text{N org F} < 200 \mu\text{m}) - ^{15}\text{N org} \quad (2)$$

$$\text{et } \delta(^{15}\text{N organique}) = j \cdot E \quad (3)$$

Le tableau 19 présente les données et le calcul de ce flux j. Les résultats montrent que les hypothèses 1 et 2 aboutissent au même résultat: 18 à 20 mg N kg^{-1} de l'azote du résidu sont directement assimilés sous forme organique au bout de 4.4 jours d'incubation. Ceci représente 22% de l'azote total apporté.

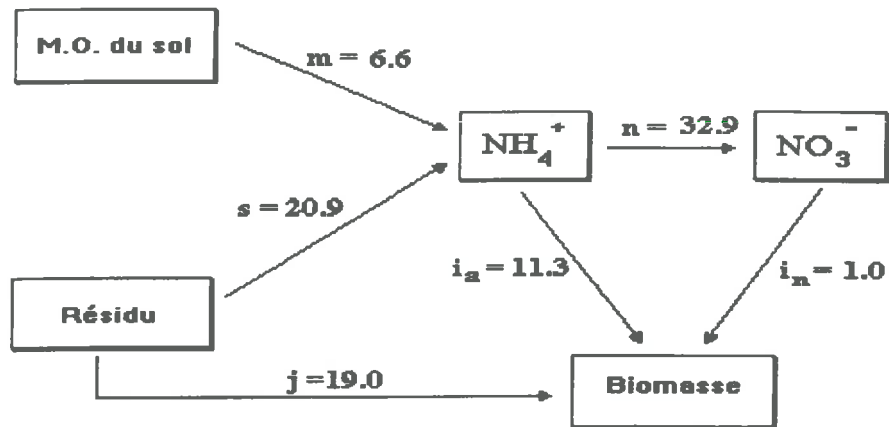


Figure 63: flux bruts cumulés de N au cours de la décomposition d'un résidu de seigle au bout de 5.8 jours d'incubation à 15 °C

Ce flux j est légèrement sous-estimé car nous ne pouvons accéder à l'azote assimilé par la biomasse néoformée et adhérente au résidu. Cette biomasse représente 3 % de la biomasse néoformée totale, cette proportion étant estimée au cours de l'organisation de l'azote minéral.

3.3 Discussion

La figure 63 montre l'ensemble des flux bruts de N mesurés au cours des 6 premiers jours de la décomposition. Les flux d'azote les plus importants seraient le flux de nitrification de l'ammonium (n), le flux de minéralisation de l'azote du résidu (s) et celui d'assimilation de l'azote organique du résidu (j). On observe une phase d'organisation nette peu importante qui résulte cependant de flux bruts de minéralisation et d'organisation intenses. Pour un tel type de résidu à faible rapport C/N (10 à 12), la phase d'organisation nette a rarement été mentionnée (Muller et Mary, 1981). Cependant, l'organisation brute se produit pendant 5 jours à 15 °C, ce qui peut nécessiter sa prise en compte dans le cas d'une modélisation de l'azote minéral du sol sur des pas de temps journaliers ou hebdomadaires. L'organisation brute représente 13.6 mg N g⁻¹ de C apporté, soit 43 % de l'organisation maximale mesurée dans le cas de la paille de blé. L'azote du résidu est une source d'azote comparable pour la biomasse: 20 % de l'azote du résidu est assimilé sous forme organique (50 % pour la paille de blé). Les besoins totaux de la microflore en N ($i + j$) seraient de 36.3 mg N g⁻¹ de C apporté.

Après la période d'organisation nette, la minéralisation brute devient supérieure à l'organisation brute et on observe une forte minéralisation nette d'azote. Le traçage isotopique permet d'estimer que près de 25 % de l'azote apporté est minéralisé par la microflore en moins de 10 jours d'incubation à 15 °C. Ces résultats sont comparables aux résultats acquis par différents auteurs (Ladd *et al.*, 1981 - Amato *et al.*, 1987 - Berg, 1988 - Janzen et Radder, 1989 - Chapot, 1990): 10 à 30 % de l'azote du résidu est minéralisé dans l'année qui suit son enfouissement. Cependant, ces résultats montrent que 25 % est minéralisé en 10 jours d'incubation. En conditions de plein champ, l'enfouissement de résidus de ce type se fait au début de l'hiver: Novembre ou Décembre. La minéralisation qui va suivre l'enfouissement de ces résidus sera de l'ordre de 10 à 20 kg N ha⁻¹ dans le mois qui suivra l'enfouissement. Au vu de ces résultats, en cas de lessivage hivernal ou de sols très drainants, l'azote utilisable par la culture qui suit un enfouissement précoce de cultures intermédiaires serait plutôt de l'azote du résidu difficilement minéralisable et/ou de l'azote de la biomasse en cours de reminéralisation. En conclusion, le triple marquage du résidu, de NH₄⁺ et de NO₃⁻ permet d'apprécier correctement les flux bruts de N. Cependant, il paraît délicat d'obtenir des résidus ¹⁵N et ¹⁴N de compositions absolument semblables et se décomposant de manière identique. Ce fait a déjà été mentionné par Darwis (1990) qui mesurait une cinétique de décomposition différente pour des résidus de maïs ¹⁵N et ¹⁴N obtenus après culture en plein champ.

4. CALCUL DES FLUX DE CARBONE

4.1. Evolution des différentes fractions biochimiques du résidu.

Nous avons tenté d'ajuster les mesures de cellulose et d'hémicelluloses effectuées au même modèle exponentiel utilisé pour les pailles de blé (cf chapitre III, § 4.1.):

$$Y = (A - A_0) e^{-kt} + A_0$$

Les ajustements non linéaires permettent de calculer les constantes suivantes:

Hémicelluloses	$k = 0.27 \pm 0.09 \text{ j}^{-1}$
	$A_0 = 108 \pm 81 \text{ mg kg}^{-1}$
Cellulose	$k = 0.15 \pm 0.03 \text{ j}^{-1}$
	$A_0 = 80 \pm 34 \text{ mg kg}^{-1}$

La constante de vitesse de disparition (k) pour les hémicelluloses est 3 fois plus forte que celle déterminée pour la paille de blé. La fraction hémicellulosique non dégradée (A_0) représenterait 13 % de la quantité initiale d'hémicelluloses. Cette fraction non dégradée représentait 33 % pour la paille de blé étudiée. De la même manière, la constante de vitesse de disparition (k) de la cellulose est 14 fois plus forte que celle calculée pour la paille de blé. La taille du compartiment cellulosique non dégradable (A_0) est semblable à celle de la paille de blé et représente 13 % de la quantité initiale de cellulose.

La comparaison des cinétiques de disparition des compartiments cellulosiques et hémicellulosiques montrent que les paramètres de décomposition du seigle sont différents de ceux mesurés pour la paille de blé. Au cours de leur étude comparative de la décomposition de différents résidus de récolte, Mary et Fresneau (1987) modélisent de la même manière l'évolution de la cellulose, des hémicelluloses et de la lignine. Les constantes de disparition calculées par ces auteurs sont très inférieures à celles mesurées ici: 3 à 8 fois moins suivant le compartiment et le résidu étudié. Elles sont par contre proches des valeurs obtenues pour le blé.

On constate que la fraction hémicellulosique "récalcitrante" varie entre les deux résidus étudiés. La nature de cette fraction non dégradable reste à définir. Dans le cas de la paille de blé, la quantification de la biomasse par le traçage ^{15}N montre que celle ci constitue rapidement une partie non négligeable du résidu. Pour le résidu de seigle, la biomasse constitue une très faible partie du résidu ré-extrait (cf § 2.1.2.). Les processus physico-chimiques et biologiques d'humification assurant la production de la matière organique peuvent être impliqués pour expliquer ces différences de compartiment non dégradable.

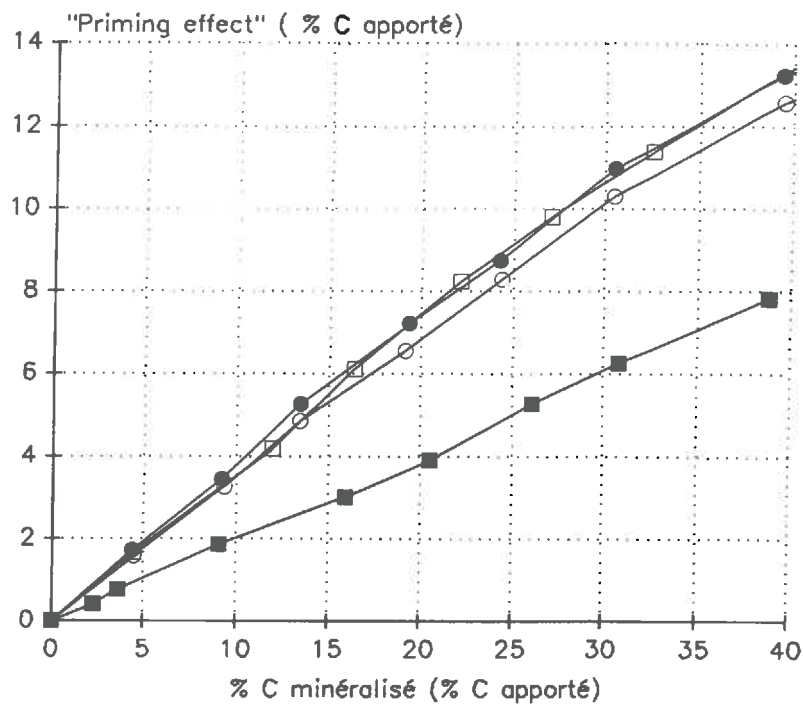


Figure 64: Comparaison du "priming-effect" carboné au cours de la décomposition de paille de blé (■) et de résidu de seigle: (□): traitement A, (○): traitement B et (●): traitement C.

Dates (jours)	Excès isotopique ^{13}C mesuré $F < 200 \mu\text{m}$ (%)	C assimilé par la biomasse (mg.kg^{-1})	Rendement d'assimilation Y_a cumulé (%)
0.0	-0.0136	0.0	-
1.0	0.0221	95.9	71.1
1.8	0.0344	127.2	49.4
2.5	0.0461	158.5	52.9
3.4	0.0584	195.2	50.5
4.4	0.0658	217.4	48.2
5.8	0.0604	204.7	42.2
9.0	0.0723	238.5	40.2
29.0	0.0644	214.6	31.6

C.V. moyen: 5.1 %

Tableau 20: Evolution de la quantité de ^{13}C mesuré dans la fraction fine, du C assimilé par la biomasse et du rendement d'assimilation cumulé pour le traitement A

4.2. Minéralisation réelle du carbone du résidu et "priming-effect" carboné

La figure 64 présente l'évolution comparative du "priming-effect" carboné pour les trois traitements A, B et C et celui mesuré pour la paille de blé. Pour le résidu de seigle, le "priming-effect" ou extra-minéralisation du carbone représente 128 à 140 mg C kg⁻¹ au bout de 30 jours d'incubation. La minéralisation réelle du carbone du résidu est, suivant les traitements, de 36 à 37 % du carbone apporté, pour une minéralisation apparente de 50 %. Le "priming-effect" est quasi proportionnel à la minéralisation apparente du carbone jusqu'à 30 % de C minéralisé: P.E. = 0.34 * C minéralisé (r² = 0.98). Comparativement à la paille de blé, cette extra-minéralisation de carbone est plus intense que celle mesurée pour la paille de blé.

Une interprétation possible du "priming-effect" est celle de Wu *et al.* (1993) qui suggèrent qu'un apport de glucose dans le sol provoque un choc osmotique qui lyse une partie de la biomasse native du sol. Cette biomasse native décroît et est rapidement décomposée (donc minéralisée) par la biomasse néoformée dans les jours qui suivent l'apport du substrat. Ce phénomène est mesuré pour une concentration de 5 mg C kg⁻¹ de sol. Les mesures de fraction soluble indiquent que la quantité de C soluble est au delà du seuil mesuré par Wu *et al.* (1993). Pour confirmer cette hypothèse, il serait nécessaire de mesurer le glucose disponible dans les résidus utilisés ou le glucose qui apparait au cours de leur décomposition.

4.3. Assimilation nette du carbone par la biomasse

4.3.1. Résultats

Comme le montrent les résultats du paragraphe 2.1.2., l'essentiel de la biomasse est localisé dans la fraction fine (fraction < 200 µm). A partir des mesures de ¹³C organique, nous avons estimé la quantité de carbone assimilé par la biomasse et le rendement d'assimilation Ya. Le tableau 20 présente les résultats pour le traitement A et la figure 65 représente l'évolution du rendement d'assimilation apparent en données cumulées et pour les trois traitements. Nos résultats indiquent que 5.0 ± 0.2 % du ¹³C apporté se retrouve dans la fraction fine au temps 0. Le carbone du résidu est assimilé ensuite par la biomasse pour atteindre une quantité maximale de 238 (traitement A), 206 (B) et 201 (C) mg C kg⁻¹ de sol au neuvième jour d'incubation. Ceci représente 23 à 28 % du C apporté suivant les traitements. Entre le 9^{ème} et le 29^{ème} jour, on observe alors une décroissance de la quantité de C assimilé dans les trois traitements.

L'accumulation nette est plus rapide et plus importante pour le traitement A (seigle ¹⁵N) que pour les traitements B et C (seigle ¹⁴N). Cependant, comme la minéralisation du carbone est également plus rapide dans ce traitement, le rendement apparent d'assimilation est équivalent à celui calculé pour les traitements B et C. Les cinétiques d'évolution du rendement apparent cumulé d'assimilation du carbone ne sont pas

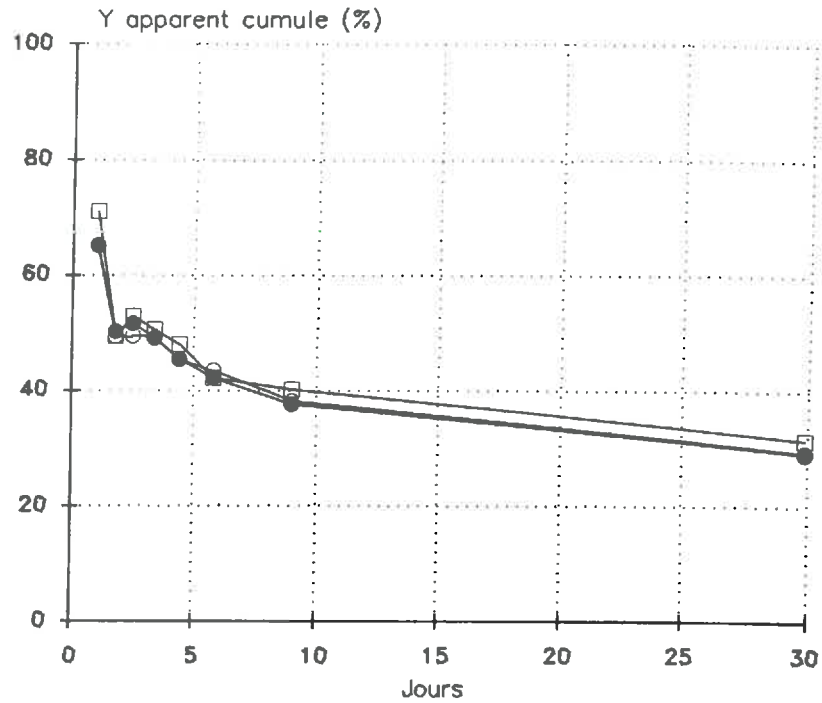


Figure 65: Evolution du rendement apparent cumulé d'assimilation du carbone pour le traitement A (□), le traitement B (●) et le traitement C (●).

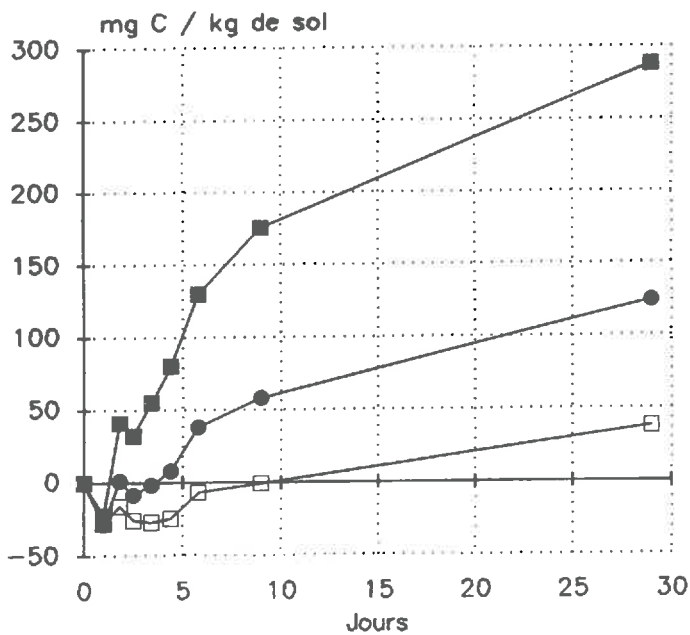


Figure 66: Flux cumulé de recyclage du carbone en fonction du rendement d'assimilation $Y = 0.60$ (□), $Y = 0.50$ (●) et $Y = 0.40$ (■) au cours de la décomposition du seigle.

	Yb = 0.60	Yb = 0.50	Yb = 0.40
flux a1	407	339	271
flux m1	271	339	406
flux a2	288	124	38
flux m2	192	124	57

Tableau 21: Flux bruts cumulés de carbone a1, a2, m1 et m2(en mg C par kg de sol) au cours de la décomposition du seigle après 30 jours d'incubation - Traitement A.

significativement différentes pour les trois traitements: le rendement moyen décroît de 0.68 à 0.29 (figure 65).

4.3.2. Assimilation et recyclage du carbone

Nous avons calculé les flux d'assimilation et de minéralisation associés à la décomposition du résidu: a1 et m1 et au renouvellement de la biomasse: a2 et m2 (tableau 21). La figure 66 présente, pour le traitement A, le flux cumulé de recyclage du carbone (a2) pour trois valeurs de rendement d'assimilation du carbone ($Y_b = Y_r$) de 0.6, 0.5 et 0.4. Le flux a2 le plus important est obtenu, comme pour les expériences précédentes, pour un rendement d'assimilation de 0.60. Il atteindrait 288 mg C kg⁻¹ de sol au bout de 30 jours. Ce recyclage interviendrait très tôt: 2 jours pour $Y_b = Y_r = 0.60$, 4 jours pour 0.50 et 9 jours pour 0.40. Sur la base des temps de demi-vie des bactéries dans le sol, il n'est pas possible d'écarter a priori l'une ou l'autre des valeurs de rendement d'assimilation. Cependant, le recyclage toujours négatif pendant les 9 premiers jours de l'incubation pour $Y_b = Y_r = 0.40$ suggère que le rendement d'assimilation serait donc plus élevé que 0.40.

4.3.3. Flux d'azote au cours du renouvellement de la biomasse

De la même manière que pour les expériences précédentes, il est possible de calculer le rapport C/N de la biomasse néoformée (rapport R_b). Le tableau 22 présente le résultat de ce calcul en données cumulées. Le rapport C/N de la biomasse néoformée dans la première phase de la décomposition (0-3.4 jours) est de 5.

Le flux cumulé d'azote associé au renouvellement de la biomasse (N_r), calculé pour trois valeurs de Y_r , est représenté figure 67. Il représenterait, à la fin de l'incubation, de 22 à 98 mg N kg⁻¹ respectivement pour $Y_b = Y_r = 0.40$ à 0.60. Le flux d'azote associé au flux a2 de recyclage du carbone (flux N_{r2}) varierait entre 9 et 59 mg N kg⁻¹ ($N_{r2} = N_r \cdot (1 - Y_b)$). La phase d'organisation nette étant très rapide, il n'est pas possible de calculer simplement la part de N_r impliqué dans l'assimilation primaire (N_{r1} associé à a1) et celle libérée sous forme minérale (N_{r3}).

Dates (jours)	Flux (ia + in) (mg N.kg ⁻¹)	Flux j (mg N.kg ⁻¹)	C assimilé (mg C.kg ⁻¹)	Rapport C/N biomasse
0.0	0.0	.0	0.0	5.2
1.0	7.1	6.7	71.3	3.8
1.8	9.4	10.8	77.1	4.2
2.5	10.7	15.7	111.1	4.9
3.4	12.6	19.7	157.7	5.0

Moyenne: 5.0

Tableau 22: Calcul du rapport C/N de la biomasse néoformée au cours de la décomposition de résidu de seigle

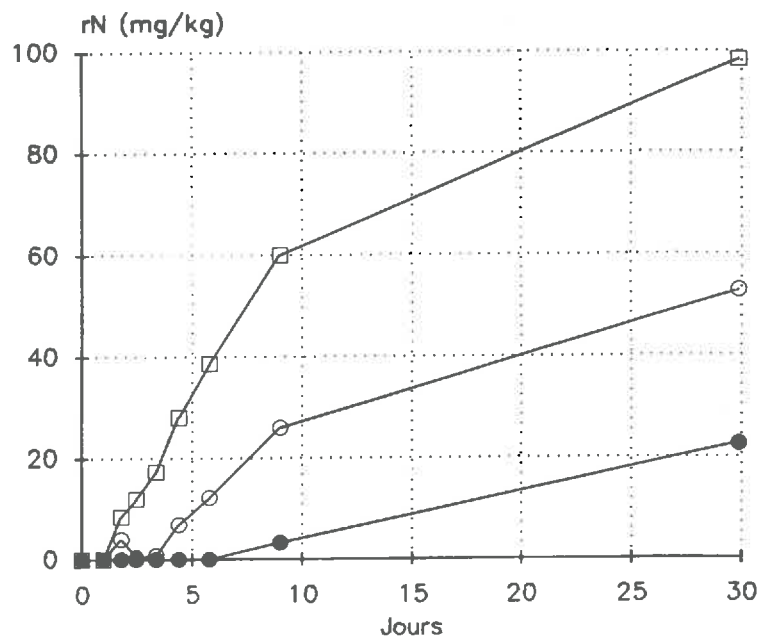


Figure 67: Flux d'azote associé au renouvellement de la biomasse (Nr) au cours de la décomposition du seigle avec un rendement d'assimilation du carbone de 0.60 (□), 0.50 (○) et 0.40 (●).

5. DISCUSSION

Flux d'azote

Cette expérience a permis de suivre la décomposition d'un résidu jeune de type culture intermédiaire. L'utilisation croisée de trois traitements marqués au ^{15}N : ^{15}N -résidu, $^{15}\text{N-NH}_4^+$ et $^{15}\text{N-NO}_3^-$ a permis de quantifier les flux bruts de N.

Pour ce résidu de seigle, l'organisation brute de l'azote minéral se produit rapidement et atteint 13.6 mg N g^{-1} de C, soit 43 % de l'organisation brute mesurée pour des pailles de blé ou des résidus de maïs (Darwis, 1990). Malgré le très faible rapport C/N de ce résidu, on constate une phase d'organisation nette brève mais significative. La proportion d'azote du résidu minéralisé est assez faible: 26 % en 10 jours d'incubation. Une proportion équivalente de l'azote du résidu a été assimilé par la microflore du sol: 25 % de l'azote apporté, soit 20 mg N kg^{-1} de sol. Les flux bruts de minéralisation et d'organisation sont très importants pendant les 10 premiers jours de la décomposition. Des intervalles très courts entre chaque prélèvement (moins de 1 jour) étaient donc nécessaires pour mesurer correctement ces flux au cours de la décomposition.

Une difficulté a résidé dans le fait que les deux résidus étaient différents au niveau de leur composition: teneur en N, N minéral et fraction soluble. Ces différences sont liées aux conditions de culture et ont une incidence non négligeable sur leur cinétique de la décomposition et la dynamique de l'azote et du carbone dans le sol.

Les besoins en N (flux $i + j$) de la microflore sont de 36.3 mg N g^{-1} de C. Ces besoins sont supérieurs à ceux mesurés au cours de la décomposition de la paille de blé. Ceci serait essentiellement dû au développement d'une microflore possédant un rapport C/N plus faible ($C/N \approx 5$) que celle décomposant la paille ($C/N \approx 8$). La microflore décomposant ce résidu de seigle serait une microflore à dominante bactérienne, sans doute en raison de la présence d'une fraction soluble très importante (près de 50 % de la matière sèche totale). L'estimation du rapport C/N de cette microflore est conforme aux valeurs rapportées par Dendooven (1990) et à celle calculée par Mary *et al.* (1993) pour le mucilage, substrat contenant une forte quantité de composés solubles.

Nous avons tenté d'estimer les flux d'azote associés au renouvellement de la biomasse microbienne. Ce recyclage serait plus précoce que pour le blé (figure 67). Les flux d'azote associés au recyclage seraient plus intenses. Ceci est expliqué par un rapport C/N de la biomasse néoformée plus faible que celle mesurée au cours de la décomposition de la paille de blé. (Nr). Les besoins en N de la microflore B ($i+j+Nr1$)/ml seraient de 250 mg N g^{-1} C du résidu minéralisé, soit B' égal à 100 mg N g^{-1} C du résidu décomposé pour un rendement d'assimilation du carbone de 0.60.

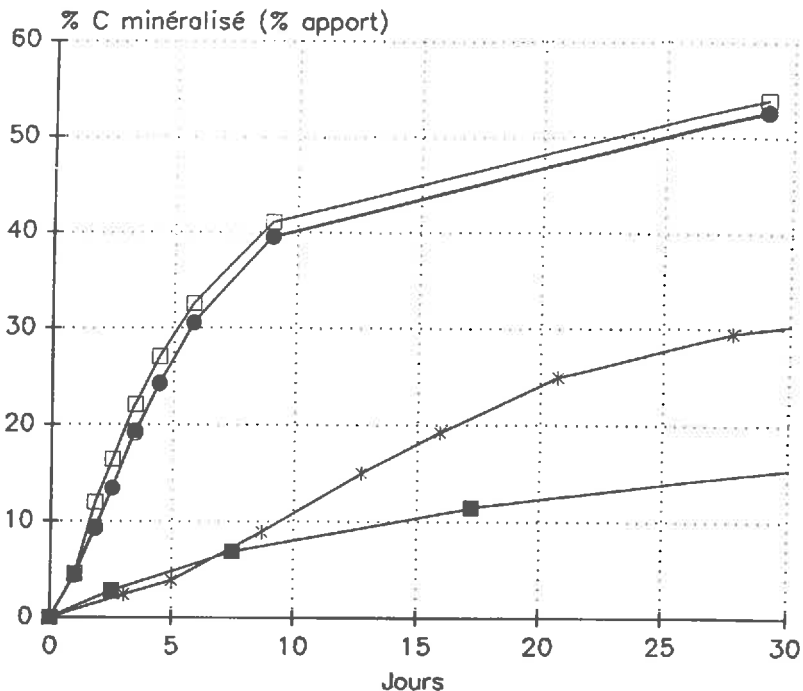


Figure 68: Evolution de la minéralisation apparente du carbone au cours de la décomposition de paille de blé en conditions d'azote minéral limitant (■), non limitant (★) et pour les résidus de seigle: traitement A (□), B (●) et C (○).

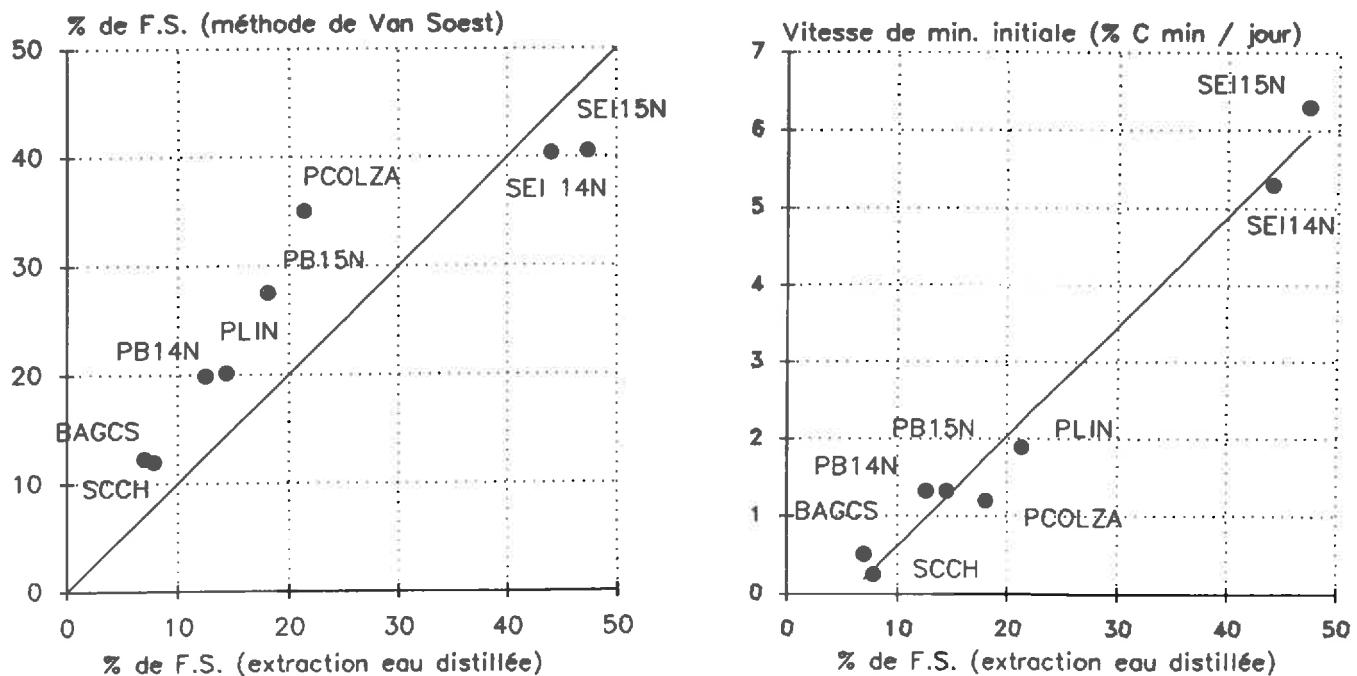


Figure 69 A: Comparaison entre la taille de la fraction soluble (F.S.) mesurée par méthode de Van Soest et Wine (1967) et extraction à l'eau distillée (1 g de matériel végétal dans 80 g H₂O) et B: relation entre la vitesse de minéralisation initiale du carbone et taille de la fraction soluble mesurée par extraction à l'eau distillée.

Légende: SCCH: Sciure de chêne - BAGCS: Bagasse de canne à sucre - PB 14N: Paille de blé ¹⁴N - PB 15N: Paille de blé ¹⁵N - PLIN: Paille de lin - PCOLZA: Paille de colza - SEI14N: Résidu de seigle ¹⁴N - SEI15N: Résidu de seigle ¹⁵N.

Minéralisation et décomposition du carbone

La figure 68 présente la minéralisation apparente cumulée du carbone au cours de la décomposition des deux résidus de seigle et de la paille de blé en conditions non limitantes et limitantes en N minéral. La minéralisation du carbone du seigle est beaucoup plus rapide que celle de la paille de blé: 3.5 à 4 fois plus rapide.

Nous avons comparé la minéralisation initiale du carbone en fonction de la taille de la fraction soluble pour différents types de résidus étudiés précédemment par Mary et Fresneau (1987) et pour les quatre résidus utilisés au cours de nos expériences (figure 69). Cette fraction soluble peut être estimée par extraction dans l'eau ou par extraction par un détergent neutre (méthode de Van Soest et Wine, 1967). Les résidus utilisés: paille de blé, de lin ou de colza, bagasse de canne à sucre et sciure de chêne proviennent contrairement aux résidus de seigle, de plantes ayant terminé leur cycle de développement. Pour ces résidus de végétaux à maturité, la fraction soluble mesurée par méthode Van Soest et Wine est plus importante que celle mesurée par extraction dans l'eau distillée (figure 69). Cette tendance s'inverserait pour les résidus de seigle où la fraction soluble dans l'eau est un peu plus importante que celle mesurée par méthode de Van Soest. La vitesse de minéralisation initiale est mieux corrélée à la taille de la fraction soluble du résidu mesurée dans l'eau distillée ($r^2 = 0.97$) qu'à celle déterminée par la méthode de Van Soest et Wine ($r^2 = 0.87$).

Au niveau agronomique, ces résultats sont en accord avec les connaissances disponibles. La décomposition de ce résidu de seigle dans les sols est très rapide et la minéralisation de l'azote apporté est intense pendant les premiers jours de la décomposition. Cependant, l'organisation d'azote minéral est rarement mentionnée. Ce flux (i), bien que transitoire, peut mettre en jeu 15 kg N minéral par tonne de C incorporé. La minéralisation de l'azote organique du résidu est intense dès son enfouissement: l'équivalent de 30 kg N t⁻¹ de C est libéré en 30 jours. Ce type de résidu, incorporé au début de l'hiver (destruction au stade tallage), pourrait contribuer à une production non négligeable et précoce d'azote minéral et à une accumulation de nitrate susceptible d'être lessivé pendant la phase de drainage. La minéralisation intense représente 25 % de l'azote du résidu, le reste étant minéralisé beaucoup plus lentement car incorporé sous forme de N-biomasse. Ceci explique les faibles pourcentages de recouvrement de l'azote d'un résidu, sous forme minérale ou absorbé par des cultures implantées ultérieurement, mesurés par Ladd *et al.* (1981), Berg (1988) ou Chapot (1990).

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Nous avons étudié, dans ce travail, la décomposition en conditions contrôlées de résidus végétaux dans les sols. Un premier objectif était de mesurer simultanément les flux bruts d'azote et de carbone impliqués au cours de la décomposition, afin de dégager les relations existant entre la dynamique de l'azote et celle du carbone. Un second objectif était d'étudier ces flux bruts lorsque la disponibilité en N variait, soit au travers de variations d'azote minéral, soit en faisant varier l'azote apporté par le résidu. En fait, ceci nous a amené à faire varier la disponibilité en N minéral et la nature du résidu. L'outil d'étude privilégié pour mesurer ces flux bruts a été le double traçage isotopique ^{15}N et ^{13}C , qui nous a permis de calculer ou d'estimer la plupart des flux bruts de C et de N dans ces différentes situations.

EFFET DE LA NATURE DU RESIDU

Nos travaux confirment l'importance de la nature des résidus végétaux sur les différents paramètres de la décomposition. L'incorporation d'un résidu jeune (seigle) entraîne une décomposition rapide de ce résidu. La paille de blé se décompose avec une vitesse trois à quatre fois moindre. Les différentes fractions biochimiques (fraction soluble, hémicelluloses, cellulose et lignine) ne sont pas décomposées à la même vitesse ce qui conduit globalement à une décomposition différente selon les proportions initiales des différents constituants du résidu. De plus, les constituants interagissent entre eux: la vitesse de décomposition d'un constituant (hémicelluloses, cellulose) n'est pas la même pour les deux résidus testés. La prise en compte de la nature du résidu dans les modèles (Molina *et al.*, 1981 - Van Veen *et al.*, 1985 - etc...) est, pour l'instant, décrite par la vitesse de décomposition de chaque constituant. Ceci apparaît sans doute devoir être plus complexe.

La dynamique de l'azote minéral qui est associée à la décomposition de ces résidus sont aussi très différentes. La paille de blé engendre une organisation intense et prolongée de l'azote minéral. Le potentiel d'organisation de la paille ($31.5 \text{ mg N g}^{-1} \text{ C}$ apporté) est similaire à celui mesuré pour des résidus de maïs (Darwis, 1990) ou à celui mesuré pour le blé en conditions de plein champ et d'azote minéral non limitant (Darwis, 1993). Une extrapolation de ces résultats permet de calculer une organisation nette potentielle de 100 kg N ha^{-1} pour une incorporation de $8 \text{ t MS paille ha}^{-1}$.

Le résidu de seigle entraîne lui, une organisation nette faible et fugace de l'azote minéral. Cependant, le traçage isotopique montre que l'organisation brute est forte pour ce type de résidu: $20 \text{ mg N g}^{-1} \text{ C}$ apporté. Simultanément à cette organisation, la minéralisation de l'azote du résidu est importante: l'équivalent de $30 \text{ mg N g}^{-1} \text{ C}$ apporté est minéralisé dans le mois qui suit l'enfouissement, soit 40 % de l'azote apporté initialement.

Ces résultats montrent bien les effets nets de chacun de ces résidus sur la dynamique de l'azote: organisation pour la paille et minéralisation pour le seigle. Ceci a des conséquences directes sur la gestion de l'interculture. La décomposition de la paille de blé entraînera un "piégeage" d'assez fortes quantités d'azote minéral du sol. La décomposition d'un résidu de type culture intermédiaire comme le seigle entraînera une libération partielle mais rapide de l'azote qu'il contient après son enfouissement.

La décomposition de ces résidus semble être réalisée par une microflore microbienne différente. En conditions non limitantes en N minéral, la biomasse microbienne qui décompose la paille de blé a un rapport C/N de 8 alors que celle qui décompose le résidu de seigle serait une microflore essentiellement bactérienne avec un rapport C/N voisin de 5. Cette microflore bactérienne aurait donc des besoins plus élevés en N que la microflore décomposant la paille de blé. Ceci explique que, malgré le très fort apport d'azote par le seigle, la quantité d'azote libérée par la microflore reste modérée: 20 mg N kg⁻¹ pour un apport initial d'environ 80 mg N kg⁻¹ de sol.

EFFET DE LA DISPONIBILITE EN N MINERAL

La disponibilité en azote minéral du sol induit une forte variation de la dynamique de la décomposition du résidu. La disparition de l'azote minéral dans le sol entraîne un ralentissement mais pas un arrêt de la décomposition. L'organisation d'azote par la microflore se trouve également modifiée. La quantité d'azote mise en jeu par unité de carbone décomposée est de 50 % inférieure environ à celle mesurée en conditions non limitantes. Ceci pourrait correspondre à l'apparition d'une microflore qui s'adapterait à un milieu pauvre en azote minéral et qui posséderait un rapport C/N plus élevé (estimé à 15) qu'en conditions non limitantes en N minéral.

L'estimation des flux de recyclage que nous avons faite suggère que le flux d'azote associé au renouvellement de la biomasse pourrait être plus important en cas d'absence d'azote minéral dans le milieu. La microflore subirait un renouvellement plus rapide, ce qui permettrait de continuer à décomposer le carbone du substrat en recyclant l'azote. Ce serait donc la vitesse de renouvellement de la biomasse qui déterminerait en grande partie la vitesse de décomposition du substrat.

Notre travail ne permet pas de conclure définitivement sur l'importance relative de ces deux hypothèses: apparition d'une microflore ayant des besoins plus faibles en N ou renouvellement plus rapide de la microflore. Quel que soit le mécanisme, l'assimilation d'azote par la biomasse apparaît nettement plus faible lorsque l'azote minéral est présent à une faible concentration dans la zone où s'effectue la décomposition. On peut

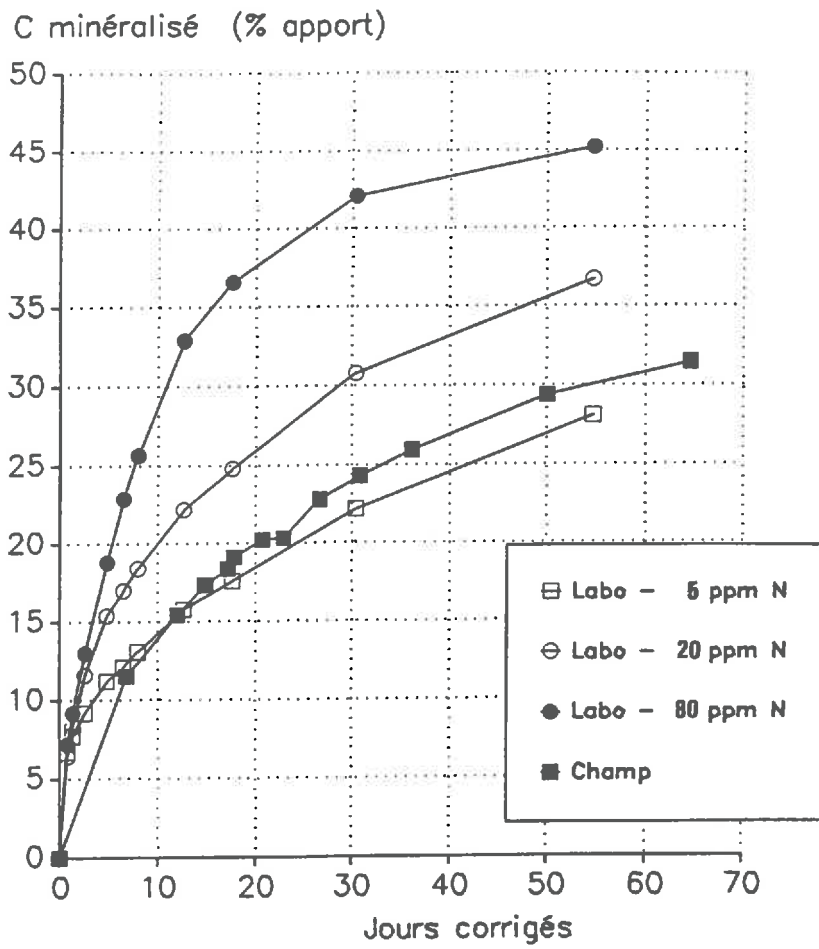


Figure 70: Minéralisation cumulée du carbone de la paille de blé incubée en conditions contrôlées avec trois quantités d'azote minéral dans le sol et la même paille en plein champ (Darwis, 1993). Le temps est exprimée par équivalent-jour à 25 °C.

s'interroger sur l'importance de ce mécanisme au champ. Nous avons vu que les quantités d'azote mises en jeu par unité de carbone décomposé sont importantes, ce qui signifie que, dans de nombreux cas, l'azote minéral sera le un facteur limitant de la décomposition dans la couche de sol où sont incorporés les résidus. C'est ce qu'a montré les travaux de Darwis (figure 70). Une modification des relations entre carbone et azote telle que nous l'avons observé expliquerait les faibles quantités d'azote organisés au cours de la décomposition du blé en plein champ (Darwis, 1993).

Ce contrôle de la décomposition par la disponibilité en N minéral peut être envisagé à plusieurs niveaux. Différents travaux sur la répartition spatiale des résidus de récolte (Thevenet, 1987 - Haran, 1992) montrent que la répartition des résidus sur le sol après passage d'une moissonneuse batteuse équipée d'un broyeur est très hétérogène. Cela entraîne une répartition hétérogène des résidus dans le sol. Ceci permet de concevoir l'existence probable de zones où la décomposition sera limitée par la disponibilité en N minéral et d'autres où la décomposition sera indépendante de ce facteur. D'autres facteurs édaphiques (eau, tassement du sol) sont susceptibles de limiter la disponibilité de l'azote minéral autour du résidu en décomposition.

Ceci montre l'importance de la disponibilité en N minéral et la nécessité de la prendre en compte au cours d'une modélisation fine permettant d'estimer correctement la dynamique de l'azote minéral dans le sol.

RELATIONS CARBONE - AZOTE ET ELEMENTS DE MODELISATION

Un objectif attendu de notre travail était de fournir un certain nombre d'éléments susceptibles d'être intégrés dans des modèles de transformation du carbone et de l'azote dans le sol.

Les premiers éléments sont les constantes de vitesses de décomposition des fractions cellulosesiques et hémicellulosiques des deux résidus végétaux étudiés. Dans un premier temps, il est possible d'utiliser une valeur moyenne de vitesse de disparition de chaque constituant. Cependant, Une analyse biochimique plus fine serait nécessaire pour bien comprendre les interactions entre les constituants du résidu au niveau de l'architecture moléculaire, cellulaire et tissulaire de ces composés.

Le traçage isotopique a permis de chiffrer la contribution de l'azote contenu dans le résidu aux besoins totaux en N. La figure 71 présente l'assimilation totale d'azote (flux $i + j$) par unité de C du résidu minéralisé (flux m_1) pour les trois situations testées. Cette assimilation est un peu différente dans le cas de la décomposition du résidu de seigle et de la paille de blé en conditions non limitantes en N. De plus, elle

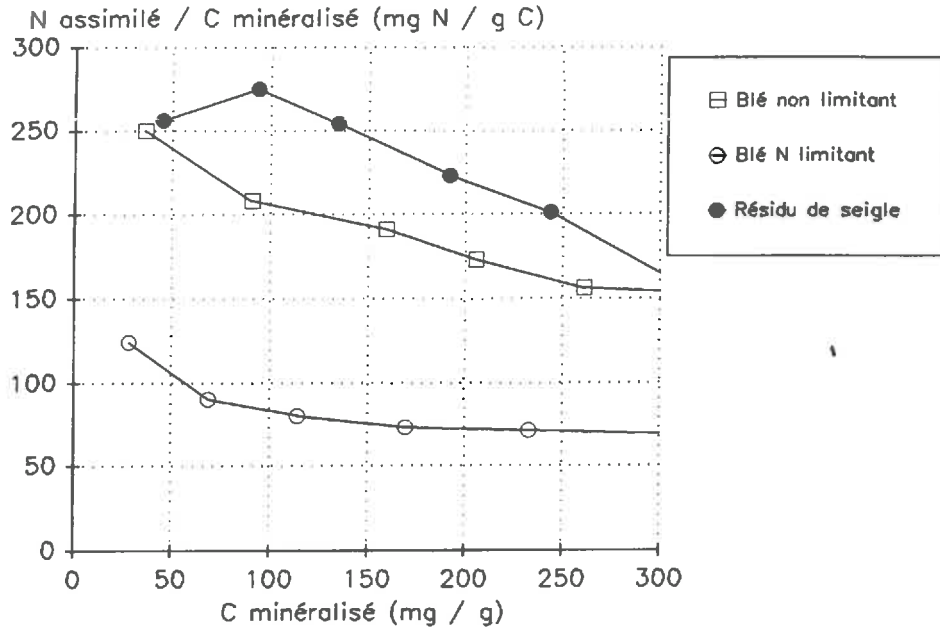


Figure 71: Evolution du rapport N assimilé / C minéralisé soit $(i + j)/m1$ en fonction du taux de minéralisation apparent du carbone pour les trois expériences.

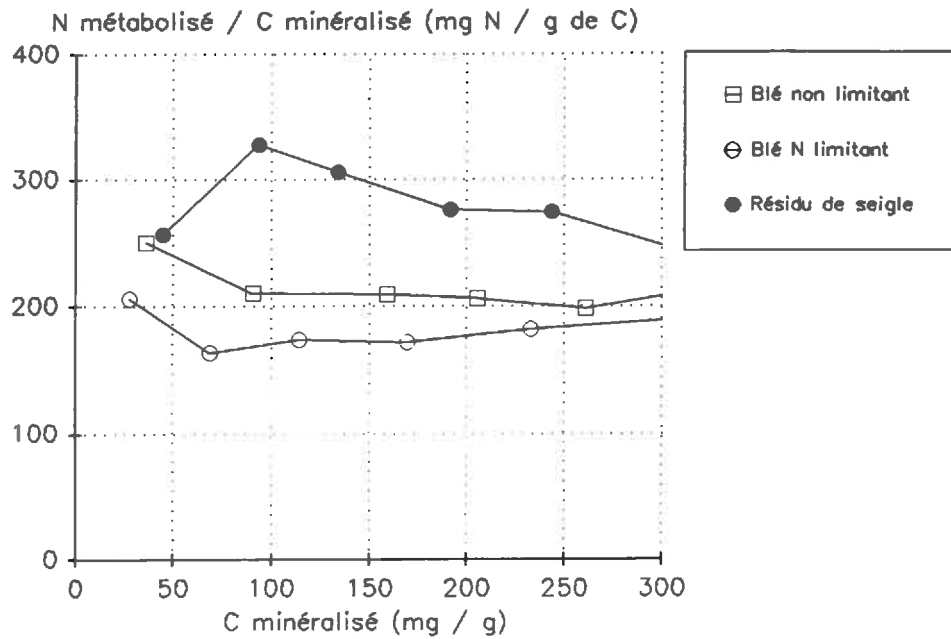


Figure 72: Evolution du rapport N métabolisé / C minéralisé soit $(i + j + Nr1)/m1$ en fonction de la minéralisation apparente du carbone au cours des trois expériences.

diminue fortement au cours de la décomposition. Elle est nettement plus faible pour la paille de blé en conditions limitantes en N minéral.

En s'appuyant sur nos estimations du renouvellement du carbone de la microflore, le flux d'azote associé au renouvellement de la biomasse serait important. Ce flux (Nr_1) devrait alors être pris en compte pour définir les besoins en azote au cours de la décomposition. La figure 72 représente la somme des flux de N mesurés ($i + j + Nr_1$) par unité de carbone du substrat minéralisé (flux m_1) pour les trois traitements. Le recyclage de l'azote est calculé avec un rendement d'assimilation du carbone ($Y_b = Y_r$) de 0.60 et le C/N de la biomasse est supposé égal à 8 pour la paille de blé quelle que soit la disponibilité en N minéral. Cette figure montre que les besoins en N par unité de C minéralisé seraient à peu près constants au cours de la décomposition et peu différents pour la paille de blé, quelle que soit la disponibilité en N minéral: environ 200 mg N g^{-1} de C minéralisé soit 80 mg N par g de C décomposé. Pour le résidu de seigle, ces besoins sont plus fort: environ 300 mg N g^{-1} C minéralisé en moyenne soit 120 mg N g^{-1} C décomposé. Cette différence entre les deux résidus est liée au rapport C/N de la biomasse, rapport plus faible au cours de la décomposition des résidus de seigle.

Ce résultat est un résultat important pour la modélisation. Sous réserve de vérifier les hypothèses faites sur le rapport C/N de la biomasse et le rendement d'assimilation du carbone, on peut estimer des besoins en azote constants pour un résidu donné au cours de la décomposition du carbone. Cependant, il n'est pas exclu que ce rendement d'assimilation puisse varier au cours de l'incubation, notamment au cours des phases avancées de la décomposition (cf chapitre III, § 4.3.3.) et être différent suivant la nature du résidu.

La disponibilité en N minéral et la nature des résidus entraîneraient donc dans les deux cas le développement d'une biomasse différente, ayant notamment des rapports C/N différents. L'effet de la nature du résidu serait à intégrer dans la modélisation, d'une part pour la dynamique du carbone par des vitesses de décomposition affectées à chaque constituant du résidu et pour la dynamique de l'azote une modification du rapport C/N de la biomasse. La disponibilité en N minéral pourrait influencer sur ce rapport C/N et/ou le renouvellement de la biomasse au cours de la décomposition (cf figure 73).

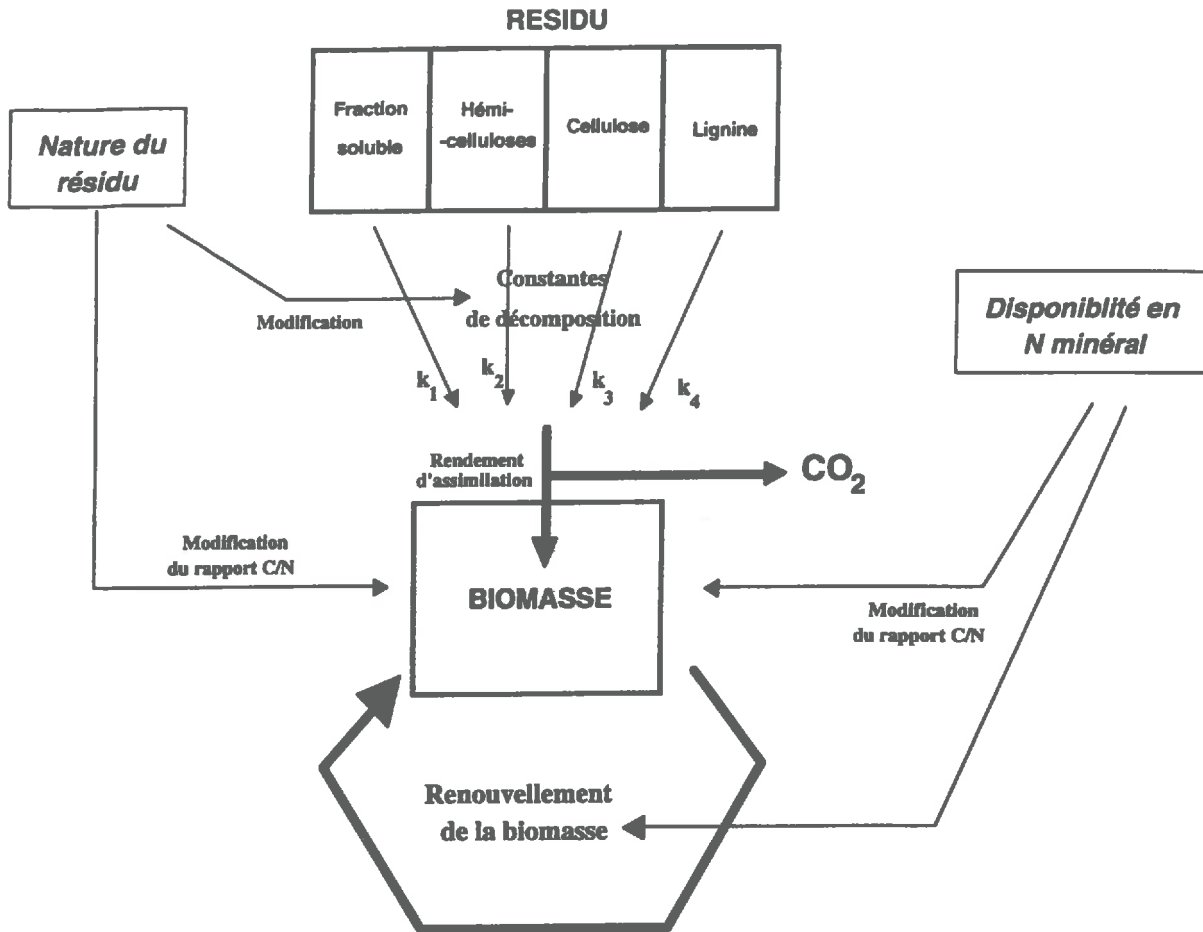


Figure 73: Modèle d'actions possibles de la disponibilité en N minéral et de la nature du résidu au cours de la décomposition par la microflore du sol.

PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Il serait nécessaire de vérifier la valeur de ces différents paramètres en situations réelles de plein champ. Nos travaux vont contribuer à paramétrer un modèle de transformations couplées entre C et N actuellement en cours de réalisation (Mary, travaux en cours). Ce modèle et ses différents paramètres sera testé sur une expérimentation en plein champ (Neel et Aita, travaux en cours).

La mesure de l'assimilation du carbone a été appréciée indirectement par séparation granulométrique des résidus et du sol et par un certain nombre d'hypothèses de calculs. Ceci supposait que tout le carbone organique récemment incorporé dans la fraction fine du sol était du carbone microbien. Il sera nécessaire de mesurer directement le carbone de la biomasse par technique de fumigation-extraction (Brookes *et al.*, 1985). La détermination du C soluble et de son excès isotopique ^{13}C nécessaire à cette estimation de la biomasse (méthodologie en cours de mise au point) sera effectuée et permettra de confirmer ou non nos résultats. Pour les mêmes raisons, ces déterminations permettront de calculer plus précisément le rendement d'assimilation du carbone, que ce soit pendant la décomposition du résidu mais aussi au cours du recyclage de la biomasse. Ces deux éléments: C-biomasse et rendement d'assimilation, qui sont des paramètres centraux des modèles de biotransformation, sont certainement les paramètres les plus difficiles à mesurer à l'heure actuelle.

Enfin, s'il est nécessaire de confirmer ces résultats par le même type de mesure en conditions de plein champ, il est important de signaler qu'un autre facteur important de contrôle de la décomposition est le contact entre le sol et le résidu. Notre système expérimental nous a permis d'optimiser ce facteur par broyage fin et mélange homogène du résidu avec le sol. La répartition hétérogène des pailles dans le sol et le fractionnement physique aboutissent en plein champ à la présence de morceaux de grande taille répartis de façon très hétérogène dans le sol. Il apparaît donc nécessaire d'étudier ce facteur résultant, d'une manière complexe, de la nature physique et chimique du résidu, des propriétés physiques du sol et des différentes techniques d'enfouissement utilisées.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS T., LAUGHLIN R.J. (1981). The effects of agronomy on the carbon and nitrogen contained in the soil biomass. *J. of Agric. Sci., Cambridge*, 97, 319-327.
- AHMAD Z., YAHIRO Y., KAI H., HARADA T. (1972). Factors affecting immobilization and release of nitrogen in soil and chemical characteristics of the nitrogen newly immobilized. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 19 (4), 287-298.
- ALEXANDER M. (1977). Introduction to soil microbiology. Second edition. *Ed Wiley J.*, New York.
- ALLISON F.E. (1955). Does nitrogen applied to crop residues produce more humus?. In *Proceedings of the Soil Science Society of America*, 19, 210-211.
- AMATO M., LADD J.N., ELLINGTON A., FORD G., MAHONEY J.E., TAYLOR A.C., WALSGOTT D. (1987). Decomposition of plant material in Australian soils. IV - Decomposition in situ of ^{14}C - and ^{15}N -labelled legume and wheat materials in a range of southern Australian soils. *Austr.J. Soil Res.*, 25, 95-105.
- AMBERGER A. (1981). Dicyandiamide as a nitrification inhibitor. In *Proceedings of the technical workshop on dicyandiamide*, Muscle Shoals, Alabama, December, 3-17.
- ANDREUX F.G., CERRI C.C., EDUARDO B.D.P., CHONE P. (1990). Humus contents and transformations in native and cultivated soils. *The Science of the Total Environment*, 90, 249-265.
- AZAM F., HAIDER K., MALIK K.A. (1985). Transformation of ^{14}C labelled plants components in relation to the immobilization and remineralization of ^{15}N fertilizer. *Plant and Soil*, 86, 15-26.
- BAKKEN L.R. (1986). Microbial growth, assimilation and mineralization of carbon and nitrogen during decomposition of barley straw. *Scientific Reports of the Agricultural University of Norway*, 14, 1-14.
- BALESDENT J., MARIOTTI A., GUILLET B. (1987). Natural ^{13}C abundance as a tracer for studies of soil organic matter dynamics. *Soil, Biol. and Biochem.*, 19 (1), 25-30.
- BALESDENT J., BALABANE M. (1992). Maize root-derived soil organic carbon estimated by natural ^{13}C abundance. *Soil Biol. Biochem.*, 24 (2), 97-101.
- BARRACLOUGH D. (1991). The use of mean pool abundances to interpret ^{15}N tracer experiments. I- Theory. *Plant and Soil*, 131, 86-96.
- BAUGNET M. (1989). Suivi à l'aide de traceurs isotopiques des évolutions du carbone et de l'azote après incorporation de résidus végétaux. Mémoire de fin d'études, E.N.I.T.A. de Dijon, 32 p.
- BERG B. (1988). Dynamics of nitrogen (^{15}N) in decomposing scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VI. *Can. J. Bot.*, 66, 1539-1546.

- BILLES G., GANDAIS-RIOLLET N., BOTTNER P. (1986). Effet d'une culture de graminée sur la décomposition d'une litière végétale marquée au ^{14}C et ^{15}N , dans le sol, en conditions contrôlées. *Acta oecol./Oecol. Plant.*, 7 (21), 273-286.
- BILLES G., BOTTNER P., GANDAIS-RIOLLET N. (1988). Effet des graines de graminées sur la minéralisation nette de l'azote du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 25 (3), 261-277.
- BJARNASON S. (1988). Calculation of gross nitrogen immobilization and mineralization in soil. *J. Soil Sci.*, 39, 393-406.
- BONDE T.A., CHRISTENSEN B.T., CERRI C.C. (1992). Dynamics of soil organic matter as reflected by natural ^{13}C abundance in particle size fractions of forested and cultivated oxisols. *Soil Biol. Biochem.*, 24 (3), 275-277.
- BOWEN R.M., HARPER S.H.T. (1989). Fungal populations on wheat straw decomposing in arable soils. *Mycol. Res.*, 93 (1), 47-54.
- BOTTNER P., SALLIH Z., BILLES G. (1988). Root activity and metabolism in soils. *Biol. Fertil. Soils*, 7, 71-78.
- BRELAND T.A. (1992). Mineralization of ^{15}N from plants materials with high and low C:N ratio with and without growing plants. *Proceedings of 7th Nitrogen Workshop*, Edimbourg, p 41.
- BREMER E., VAN KESSEL C., (1990). Extractibility of ^{14}C and ^{15}N following addition of variable rates of labelled glucose and $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ to soil. *Soil Biol. Biochem.*, 22 (5), 707-713.
- BREMNER J.M. (1965). Total nitrogen. In *Methods of Soils Analysis* (Black C.A., Ed.), 1149-1178. American Society of Agronomy. Madison.
- BROOKES P.C., LANDMAN A., PRUDEN G., JENKINSON D.S. (1985). Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen. *Soil Biol. Biochem.*, 17, 832-842.
- BURNS R.G. (1977). Soil enzymology. *Sci. Prog.* (Oxford), 64, 275-285.
- BURNS R.G., MARTIN J.P. (1986). Biodegradation of organic residues in soil. In *Microfloral and Faunal Interactions in Natural and Agroecosystems*. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- CHANEY K. (1990) Effect of nitrogen fertilizer rate on soil nitrogen content after harvesting winter wheat. *J. Agric. Sc. Camb.*, 114, 171-176.
- CHAHAL K.S., WAGNER G.H. (1965) Decomposition of organic matter in sanborn field soils amended with C^{14} glucose. *Soil Sci.*, 100 (2), 96-103.
- CHAPOT J.Y. (1987). Prélèvement d'azote de différents engrais verts. Estimation sur cases lysimétriques de l'incidence d'un engrais vert sur la réduction du lessivage des nitrates. Journée d'étude "Nitrate et Engrais verts", CORPEN-COMIFER, Novembre 1987.

IV

- CHAPOT J.Y. (1990). The fate of nitrogen (^{15}N) derived from white mustard green manure in a lysimeter study. In *Proceedings of 1st Congress of the European Society of Agronomy*, Paris.
- CHATTERJEE S.R., POKHRIYAL T.C., ABROL Y.P. (1982). Nitrogen economy of the main shoot of field grown barley (*Hordeum vulgare* L.). *J. Exp. Bot.*, 33 (136), 876-885.
- CHAUSSOD R., NICOLARDOT B., CATROUX G., CHRETIEN J; (1986). Relations entre les caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques de quelques sols cultivés. *Soil Sci.*, 2, 213-226.
- CHRISTENSEN B.T. (1986). Barley straw decomposition under field conditions - Influence of placement and initial nitrogen content on weight loss and nitrogen dynamics. *Soil Biol. Biochem.*, 18, 523-529.
- CLARK A.E., STONE B.A. (1965). Properties of a β -(1-4)-glucan hydrolase from *Aspergillus niger*. *Biochemical Journal*, 96, 802-807.
- COCHRAN V.L., HORTON K.A., COLE C.V. (1988). An estimation of microbial death rate and limitations of N or C during wheat straw decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, 20 (3), 293-298.
- COLEMAN D.C., ANDREWS R., ELLIS J.T., SINGH J.S. (1976). Energy flow and partitioning in selected man-management and natural ecosystems. *Agro-systems*, 3, 45-54.
- COUPLAND R.T. (1979). *Grassland ecosystems in the world: analysis of grasslands and their use*. Cambridge University Press, Cambridge.
- DALENBERG J.W., JAGER G. (1981). Priming effect of small glucose additions to ^{14}C -labelled soil. *Soil Biol. Biochem.*, 13, 219-223.
- DALENBERG J.W., JAGER G. (1989). Priming effect of some organic additions to ^{14}C -labelled soil. *Soil Biol. Biochem.*, 21 (3), 443-448.
- DARWIS D. (1990). Effet de la disponibilité en azote minéral sur la décomposition de cannes de maïs enfouies dans le sol - D.E.A. d'Ecologie Générale, Université de Paris XI, 30 p.
- DARWIS D. (1993). Effets des modalités de gestion de la paille de blé sur l'évolution du carbone de l'azote au cours de sa décomposition dans le sol. Thèse de Doctorat, Institut National Agronomique de Paris-Grignon, 167 p.+ annexes.
- DAVIDSON E.A., HART S.C., SHANKS C.A., FIRESTONE M.K. (1991). Measuring gross nitrogen mineralisation, immobilisation and nitrification by ^{15}N isotopic pool dilution in intact soil cores. *J. Soil Sci.*, 42, 335-349.
- DENDOOVEN L. (1990). Nitrogen mineralisation and nitrogen cycling. Thèse de Doctorat, Université Catholique de Leuven (Belgique).
- DENYS D., MULLER J.C., MARIOTTI A. (1990). Conséquences de l'organisation de l'azote minéral d'un engrais sur la disponibilité pour la plante et sur la lixiviation. Colloque Nitrate, Agriculture, Eau. Paris, Novembre 1990, Calvet R. Ed., INRA-INA PG.

- DOMMERGUES Y., MANGENOT F. (1970). *Ecologie Microbienne du sol*. Masson et Cie Ed., Paris.
- DZUREC R.S., BOUTTON T.W., CALDWELL M.M., SMITH B.M. (1985). Carbon isotop ratios of soil organic matter and their use in assessing community composition changes in Curley Valley, Utah. *Oecologia*, 66, 17-24.
- DOWDELL R.J., WEBSTER C.P. (1980). A lysimeter study using nitrogen-15 on the uptake of fertilizer nitrogen by perennial ryegrass swards and losses by leaching. *J. Soil Sci.*, 31, 65-75.
- FAZZOLARI CORREA E. (1989). La réduction dissimilative du nitrate dans les sols - Thèse de Doctorat d'Ecologie Microbienne, Université de Lyon I, 202 p. + annexes.
- FOSTER N., BEAUCHAMP E., CORKE C. (1985). Immobilization of nitrogen-15 labelled urea in a jack pine forest floor. *Soil Sci.Soc. of Am. J.*, 49, 448-452.
- FOG K. (1988). The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biol. Rev.*, 63, 433-462.
- GARRETT S.D. (1950). Ecological groups of soil fungi: a survey of substrate relationships. *New. Phytol.*, 50, 146-166.
- GRENET E. (1989). Electron microscopy as a method to evaluate structure and degradation of plant cell walls. In *Physico-chemical characterisation of plant residues for industrial and feed use*. Chesson et Orskov Ed., Elsevier Applied Science, 65-79.
- GUIRAUD G. (1984). Contribution du marquage isotopique à l'évaluation des transferts d'azote entre les compartiments organiques et minéraux dans les systèmes sol-plante. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 335 p.
- GUIRAUD G. (1990). Les inhibiteurs de nitrification: une solution pour diminuer la pollution nitrique. *Perspectives Agricoles*, 145, 91-95.
- GUIRAUD G., MARTINEZ J., LATIL M., MAROL C. (1990). Action d'une culture dérobée sur le bilan d'un engrais azotée. Colloque Nitrate, Agriculture, Eau. Paris, Novembre 1990, Calvet R. Ed., INRA-INA PG.
- HARAN F. (1992). Etude de l'influence de la date d'enfouissement des pailles sur l'évolution du profil d'azote minéral dans un sol de limon moyen. Mémoire de stage de deuxième année d'Ingénieur U.S.T.L.F.A. - I.A.A.L. - Station Agronomique de l'Aisne, 23 p + annexes.
- HARPER S.H.T., LYNCH J.M. (1985). Colonization and decomposition of straw by fungi. *Trans Br. mycol. Soc.*, 85 (4), 655-661.
- HART P.B.S., RAYNER J.H., JENKINSON D.S. (1986). Influence of pool substitution on the interpretation of fertilizer experiments. *J. Soil Sci.*, 37, 387-403.

VI

- HARVEY P.J., SCHOEMACKER H.E., PALMER J.M. (1987). Enzymatic degradation of lignin and its potential to supply chemicals. *Annual Proceedings of the Phytochemistry Society, Europe*, 26, 249-266.
- HEBERT J. (1975). Données récentes sur la fertilisation du blé. *Journée nationale d'information sur les techniques nouvelles de production de blé*, ITCF.
- HEHIN S. (1980). Rapport du groupe de travail "Activités agricoles et qualité des eaux". Ministère de l'Agriculture. Ministère de l'Environnement, Paris, 58 p.
- HENRIKSEN A., ELMER-OLSEN A (1970). Automatic methods for determining nitrate and nitrite in water and soils extracts. *Analyst*, 95, 514-518.
- HERMANN W.A., MC GILL W.B., DORMAAR J.F. (1977). Effect of initial chemical composition on decomposition of roots of three grass species. *Can. J. Soil Sci.*, 57, 205-215.
- JANSSON S.L., HALLAM M.J., BARTHOLOMEW W.V. (1955). Preferential utilisation of ammonium over nitrate by micro-organisms in the decomposition of oat straw. *Plant and Soil*, 6, 382-390.
- JANZEN H.H., RADDER G.D. (1989). Nitrogen mineralization in a green manure-amended soil influenced by cropping history and subsequent crop. *Plant and Soil*, 120, 125-131.
- JARRIGE R. (1978). Principes de la nutrition des ruminants. I.N.R.A. Publications, Versailles.
- JAWSON M.D., ELLIOTT L.F., PAPENDICK R.I., CAMPBELL G.S. (1989). The decomposition of ^{14}C -labelled wheat straw and ^{15}N -labelled microbial material. *Soil Biol. Biochem.*, 21 (3), 417-422.
- JENKINSON D.S. (1966). The priming action. In *The Uses of Isotopes in Soil Organic Matter Studies*, 199-208. FAO-IAEA., Pergamon Press, Oxford.
- JENKINSON D.S. (1971). Studies on the decomposition of ^{14}C labelled organic matter in soil. *Soil Sci.*, 111 (1), 64-70.
- JENKINSON D.S. (1976). Studies on the decomposition of plant material in soil. II. Partial sterilisation of soil and the soil biomass. *J. Soil Sci.*, 17, 280-302.
- JENKINSON D.S., PAWLSON D.S. (1976). The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. *Soil Biol. Biochem.*, 8, 209-213.
- JENKINSON D.S. (1977). Studies on the decomposition of plant material in soil. V - The effect of plant cover and soil type on loss of carbon from ^{14}C labelled ryegrass decomposing under field conditions. *J. Soil Sci.*, 28, 424-434.
- JENKINSON D.S., FOX R.L., RAYNER J.H. (1985). Interactions between fertilizer nitrogen and soil nitrogen - the so called priming effect. *J. Soil Sci.*, 36, 425-444.

- JENSEN H.L. (1929). On the influence of the carbon:nitrogen ratios of organic material on the mineralization of nitrogen. *J. of Agric. Sci.*, 19, 71-82.
- JOHANSEN A., JAKOBSEN I., JENSEN E.S. (1992) Hyphal transport of ^{15}N -labelled nitrogen by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and its effect on depletion of inorganic N soil. *New Phytol.*, 1222 (2), 281-288.
- JUSTES E. (1993). Diagnostic de la nutrition azotée du blé, à partir de la teneur en nitrate de la base de la tige. Application au raisonnement de la fertilisation. Thèse de Doctorat, Institut National Agronomique de Paris-Grignon, 227 p.+ annexes.
- KAPLAN D.L., HARSTENSTEIN R. (1978). Studies on monooxygenases and dioxygenases in soil macroinvertebrates and bacterial isolates from the gut of terrestrial isopod, *Oniscus asellus* L.. *Comp. Biochem. Physiol.*, 60 (B), 47-50.
- KEITH H., OADES J.M. (1986). Input of carbon to soil from wheat plants. *Soil Biol. Biochem.*, 18 (4), 445-449.
- KIRCHMANN H., BERGQVIST R. (1989). Carbon and nitrogen mineralization of white clover plants (*Trifolium repens*) of different age during aerobic incubation with soil. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, 152, 283-288.
- KIRKHAM D., BARTHOLOMEW W.V. (1954). Equation for following nutrient transformations in soil, utilizing tracer data. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 19, 189-192.
- KISS S., DRAGAN-BULARDA M., RADULESCU D. (1975). Biological significance of enzymes in soils. *Adv. Agron.*, 27, 25-87.
- KNAPP E.B., ELLIOTT L.F., CAMPBELL G.S. (1983). Carbon, nitrogen and biomass interrelationships during the decomposition of wheat straw: a mechanistic simulation model. *Soil Biol. Biochem.*, 15 (4), 455-461.
- LADD J.N., OADES J.M., AMATO M. (1981). Microbial biomass formed ^{14}C , ^{15}N -labelled plant material decomposing in soils in the field. *Soil Biol. Biochem.*, 13, 119-126.
- LADD J.N., JOCTEUR-MONTROZIER L., AMATO M. (1991). Carbon turnover and nitrogen transformations in an alfisol and a vertisol amended with [^{14}C] glucose and [^{15}N] ammonium sulfate. *Soil Biol. Biochem.*, 24 (4), 359-371.1
- LANDI L., BADALUCCO L., POMARE F., NANNIPIERI P. (1993). Effectiveness of antibiotics to distinguish the contributions of fungi and bacteria to net mineralization nitrification and respiration. *Soil Biol. Biochem.*, 25 (12), 1771-1778.
- LEHNINGER A.L. (1989). Principes de Biochimie. Flammarion Médecine-Science Ed., Paris.

VIII

- LEMOIGNE M., GIRARD H., JACOBELLI G. (1951). Décomposition du saccharose par les microbes du sol en présence de nitrate ou d'un sel ammoniacal. *Ann. Agron.*, A, 90-101.
- LEVI M.P., MERILL W., COWLING E.B. (1968). Role of nitrogen in wood deterioration. VI. Mycelial fractions and model nitrogen compounds as substrates for growth of *Polyporus versicolor* and other wood-destroying and wood-inhabiting fungi. *Phytopath.*, 58, 626-634.
- LINERES M., DJAKOVITCH L.J. (1993). Caractérisation de la stabilité biologique des apports organiques par l'analyse biochimique. *Congrès Gemas Comifer*, Blois Novembre 1993, 159-168.
- LUEKEN H.L., HUTCHEON W.L., PAUL E.A. (1962). The influence of the nitrogen on the decomposition of crop residues in the soil. *Can. J. Soil Sci.*, 42, 276-287.
- MAC CLAUGHERTY C.A., LINKINS A.E. (1986). Extractibility of cellulases in forest litter and soil. *Biol. Fert. Soils*, 6, 322-327.
- MAC GILL W.B., HUNT H.W., WOODMANSEE R.G., REUSS J.O. (1980). Phoenix, a model of the dynamics of carbon and nitrogen in grasslands soils. *Ecol. Bull.* (Stockholm), 33, 49-115.
- MACHET J.M., MARY B. (1989). Impact of agricultural practices on the residual nitrogen in soil and nitrate losses. In "Management systems to reduce impact of nitrates". Ed J.C. GERMON Elsevier, 126-146.
- MAGAN N., LYNCH J.M. (1986). Water potential, Growth and Cellulolysis of fungi involved in decomposition of cereal residues. *Journal of General Microbiology*, 132, 1181-1187.
- MARTIN A., MARIOTTI A., BALESDENT J., LAVELLE P., VUATIOUX (1990). Estimation of organic matter turnover rate in a savanna soil by ¹³C natural abundance measurements. *Soil Biol. Biochem.*, 22 (4), 517-523.
- MARTINEZ J. (1989). Utilisation d'un engrais vert dans une succession culturale blé-maïs. *Perspectives Agricoles*, 139, 56-63.
- MARY B. (1987). Effet du précédent cultural sur la disponibilité du sol en azote minéral. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 73, 57-69.
- MARY B. (1988). Rôle de la biomasse microbienne du sol sur la disponibilité en azote minéral en conditions de plein champ. *C.R. Ministère de l'Environnement, S.R.E.T.I.E.* Contrat 2543 A.
- MARY B., FRESNEAU C. (1987). Rôle des résidus de récolte dans la disponibilité en N minéral. *C.R. contrat 2535 A, Min. Environ., S.R.E.T.I.E., Comité Sol.*
- MARY B, MARIOTTI A., MOREL J.L. (1992). Use of ¹³C variations at natural abundance for studying biodegradation of roots mucilage, roots and glucose in soil. *Soil Biol. Biochem.*, 24 (10), 1065-1072.

- MARY B., FRESNEAU C., MOREL J.L., MARIOTTI A. (1993). C and N cycling during decomposition of roots mucilage, roots and glucose in soil. *Soil Biol. Biochem.*, 25 (8), 1005-1014.
- MARY B., RECOUS S. (1993). Measurement of nitrogen mineralisation and immobilization fluxes in soil as a mean of predicting net mineralization. In *Symposium "Nitrogen mineralization in agricultural soils"*, Haren (Netherland), Avril 1993.
- MARY B., RECOUS. (1994). Calcul des flux d'azote dans les sols par traçage isotopique ^{15}N . In Colloque "Isotopes stables", I.N.R.A. Paris, 16-17 décembre 1993 (sous presse).
- MAYAUDON J. (1968). etude radiorespirométrique comparée de la minéralisation dans le sol du glucose marquée en (1), (2), (3-4), (6) et (U). *Annales de l'Institut Pasteur*, 4, 710-730.
- MINDERMAN G. (1968). Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. *J. Ecol.*, 56, 355-362.
- MITCHELL M.J., NAKAS J.P. (1986). Microfloral and faunal interactions in Natural and Agro-systems. *Martinus Nijhoff/ Dd W. Junk Publishers*, Dordrecht.
- MOLINA J.E., CLAPP C.E., SCHEFFER M.J., CHICHESTER F.W. LARSON W.E. (1983). NCSOIL, a model of nitrogen and carbon transformation in soil: description, calibration and behaviour. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47, 85-91.
- MONNIER G. (1991). Simplification du travail du sol - Introduction. *Perspectives Agricoles*, 161, 29-314.
- MONTIES B. (1980). *Les polymères végétaux. Polymères pariétaux et alimentaires non azotés*. Gauthier-Villars Ed., Paris.
- MORRA M.J., FREEDORN L.L. (1989). Catalysis of amino acid desamination in soil by pyridoxal-5'-phosphate. *Soil Biol. Biochem.*, 21, 645-650.
- MULLER J.C., MARY B. (1981). Influence des résidus de récolte sur la réorganisation de l'azote minéral. *C.R. Acad. Franc. Agri.*, 888-902.
- MULLER J.C., REMY J.C. (1984). Influence de l'azote minéral sur la cinétique de décomposition de la paille. *C.R. Contrat CEE*, ESE-R014F.
- MURAYAMA S. (1988). Microbial synthesis of saccharides in soils incubated with ^{13}C -labelled glucose. *Soil Biol. Biochem.*, 20 (2), 193-199.
- MYROLD D.D., TIEDJE J.M. (1986). Simultaneous estimation of several nitrogen cycle rates using ^{15}N tracing; theory and applications. *Soil Biol. Biochem.*, 18, 556-568.
- NICOLARDOT B., MOLINA J.A.E., ALLARD R. (1994). C and N fluxes between pools of soil organic matter: model calibration with long-term incubation data. *Soil Biol. Biochem.*, sous presse.

- NIEDER R., RICHTER J. (1986). Einfluß der strohdüngung auf den Verlauf der N-mineralisation eines Löß Parabraunde-Ap Horizontes in Säulen Brut versuch. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, 149, 202-210.
- NOMMICK H. (1962). Mineral nitrogen immobilization and carbon dioxide production during decomposition of wheat straw in soil as influenced by temperature. *Acta Agriculturae Scandinavia*, 12, 81-94.
- OKADA H., NISHIZAWA T., NISHIZAWA K. (1986). Cellulase of a marine mollusc, *Dolabella* sp. *Biochemical Journal*, 99, 214-221.
- PARK D. (1976). Carbon and nitrogen levels as factors influencing fungal decomposers. In *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. Eds Anderson and Macfayden, Blackwell Science Pub., Oxford, 41-59.
- PARSON L.L., SCOTT SMITH M. (1989). Microbial utilisation of carbon-14-glucose in an aerobic vs anaerobic denitrifying soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 53, 1082-1085
- PATEMAN J.A., KINGHORN (1976). Nitrogen metabolism. In *Filamentous fungi*. JE Smith and D. Berry Eds, London, 159-237.
- PAYNE W.J. (1970). Energy yields and growth of heterotrophs. *Annual Review of Microbiology*, 24, 17-52.
- POCHON J., DE BARZAC H. (1958). *Traité de microbiologie des sols*. Dunot Editeurs, Paris.
- POWLSON D.S., JENKINSON D.S., PRUDEN G., JOHNSTON A.E. (1985). The effect of straw incorporation on the uptake of nitrogen by winter wheat. *J. Sci. Fd Agric.*, 30, 26-30.
- RAINA J.N., GOSWAMI K.P. (1988). Effect of added C¹⁴-labelled organic materials on the decomposition of native soil organic matter. barley straw in soil. *Journal of Indian Society Soil Science*, 36, 646-651.
- RAO P.S.C., DAVIDSON J.M., JESSUP R.E. (1981). Simulation of nitrogen behaviour in the root zone of crop land areas receiving organic wastes. In *Simulation of nitrogen behaviour soil-plants systems*. Pudoc (Ed), Wageningen, 81-95.
- RECOUS S. (1988). Dynamique de l'azote en sol cultivé: organisation microbienne des formes ammoniacale et nitrique, conséquences sur l'utilisation de l'azote de l'engrais par une culture de blé. *Thèse de Doctorat*, Université Claude Bernard, Lyon I, 181 p. + annexes.
- RECOUS S., MARY B., FRESNEAU C., (1990). Microbial immobilization of ammonium and nitrate in cultivated soils. *Soil Biol. Biochem.*, 22, 913-922.
- RECOUS S., DARWIS D., ROBIN D., MACHET J.M. (1993). Decomposition des résidus de récolte. Interactions avec la dynamique de l'azote. *Congres Gemas Comifer*, Blois Novembre 1993, 3-15.

- REINERSTEN S.A., ELLIOTT L.F., COCHRAN V.L., CAMPBELL G.S. (1984). Role of available carbon and nitrogen in determining the rate of wheat straw decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, 16 (5), 459-464.
- REMY J.C., HEBERT J. (1975). Le devenir des engrais azotés dans le sol. *C.R. Acad. Agric.*, 11, 700-714.
- REMY J.C., VIAUX P. (1980). Evolution des engrais azotés dans le sol. *Perspectives Agricoles*, 43, 5-9.
- ROBIN D., DARWIS D., RECOUS., MARY B. (1992). C and N dynamics during corn residues decomposition: effect of inorganic N availability. In *Proceedings of the 7th Nitrogen Workshop - Edimbourg 1992*, p 51.
- SADAVASIAN T.S. (1939). Succession of fungi decomposing wheat straw in different soils, with special reference to *Fusarium culmorum*. *Annals of Applied Biology*, 26, 497-508.
- SAVOIE J.M. (1989). Organisation des communautés fongiques et saprophytes et adaptations à l'environnement biochimique. Cas de la décomposition de la litière d'aiguilles d'*Abies alba* Mill. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon I, 108 p.
- SCHEU S. (1992). Decomposition of lignin in soil microcompartiments: a methodical study with three different C¹⁴-labelled lignin substrates. *Biol. Fertil. Soils*, 13, 160-164.
- SIMON G. (1960). L'enfouissement des pailles dans le sol - Etude générale et répercussions sur la microflore du sol. *Ann. Agron.*, I, 5-54.
- SINGH Y.P., SINGH C.P. (1986). Effect of different carbonaceous compounds on the transformation of soil nutrients. I. Immobilization and mineralization of applied nitrogen. *Biological Agriculture and Horticulture*, 4, 19-26.
- SINSAGBAUGH R.L., ANTIBUS R.K., LINKINS A.E. (1991). An enzymatic approach to the analysis of microbial activity during plant litter decomposition. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 34, 43-54.
- SMITH J.H., DOUGLAS C.L. (1971). Wheat straw decomposition at field. *Soil Sci. am. Proc.*, 35, 269-272.
- SMITH O.L. (1979). An analytical model of the decomposition of organic matter. *Soil, Biol. and Biochem.*, 11, 586-66.
- SORENSEN H. (1963). Studies on the decomposition of ¹⁴C-labelled barley straw in soil. *Soil Sci.*, 95, 45-51.
- SOMMERS L.E., GILMOUR C.M., WILDUNG R.E., BECK S.M. (1981). The effect of water potential on decomposition processes in soils. In Water Potential Relations in Soil Microbiology. *Soil Sci. Soc. of Am. Special Publication*, 9, 97-117.
- STUTZENBERGER F.G. (1972). Cellulolytic activity of *Thermonospora curvata*: optimal assay conditions, partial purification and product of the cellulase. *Applied Micro.*, 24, 83-90.

- SWIFT M.J. (1973). The estimation of the mycelial biomass by determination of the hexosamine content of wood tissue decay by fungi. *Soil, Biol. and Biochem.*, 5, 312-332.
- SWIFT M.J., HEAL O.W., ANDERSON J.M. (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems. *Blackwell Scientific Publications*, Oxford.
- THEVENET G. (1987). Doit-on enfouir les pailles ? *Perspectives Agricoles*, 117, 12-25.
- VAN SOEST P.J., WINE R.H. (1967). Use of detergents in the analysis of fibrous feeds - VI. Determination of plant cell constituents. *Journal of Official Chemists*, 50, 50-55.
- VAN SOEST P.J., MAC QUEEN R.W. (1973). The chemistry and estimation of fibre. Symposium on "fibre in human nutrition". *Proc. Nutr. Soc.*, 32, 132-129.
- VAN VEEN J.A., LADD J.N., FRIESEL J. (1985). Modelling C and N turnover through the microbial biomass in the soil. *Plant and Soil*, 76, 257-274.
- VERDOUW H. (1977). Ammonia determination based on indophenol formation with sodiumsalicylate. *Water Research*, 12, 399-402.
- VORONEY R.P., PAUL E.A. (1984). Determination of k_c and k_n *in situ* for calibration of the fumigation-incubation method. *Soil Biol. Biochem.*, 16 (1), 9-14.
- WAKSMAN S.A. (1924). Influence of microorganisms upon the carbon-nitrogen ratio in soil. *Journal of Agricultural Science*, 14, 555-562.
- WALKER A.G. (1941). The colonisation of the buried wheat straw by fungi, with special reference to *Fusarium culmorum*. *Annals of Applied Biology*, 28, 333-350.
- WIRTH S.J., WOLF G.A. (1992). Micro-plate colourimetric assay for endo-acting cellulase, xylanase, chitinase 1,3 β -glucanase and amylase extracted from forest soil horizons. *Soil Biol. Biochem.*, 24 (6), 511-519.
- WIRTH S.J. (1992). Detection of soil polysaccharide endo-hydrolase activity profiles after gel permeation chromatography. *Soil Biol. Biochem.*, 24 (11), 1185-1188.
- WU J., BROOKES P.C., JENKINSON D.S. (1993). Formation and destruction of microbial biomass during the decomposition of glucose and ryegrass in soil. *Soil Biol. and Biochem.*, 25 (10), 1425-1441.
- YAMANE K., SUZUKI H., NISHIZAWA K. (1970). Purification and properties of extracellular and cellbound cellulase components of *Pseudomonas fluorescens* var. cellulosa. *Journal of Biochemistry*, 67, 19-35.

ANNEXES

	Argile (0-2 μm)	Limon fin (2-20 μm)	Limon grossier (20-50 μm)	Sable fin (50 -200 μm)	Sable grossier (200-2000 μm)	Teneur en C (%)	Teneur en N (%)	Rapport C/N
Sol entier	16.2 (0.1)	31.4 (0.1)	43.6 (0.3)	3.7 (0.1)	1.3 (0.1)	1.30 (0.05)	0.138 (0.005)	9.3
Sol < 1 mm	15.3 (0.2)	31.3 (0.2)	43.7 (0.1)	3.6 (0.1)	1.2 (0.1)	1.32 (0.01)	0.144 (0.001)	9.2
1 mm < Sol < 2 mm	16.1 (0.3)	31.7 (0.1)	43.5 (0.4)	3.0 (0.2)	1.8 (0.2)	1.44 (0.22)	0.140 (0.008)	9.8
2 mm < Sol < 3.15 mm	16.0 (0.2)	31.4 (0.2)	43.4 (0.7)	3.2 (0.1)	1.3 (0.2)	1.25 (0.12)	0.141 (0.017)	8.9

Annexe 1: Analyses granulométriques et teneur en C et N du sol, < à 1 mm, entre 1 et 2 mm et entre 2 et 3.15 mm du sol utilisé pour les expériences (les écarts types sont indiqués entre parenthèses).

MINERALISATION APPARENTE
(valeur moyenne \pm écart type)

Période d'étude	Traitement A Résidu $^{15}\text{N}^{13}\text{C}$	Traitement B Résidu $^{14}\text{N}^{13}\text{C}$
0.0-1.0 j	38.9 \pm 2.1 a	38.0 \pm 1.0 a
1.0-1.8 j	81.1 \pm 1.2 a	51.9 \pm 1.2 b
1.8-2.5 j	54.1 \pm 2.9 a	48.3 \pm 5.8 a
2.5-3.4 j	54.3 \pm 1.7 a	52.7 \pm 2.0 a
3.4-4.4 j	42.6 \pm 0.9 a	44.0 \pm 1.5 a
4.4-5.8 j	33.2 \pm 2.4 a	36.6 \pm 1.4 a
5.8-9.0 j	22.9 \pm 0.9 a	23.8 \pm 0.4 a
9.0-29.9 j	5.2 \pm 0.3 a	5.3 \pm 0.2 a

Annexe 2: Minéralisation apparente du carbone du résidu de seigle $^{15}\text{N}^{13}\text{C}$ et $^{14}\text{N}^{13}\text{C}$ (les lettres indiquent une différence significative au seuil de 5 %).