

Clarke

**THESE de DOCTORAT de l'UNIVERSITE
PIERRE et MARIE CURIE - PARIS VI**

Meilleurs Souvenirs
Z. Cassa

Spécialité:

ECOLOGIE

présentée par

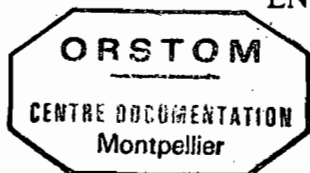
Hassan Bismarck NACRO

pour obtenir le grade de **DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS 6**

**Hétérogénéité de la matière organique dans un sol de savane humide
(Lamto, Côte d'Ivoire): caractérisation chimique et étude, *in vitro*, des
activités microbiennes de minéralisation du carbone et de l'azote**

Soutenue le 10 février 1997 devant le jury composé de MM. :

Robert BARBAULT	Professeur UPMC Paris 6 Laboratoire d'Ecologie	Président
Robert LENSI	Directeur de Recherche Laboratoire de Microbiologie des sols UCB-Lyon	Rapporteur
Sten STRUWE	Professeur Université de Copenhague	Rapporteur
Luc ABBADIE	Chargé de Recherche ENS Laboratoire d'Ecologie	Examineur
Christian FELLER	Directeur de Recherche ORSTOM-Montpellier	Examineur
Jean-Claude MENAUT	Directeur de Recherche ENS-Laboratoire d'Ecologie	Examineur



15 OCT. 1998



De mon Père précocement (injustement?) arraché à l'affection des siens, **et de ma Mère**,
je tiens mes premières leçons de modestie et de courage.

Du Mouvement Démocratique et Révolutionnaire du Burkina Faso, et plus particulièrement de l'Association des Elèves du Secondaire de Ouagadougou (A.E.S.O.), et de l'Union Générale des Etudiants Burkinabè (U.G.E.B.) à travers ses sections A.N.E.B. et A.E.B.F.,
j'aurais appris à connaître et à vraiment aimer mon peuple et les autres peuples, à cultiver un esprit démocrate, à devenir tout simplement un **Homme**,

Du Mouvement Burkinabè des Droits de l'Homme et des Peuples (M.B.D.H.P.), singulièrement de sa section Française (M.B.D.H.P./SF),
j'aurais enfin compris la valeur des mots Egalité, Justice, Tolérance.

A tous,
ainsi qu'à la centaine de petits copains avec qui
j'ai partagé les joies et les inquiétudes du premier
jour d'école, tous, victimes innocentes d'un
système éducatif ultra-sélectif,

je dédie cette thèse.

Avant-propos

La fin d'une thèse est l'aboutissement de plusieurs années d'effort, de formation scientifique, de formation tout court, dont les architectes et bâtisseurs sont nombreux. Le travail présenté ici doit énormément à Monsieur Jean Claude MENAUT (Directeur de Recherche au Laboratoire d'Ecologie de l'ENS, Paris). Grâce à lui et au Programme SALT (SAVanes à Long Terme) dont il a la responsabilité, j'ai effectué mes travaux de recherches avec des moyens matériels et financiers enviables.

Je suis tout particulièrement, et profondément reconnaissant à Monsieur Luc ABBADIE (Chargé de Recherche au Laboratoire d'Ecologie de l'ENS, Paris) qui m'a accueilli, formé et encadré. Je lui dois un sujet de thèse passionnant, des moyens matériels et financiers que bien d'étudiants Africains jaloueraient. Ses conseils, sa confiance et son soutien constants, son optimisme et son enthousiasme légendaires m'ont permis d'avancer, de ne pas perdre confiance dans les inévitables moments difficiles de la recherche. Je lui dois enfin et surtout, un début de culture scientifique.

Je suis très reconnaissant au Professeur Robert BARBAULT de m'avoir accueilli dans son laboratoire et d'avoir accepté de diriger ce travail. Je suis honoré qu'il ait malgré un emploi de temps très chargé, accepté de faire partie de mon jury.

Je suis très reconnaissant à Monsieur Christian FELLER (Directeur de Recherche à l'ORSTOM/Montpellier), pour ses critiques et suggestions qui ont enrichi le présent travail. Je le remercie de m'avoir accueilli dans son Unité de Recherche pour une partie importante de ce travail, et d'avoir accepté de faire partie de mon jury malgré un emploi de temps chargé.

J'exprime toute ma reconnaissance à Monsieur Robert LENSI (Directeur de Recherche au Laboratoire d'Ecologie Microbienne; Université Claude Bernard, Lyon), et au Professeur Sten STRUWE (Department of General Microbiology, Université de Copenhague) qui me font l'honneur de juger ce travail.

J'ai eu le plaisir au cours de cette thèse, de bénéficier des compétences extérieures au Laboratoire d'Ecologie de l'ENS, qui m'ont permis d'explorer des domaines importants de l'Ecologie du sol. J'exprime en particulier, ma profonde reconnaissance à :

à Madame JOCTEUR-MONROZIER Lucile (Laboratoire d'Ecologie Microbienne-Université Claude Bernard, Lyon), qui m'a initié à la mesure de la biomasse microbienne du sol par la technique dite de fumigation-extraction ;

Madame LARRE-LARROUY Christine (Laboratoire du Comportement des Sols Cultivés, ORSTOM / Montpellier) qui m'a initié aux méthodes d'extraction des sucres du sol.

Je leur dois une ouverture vers d'autres aspects de la biologie et la chimie du sol, indispensable pour une approche globale de la matière organique du sol. Je leur dois une grande partie des résultats présentés dans ce travail.

La recherche "de paillasse" au laboratoire a de nombreuses et difficiles contraintes (gestion du moral, du temps et de l'espace). Je dois beaucoup à Mesdames BENEST Danièle et GUILLAUME Ginette: leur grande disponibilité et leur aide précieuse sont à l'origine de nombreux résultats présentés dans ce travail.

J'ai passé cinq années merveilleuses grâce l'ambiance pleine de chaleur humaine du Laboratoire d'Ecologie de l'ENS. Je remercie toute l'équipe du laboratoire, en particulier Mesdames LASEK Michèle et SAUNIER Françoise qui ont réglé de multiples problèmes matériels.

Je me fais le plaisir de partager les résultats de ce travail avec tous ceux qui y ont contribué: Messieurs Gérard LACROIX et Drazen BORCIC pour leur aide précieuse dans le traitement statistique de mes données, Messieurs Michel LEPAGE, Jacques GIGNOUX, Patrick MORDELET, Xavier LE ROUX. J'ai bénéficié du soutien Ô! combien inestimable de mes compagnons Sébastien BAROT, Mathilde (Notrethilde!) JULIEN, Kamel MERDACI, Souleymane KONATE, Jean Christophe LATA, Inmaculada M-C. C., Paul OUEDRAOGO et Antoine SOME. Je suis particulièrement reconnaissant à Karine GUILLAUME pour son soutien de tous les jours et pour son aide précieuse.

Je suis très reconnaissant au Professeur Sita GUINKO (vice Recteur de l'Université de Ouagadougou), à Messieurs Issiaka ZOUNGROUNA (ICRAF/SALWA, Bamako) et à Lamourdia THIOMBIANO (INERA, Ouagadougou) pour leurs conseils et leur soutien constants.

Je remercie de tout mon cœur l'ensemble de ma famille et tout spécialement mes sœurs Regina et Andromaque, ma nièce Nathalie, mes frères Gambetta, Kader (et leur propriété Flore et Barkissa!) et Litha, mes tantes Mouniratou, Lucie, Lucile (et leurs Maîtres!) et Ruffine, Bachir et Fatou Nacro, Ernest et Irène Zéba. Je remercie également Edouard Zabré, Herman Kaboré, Madi Ouédraogo, Bibata Kafando, Monsieur et Madame Bancé, pour leur soutien moral et affectif.

Grand merci à ma complice de tous les jours (A.Z.) à qui j'ai imposé une longue absence. Je voudrais tant pouvoir lui dire ces cinq mots simples: *enfin, je suis . . . !*

Enfin, à tous mes camarades de l'A.E.B.F. (en particulier aux membres du C.E.), de la C.O.S.E.S.A.F., et à mes camarades et amis François Moyenga, Jean-Clément Bagré, Séni Kouanda, Saydou Ima, Christine Paré, Djibril Traoré, Bruno Yaméogo, Soungalo Soulama, et à tous mes amis de la Maison du Burkina (Paris), tous mes remerciements pour leur soutien et l'esprit de lutte qu'il n'ont cessé d'entretenir en moi.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE	9
-----------------------------	---

PREMIERE PARTIE: LE CADRE DE L'ETUDE

CHAPITRE I. POSITION DU SUJET	Erreur! Signet non défini.
1.1 PROBLEMATIQUE GENERALE	14
1.2. ETAT DES CONNAISSANCES ANTERIEURES	24
1.3. INSERTION DANS LES TRAVAUX DE L'EQUIPE SAVANE.....	27
1.4 OBJECTIFS DE LA RECHERCHE.....	31

CHAPITRE II. CONTEXTE GEOGRAPHIQUE ET CLIMATIQUE DE LA ZONE

D'ETUDE.....	36
2.1. LE CLIMAT.....	36
2.2. LA VEGETATION	40
2.3. LES SOLS	43

DEUXIEME PARTIE: DISTRIBUION DE LA MATIERE ORGANIQUE

CHAPITRE III. ETUDE DE LA DISTRIBUTION DE LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL A L'ECHELLE DE LA TOPOSEQUENCE

3.1 INTRODUCTION.....	49
3.2. PRELEVEMENT DES ECHANTILLONS	50

3.3. ETUDE DE LA VARIATION HORIZONTALE ET VERTICALE DE LA TENEUR DU SOL EN CARBONE ORGANIQUE ET EN AZOTE TOTAL	52
3.3.1. <i>Matériel et méthodes</i>	52
3.3.2. <i>Résultats</i>	52
3.3.3. <i>Discussions</i>	55
3.4. CONCLUSION	56

CHAPITRE IV. DISTRIBUTION DE LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL A

L'ECHELLE DE LA PARTICULE.....	59
4.1. INTRODUCTION.....	59
4.2. LE FRACTIONNEMENT GRANULOMETRIQUE DE LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL.....	60
4.2.1. <i>Les méthodes chimiques de dispersion des particules</i>	61
4.2.2. <i>Les méthodes physiques de dispersion des particules</i>	62
4.3. MATERIEL ET METHODES.....	63
4.3.1. <i>Détermination de la texture du sol: granulométrie après destruction de la matière organique</i>	64
4.3.2. <i>Séparation des fractions organo-minérales du sol</i>	66
4.3.3. <i>Dosages des teneurs en carbone organique et en azote total</i>	68
4.4. RESULTATS	69
4.4.1 <i>Texture du sol et distribution des particules organo-minérales</i>	69
4.4.2. <i>Teneurs et distribution du carbone organique et de l'azote total dans les fractions granulométriques du sol</i>	70
4.5. DISCUSSIONS	73
4.5.1. <i>Bilans du fractionnement</i>	73
4.5.1.1. <i>Bilan en masse</i>	73
4.5.1.2. <i>Bilans en carbone organique et en azote total</i>	74

4.5.2. Contribution des fractions au carbone organique et à l'azote total	75
4.5.3. Rapports C/N des fractions	77
4.6. CONCLUSION	78

TROISIEME PARTIE: CARACTERISATION DE LA MATIERE ORGANIQUE

CHAPITRE V. CARACTERISATION CHIMIQUE DE LA MATIERE

ORGANIQUE DU SOL	83
5.1. LES CARBOHYDRATES DU SOL	83
5.1.1. Variations horizontale et verticale de la teneur des sols en carbohydrates	86
5.1.1.1. Matériel et méthodes	86
5.1.1.1.1. Extraction des sucres par hydrolyse acide.....	86
5.1.1.1.2. Dosage des sucres neutres par chromatographie en phase gazeuse.....	87
5.1.1.2. Composition en monosaccharides des différents sols	89
5.1.1.3. Discussions.....	92
5.1.2. Distribution des carbohydrates dans les fractions granulométriques	100
5.1.2.1. Matériel et méthodes	100
5.1.2.2. Résultats	100
5.1.2.2.1. Concentration en monosaccharides des fractions granulométriques.....	100
5.1.2.2.2. Composition en monosaccharides des fractions.....	102
5.1.2.3. Discussions.....	106
5.1.3. Conclusion.....	108
5.2. COMPOSITION ISOTOPIQUE DE L'AZOTE ORGANIQUE (^{15}N) DU SOL ET DES FRACTIONS GRANULOMETRIQUES	109
5.2.1. Matériel et méthodes	110
5.2.2. Résultats	111
5.2.3. Discussions.....	114

5.2.3.1. Distribution des compositions isotopiques le long de la toposéquence ...	114
5.2.3.2. Compositions isotopiques des fractions granulométriques	117

CHAPITRE VI. CARACTERISATION BIOLOGIQUE DE LA MATIERE

ORGANIQUE.....	121
6.1. INTRODUCTION.....	121
6.2. VARIATION DE L'ACTIVITE BIOLOGIQUE DE LONG DE LA TOPOSEQUENCE	123
6.2.1. <i>Minéralisation potentielle du carbone et de l'azote.....</i>	<i>123</i>
6.2.1.1. Matériel et méthodes	123
6.2.1.1.1. Mesure du dégagement potentiel du CO ₂	123
6.2.1.1.2. Dosage de l'azote minéral	126
6.2.1.2. Activité minéralisatrice du carbone.....	127
6.2.1.3. Variation spatiale de l'activité minéralisatrice du carbone	129
6.2.1.4. Potentiel de minéralisation de l'azote	135
6.2.1.5. Variation spatiale de l'activité minéralisatrice de l'azote	138
6.2.2. <i>Variation de la biomasse microbienne du sol.....</i>	<i>146</i>
6.2.2.1. Introduction	146
6.2.2.2. Matériel et méthodes	147
6.2.2.3. Résultats	149
6.2.2.4. Discussion: variation spatiale de la biomasse microbienne	153
6.2.3. <i>Conclusion.....</i>	<i>161</i>
6.3. ACTIVITES BIOLOGIQUES DANS LES FRACTIONS GRANULOMETRIQUES.....	162
6.3.1. <i>Choix de l'approche.....</i>	<i>162</i>
6.3.2. <i>Minéralisation du carbone.....</i>	<i>166</i>
6.3.2.1. Matériel et méthodes	166
6.3.2.2. Minéralisation potentielle du carbone	169
6.3.2.3. Discussions.....	171
6.3.2.3.1. Comparaison des deux témoins.....	171
6.3.2.3.1.1. Effet du fractionnement sur la teneur en matière organique	171

6.3.2.3.1.2. Bilan de l'activité biologique potentielle	172
6.3.2.3.1.2.1. Minéralisation du carbone	172
6.3.2.3.1.2.2. Minéralisation de l'azote	176
6.3.2.3.2. Minéralisation potentielle du carbone organique des fractions granulométriques du sol	181
6.3.3. MINÉRALISATION DE L'AZOTE	189
6.3.3.1. <i>Matériel et méthodes</i>	189
6.3.3.2. <i>Minéralisation potentielle de l'azote des fractions granulométriques</i>	189
6.3.3.3. <i>Discussions</i>	196
6.3.4. CONCLUSION	203

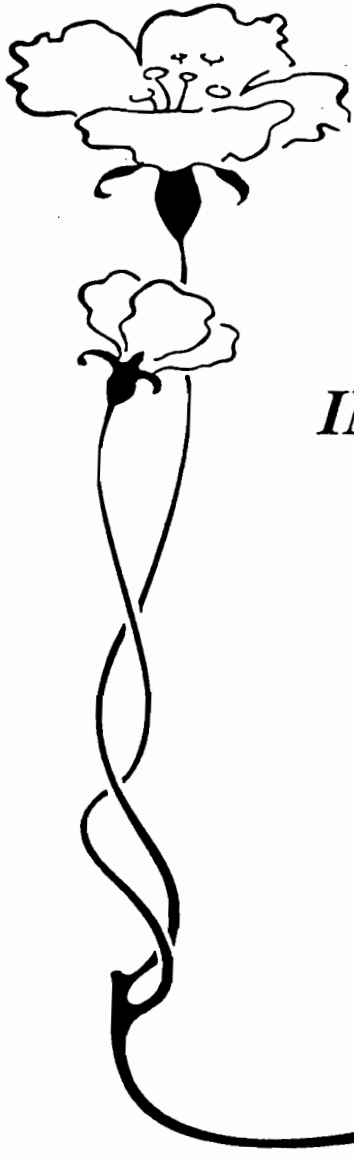
**QUATRIÈME PARTIE: REPONSES DES MICRO-ORGANISMES MINÉRALISATEURS A L'APPORT
DE SUBSTRATS DIVERS**

CHAPITRE VII. REPONSE DES MICRO-ORGANISMES DU SOL A L'APPORT IN VITRO DE RESIDUS VÉGÉTAUX.....	206
7.1. INTRODUCTION	206
7.2. BIODEGRADABILITE IN VITRO DE DIVERS SUBSTRATS VÉGÉTAUX	208
7.2.1. <i>Matériels et méthodes</i>	211
7.2.1.1. Prélèvement du matériel végétal	211
7.2.1.2. Préparation des échantillons	211
7.2.1.3. Mesures des potentiels de minéralisation du carbone et de l'azote	212
7.2.1.4. Mesure de la biomasse microbienne	213
7.2.2. <i>Résultats</i>	213
7.2.2.1. Composition chimique des substrats végétaux	213
7.2.2.2. Substrats végétaux et activités des micro-organismes du sol	215
7.2.2.2.1. La minéralisation du carbone	215

7.2.2.2.2. La production de l'azote minéral.....	220
7.2.2.3. Effet de divers substrats végétaux sur la variation de la biomasse microbienne.....	223
7.2.3. <i>Discussions</i>	228
7.2.3.1. Apport de substrats et minéralisation potentielle du carbone.....	228
7.2.3.2. Effets de l'apport de substrats végétaux sur la variation de la biomasse microbienne.....	232
7.2.3.2. Effet de l'apport de substrats végétaux sur l'accumulation d'azote minéral dans le sol.....	237
7.2.3. Conclusion.....	238

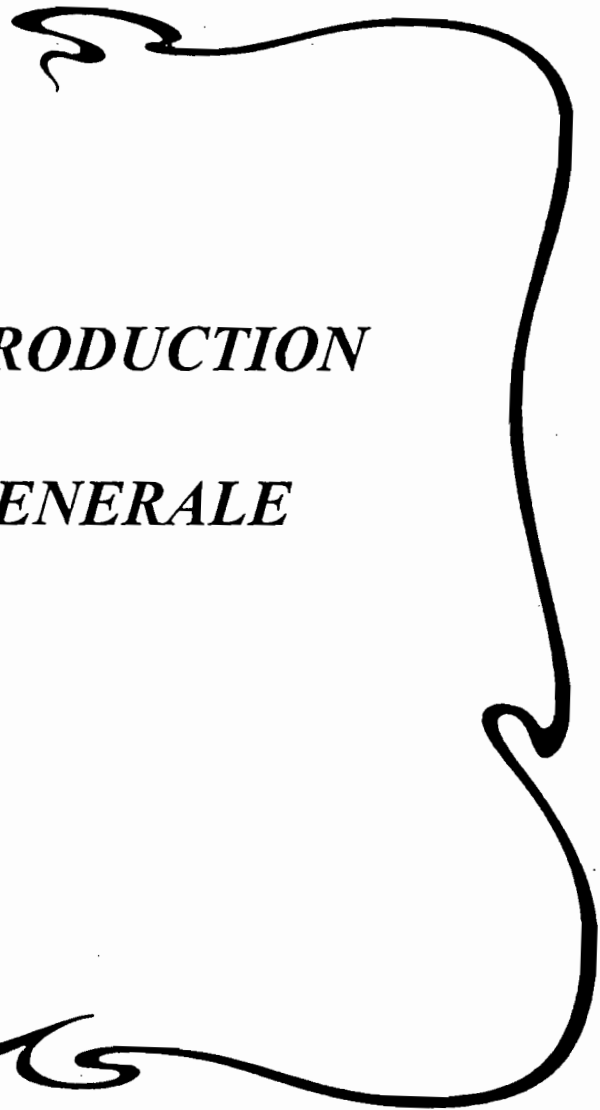
CHAPITRE VIII. REPONSE DES MICRO-ORGANISMES DU SOL A L'APPORT IN VITRO DE MOLECULES ORGANIQUES ET MINERALES	241
8.1. MATERIEL ET METHODES.....	241
8.2. DEGRADATION DES SUBSTRATS ET MINERALISATION POTENTIELLE DU CARBONE....	242
8.3. DEGRADATION DES SUBSTRATS ET MINERALISATION POTENTIELLE DE L'AZOTE.....	246
8.4. DISCUSSION.....	249
8.4.1. <i>Efficacité de l'utilisation des substrats carbonés par les micro-organismes du sol</i>	249
8.4.2. <i>Effet de l'apport de substrats sur le processus de minéralisation- immobilisation de l'azote</i>	253
8.5. CONCLUSION	256

CHAPITRE IX. MATIERE ORGANIQUE DU SOL ET FONCTIONNEMENT DES MICRO-ORGANISMES: SYNTHESE	258
9.1. INTRODUCTION.....	258
9.2. STATUT DE LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL.....	259
9.3. STATUT DES MICRO-ORGANISMES MINERALISATEURS DU CARBONE ET DE L'AZOTE	265
9.4. DYNAMIQUE DES ACTIVITES DE MINERALISATION DANS LE SOL	267
CONCNLUSIONS	274
BIBLIOGRAPHIE	279
ANNEXES	



INTRODUCTION

GENERALE



INTRODUCTION GENERALE

Les travaux présentés dans ce mémoire sont consacrés à quelques aspects de la caractérisation de la matière organique du sol et des activités microbiennes potentielles de minéralisation du carbone et de l'azote.

Ils s'inscrivent dans un ensemble plus vaste qui a pour objet la compréhension des mécanismes biologiques qui président à la circulation de la matière et de l'énergie dans les écosystèmes terrestres, tropicaux notamment: photosynthèse, production primaire, bilan d'énergie à l'interface sol-plante-atmosphère, bilan d'eau, décomposition, minéralisation. Ce travail s'inscrit en particulier dans un axe de recherche dont l'objectif global est d'aboutir à une vision intégrée des différents processus biologiques qui régissent le fonctionnement des écosystèmes tropicaux en prenant en compte:

☞ l'ensemble des processus biologiques qui ont un impact quantitatif ou qualitatif fort sur les flux d'énergie et de matière;

☞ leurs interactions, entre eux, ou avec d'autres dimensions de l'écosystème, comme sa structure spatiale ou sa dynamique à long terme et,

☞ le niveau d'expression des processus sur le terrain (qui dépend des contraintes exercées par le milieu physique), et l'intensité des interactions entre processus.

Nos travaux se veulent analytiques. Ils n'ont pas pour ambition de quantifier les processus de minéralisation du carbone et de l'azote, mais de comprendre une partie des déterminismes de ces processus. Ce sont donc des travaux fondamentalement expérimentaux, dans les méthodes employées bien entendu, mais aussi dans leur esprit général, puisque les concepts mis en œuvre sont toujours rapportés à des situations que l'on peut qualifier de potentielles. Leur valeur opérationnelle, prédictive, ne pourra être mesurée valablement qu'au fur et à mesure de l'utilisation des résultats et conclusions dans une modélisation fine des mécanismes biologiques de la minéralisation de la matière organique. Cette modélisation devra prendre en compte de façon explicite la localisation spatiale des processus biogéochimiques dans l'écosystème et leurs relations avec des processus de nature différente, démographique en particulier.

Dans la première partie de ce mémoire, nous présentons les objectifs du présent travail, et les contextes géographique et climatique de la zone d'étude.

La deuxième partie est consacrée à l'étude de la distribution de la matière organique du sol (teneurs en carbone organique et en azote total) à l'échelle d'une topoquésence (Chapitre III) et à l'échelle de la particule (Chapitre IV).

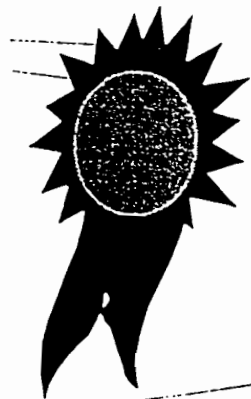
Dans la troisième partie, la matière organique du sol et la matière organique associée aux différentes particules minérales sont caractérisées d'une part, par d'autres paramètres chimiques tels que la teneur et la composition en polysaccharides et la composition isotopique de l'azote (Chapitre V) et d'autre part, par l'étude des activités microbiennes de minéralisation du carbone et de l'azote (chapitre VI).

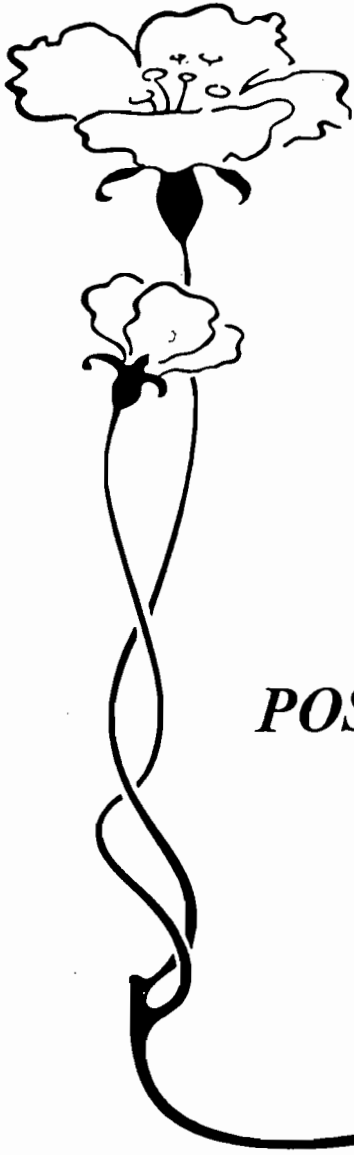
Enfin, dans la quatrième partie, nous étudions la réponse des micro-organismes du sol (minéralisation du carbone et de l'azote, biomasse microbienne) à l'apport de substrats organiques et minéraux divers (résidus végétaux, molécules chimiquement pures) (Chapitre VII et VIII). Les liens entre les principaux traits de l'hétérogénéité fonctionnelle de la matière organique étudiés dans ce travail sont synthétisés à la fin de ce mémoire (Chapitre IX). En conclusion, nous présentons des perspectives de recherche.

PREMIERE PARTIE



LE CADRE DE L'ETUDE





CHAPITRE I



POSITION DU SUJET

I. POSITION DU SUJET

1.1 Problématique générale

La dynamique de la matière organique dans le sol est un déterminant majeur du fonctionnement de l'écosystème. Elle s'exprime en effet par deux phénomènes opposés: d'une part le stockage de composés organiques, modulé par l'intensité de la production primaire et, d'autre part, leur déstockage, modulé par la qualité de l'environnement physique. Dans les deux cas, l'agent principal de cette dynamique est la microflore hétérotrophe du sol dont l'activité minéralisatrice, plus ou moins forte, fixe directement la quantité et la qualité de la matière organique présente dans le sol.

La matière organique est le paramètre fondamental de la fertilité du sol à long et à court terme. A long terme, elle représente un stock d'éléments chimiques, N, P, K, véritable réserve d'éléments nutritifs qui conditionne significativement la fertilité à venir. A court terme, elle est la source quasi exclusive du flux de nutriments, qui contraint fortement la croissance des plantes à chaque instant.

Mais, la matière organique du sol est aussi un stock de carbone. Cet aspect a pris toute son importance dans les années récentes suite à l'évaluation du risque climatique

consécutif à l'augmentation de la concentration en dioxyde de carbone dans l'atmosphère. Une simple comparaison des quantités de carbone contenues dans l'atmosphère d'une part, et dans le sol et la végétation d'autre part, montre en effet qu'il est théoriquement possible de tamponner une partie de l'excédent de carbone atmosphérique en accroissant modérément le stockage de matière organique dans les sols et la végétation.

Physique. chimie. biologie de la matière organique des sols

Fondamentalement, la quantité de matière organique dans le sol est la résultante de deux processus antagonistes: la production primaire ou, plus exactement, la fraction de cette production qui rentre dans le sol, et la minéralisation microbienne. Sa variation dans le temps peut être exprimée par l'équation simple (Henin, 1945: in Laudelout, 1990):

$$dC/dt = A - kC \quad \text{avec:}$$

dC/dt , changement du stock de matière organique dans l'intervalle de temps t ;

A : quantité de matière organique apportée annuellement;

k , coefficient de décomposition de la matière organique;

C : stock de matière organique présent dans le sol.

Il est inutile d'insister longuement sur la nécessité de caractériser correctement les apports (A) pour comprendre la dynamique de la matière organique. La nature spécifique et le type biologique de la végétation dominante déterminent la nature chimique des résidus végétaux (teneurs en azote, en lignine, etc.), c'est à dire leur valeur alimentaire vis à vis des micro-organismes. La structure spatiale de la végétation conditionne la distribution de la matière organique dans l'espace. L'intensité de la production primaire joue un rôle majeur en fixant le flux de matière organique entrant dans le sol. Il a été montré que le niveau des stocks organiques des sols est corrélé positivement à la température et la pluviosité (Laudelout *et al.*, 1960; Jones, 1973; Feller, 1994).

Le taux de décomposition de la matière organique (k) est l'autre paramètre déterminant la teneur du sol en matière organique. Il est fonction des conditions pédoclimatiques pertinentes à l'échelle du micro-organisme: température, humidité, oxygénation, minéralogie, acidité du sol (Theng *et al.*, 1989) et texture, qui conditionne une partie de ces facteurs (Anderson *et al.*, 1981; Jones, 1973; Feller *et al.*, 1991c; Hassink, 1992). Mais, le climat ne fait qu'exprimer un potentiel de décomposition, fixé d'abord par la nature chimique des composés organiques, puis par le degré de protection physique qui les affecte (Swift *et al.*, 1979). Teneurs en fibres, en lignine, en polysaccharides sont fréquemment corrélées à la vitesse de minéralisation de la matière

organique, de même que la texture à travers la quantité de particules minérales fines, c'est à dire à travers la quantité de sites disponibles (agrégats, feuillets argileux) qui rendent les composés organiques physiquement inaccessibles au métabolisme des micro-organismes.

Le niveau d'activité des micro-organismes hétérotrophes au carbone, dominants dans les sols, n'est rien d'autre que la résultante des contraintes physiques et chimiques qui déterminent la valeur de la matière organique vis à vis des processus du métabolisme. Son étude dans un environnement climatique constant (teneur en eau du sol, température) est donc susceptible de donner accès aux mécanismes fins qui régissent la dynamique de la matière organique et son corollaire, la minéralisation des éléments biogènes.

Minéralisation versus humification

Comme le montre la figure 1, la transformation quantitative et qualitative de la matière végétale morte, ce qu'il est convenu d'appeler la décomposition, est le résultat de deux processus complémentaires l'un de l'autre: la minéralisation et l'humification. Le premier conduit à la production d'éléments minéraux gazeux ou solubles dans l'eau, sous l'action des micro-organismes. Le second est la simple accumulation au cours du temps de molécules organiques d'origine variée, plus ou moins résistantes à la dégradation microbienne, dont l'ensemble constitue l'humus.

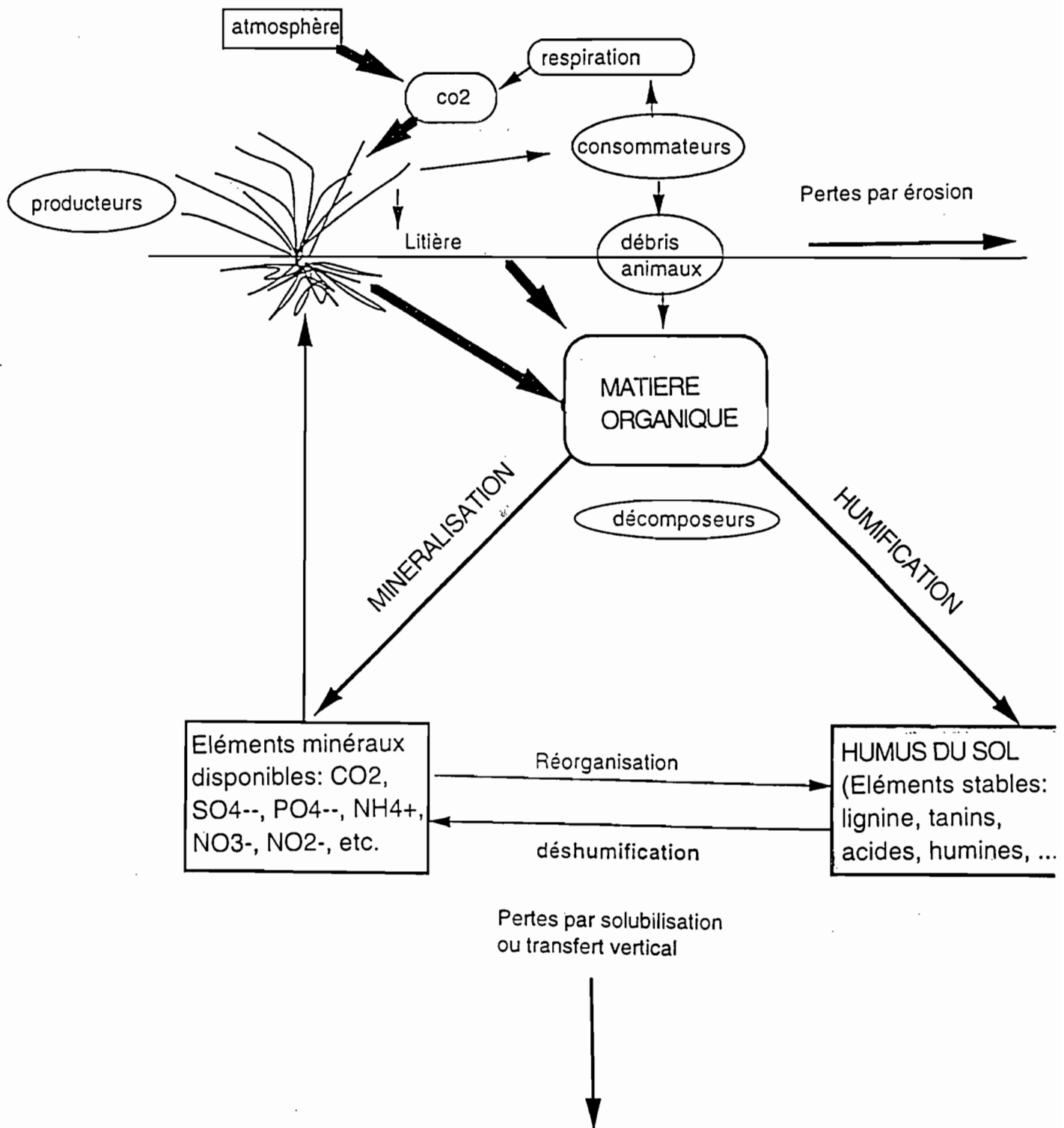


Figure 1: Cycle de la matière organique dans le sol.

Pour une meilleure compréhension de nos travaux, il nous semble utile de rappeler les grandes lignes des mécanismes de biodégradation de la matière organique qui ont fait l'objet de nombreuses publications synthétiques (Swift *et al.*, 1979; Anderson et Flanagan, 1989; Paul et Clark, 1989; Haynes, 1986). De nombreuses études ont également souligné le rôle joué par les racines et la faune tellurique dans l'évolution de la matière organique des sols à tous les stades de sa décomposition (Kubienna, 1955; Lavelle, 1978; Garnier *et al.*, 1987; Abbadie et Lepage, 1989; Abbadie *et al.*, 1992a).

La minéralisation de la matière organique est l'ensemble des processus biochimiques qui font passer les éléments constitutifs des êtres vivants de l'état organique à l'état minéral. Les molécules organiques sont progressivement dégradées et des composés minéraux variés sont produits (CO_2 , NH_4^+ , NO_3^- , SO_4^{2-} , PO_4^{3-} , etc.), émis dans le milieu et, pour certains d'entre eux au moins, réutilisés par les plantes, les micro-organismes ou les animaux.

Ce processus de minéralisation est réalisé par un grand nombre de plantes et d'animaux et surtout, en ce qui nous concerne, de micro-organismes du sol. Ces derniers sont en général hétérotrophes au carbone. Ils trouvent dans les composés organiques qu'ils consomment à la fois une source d'énergie, une source de carbone "cellulaire" et une source d'éléments variés nécessaires à leurs biosynthèses diverses.

L'humification est un ensemble de processus extrêmement complexes, très différents les uns des autres, qui échappent encore à la compréhension claire des chimistes et des spécialistes de la science du sol. C'est à la fois un processus d'accumulation de molécules résistantes à la minéralisation (lignine, tanins, etc.), et d'accumulation de composés nouveaux, sous produits du métabolisme microbien. L'humus *sensu stricto* regroupe des molécules extrêmement variées comme les acides humiques, les acides fulviques, les humines, les protides, les glucides, les tanins, etc. Ces substances plus ou moins stables, qui forment l'humus *sensu stricto* ou constituent amorphe de la matière organique du sol, constituent un stock peu actif et ne sont dégradées que lentement par les micro-organismes. Les mécanismes biochimiques de cette dégradation sont encore mal connus (Swift *et al.*, 1979). Mais on sait que lorsque les micro-organismes du sol sont stimulés par un apport extérieur de carbone ou d'azote, l'humus peut subir une minéralisation additionnelle plus ou moins forte selon les conditions pédoclimatiques qui prévalent.

La matière organique du sol, un "continuum biochimique"

La matière organique du sol apparaît donc comme un ensemble très hétérogène de composés chimiques, d'origine variée. On y distingue d'abord des particules de forme plus ou moins définie qui trahit sans ambiguïté leur origine végétale récente: morceaux de feuilles et d'organes végétaux divers, débris radicellaires. A une échelle d'observation plus fine, il faudrait y ajouter les restes des "cellules" microbiennes. Ils

constituent parfois un compartiment quantitativement non négligeable, mais toujours un compartiment qualitativement important compte-tenu de leur haute biodégradabilité. Leur composition chimique est en général encore assez proche de celle de la matière vivante.

A cette matière organique "figurée", il faut ajouter une matière organique amorphe: produits du métabolisme microbien (Paul et Clark, 1989) et molécules organiques d'origine végétale ou animale qui ont déjà subies un nombre plus ou moins élevé de transformations biochimiques. Ces molécules sont souvent adsorbées sur les particules fines du sol, ce qui les préserve partiellement des attaques microbiennes. Elles constituent un compartiment souvent quantitativement important, mais qualitativement secondaire compte-tenu de la faiblesse des activités microbiennes qu'elles permettent et de la production de nutriments minéraux qui leur sont liées.

La matière organique du sol est donc composée d'une véritable série de composés qui diffèrent les uns des autres par leurs propriétés physiques et chimiques et par leur contribution au stock organique total du sol. Les composés les plus facilement dégradables sont généralement minoritaires alors que les plus résistants à la dégradation sont majoritaires. On peut se représenter la dynamique d'une "particule organique" comme le passage de cette particule par tous les stades de dégradation ou de maturation, depuis la particule de matière morte qui vient juste d'être produite jusqu'à la particule très humifiée, âgée de dizaines ou de centaines d'années.

Dans cette optique, on peut voir la matière organique du sol comme un continuum de composés plus ou moins accessibles aux micro-organismes, physiquement et surtout chimiquement, plus ou moins abondants, contribuant chacun pour leur part à la production de nutriments minéraux. Pour prévoir l'activité microbienne potentielle dans un sol, il suffirait en théorie de connaître la structure chimique du continuum matière organique, l'activité réelle n'étant que l'expression de ce potentiel modulé par les liens physiques contractés avec les particules minérales et par le climat du sol.

Le sol est en effet, un ensemble de particules minérales plus ou moins fortement liées entre elles par les composés organiques. Du fait de l'organisation spatiale des particules minérales, ou de leur nature chimique, des quantités plus ou moins importantes de composés organiques sont "séquestrés" dans les espaces inter-particulaires, ou étroitement liées aux particules argileuses. Les résidus nouvellement incorporés au sol sont généralement associés aux particules grossières, tandis que les composés fortement remaniés et humifiés sont liés aux particules fines (Oades et Ladd, 1977; Bruckert, 1979; Feller *et al.*, 1983). Les micro-organismes du sol ne devraient donc pas être capables d'assimiler de la même façon les différentes fractions de la matière organique du sol.

Dans la pratique, le sol a été fréquemment fractionné en groupes de composés chimiques par des extractions successives. On peut ainsi obtenir des polysaccharides,

des acides fulviques, des acides humiques et autres. Mais, la composition exacte de ces groupes est souvent difficile à établir, de même que leur signification par rapport aux composés existants réellement dans le sol avant l'extraction. De plus, il est presque impossible d'établir un lien constant entre le caractère chimiquement extractible d'un composé ou d'une famille de composés organiques et sa valeur pour le métabolisme microbien.

Il existe heureusement des méthodes indirectes qui permettent d'explorer les liens entre la composition chimique de la matière organique des sols et les activités biologiques qui s'y déroulent. Un premier groupe consiste à profiter du parallélisme existant entre la structure chimique des particules de matière organique, leur taille et leur degré d'association avec les particules minérales. Séparer des particules organo-minérales par des moyens physiques revient plus ou moins à créer des classes de composés organiques aux propriétés chimiques différentes, supportant des activités microbiennes différentes.

Un deuxième groupe de méthodes consiste à étudier la réaction de la microflore des sols à l'apport de substrats simples ou complexes. On peut profiter de situations de terrains où la végétation diffère d'un point à l'autre de l'espace, entraînant une certaine variabilité des sources organiques dans le sol. On peut aussi procéder expérimentalement en simulant au laboratoire la décomposition de matériel végétal, ou

apporter des molécules chimiquement pures et suivre leur dégradation dans le temps. Dans tous les cas, ces méthodes indirectes permettent d'évaluer globalement le poids des déterminismes chimiques dans l'activité microbienne de dégradation et de minéralisation de la matière organique.

1.2. Etat des connaissances antérieures

Beaucoup de sols tropicaux sont pauvres en matière organique, surtout sur substrat sableux (Richter et Babbar, 1991). Les causes de cette pauvreté sont connues: faible teneur en argile qui ne confère au sol que de faibles capacités de protection des molécules organiques contre les attaques microbiennes; conditions pédoclimatiques entraînant une dégradation rapide des végétaux morts, amoindrissant la voie de l'humification au profit de la minéralisation; faiblesse de la production primaire, notamment hypogée, dans certaines situations. Les sols de la savane de Lamto en Côte d'Ivoire, écosystème de référence de "l'équipe savane", n'échappent pas à ce schéma, mais ils sont aussi sous l'influence des feux de brousse annuels qui entraînent des pertes importantes de matière organique et d'éléments minéraux qui, en l'absence d'incendie, devraient, en partie au moins, rentrer dans le sol. La quantité de litière végétale disponible pour le sol est estimée à Lamto à 2 à 8 t/ha/an environ (César, 1971).

Le carbone organique des sols de Lamto atteint à peine 1%, l'azote 0,05% (Abbadie, 1990) et les rapports C/N sont bas (10 à 14). L'activité microbienne est peu intense: le potentiel de minéralisation du carbone varie entre 1 et 2,5 % en 30 jours (Abbadie, 1990; Mordelet, 1993), sans doute en raison du manque de carbone assimilable (Legay et Schaeffer, 1983). La minéralisation de l'azote du sol, la fixation biologique et la quantité d'azote minéral apportée par les eaux de pluies couvrent moins de 30 % des besoins de la végétation (Abbadie, 1990).

Teneur en matière organique (Feller, 1995), en phosphore soluble et capacité d'échange cationique sont considérés comme des indicateurs classiques de la fertilité des sols. Tous ces indicateurs sont à Lamto, sans exception, à des niveaux bas ou très bas, mais le niveau de la production primaire (plus de 35 tonnes de matières sèche par hectare et par an) est l'un des plus élevés du monde (Menaut et César, 1979). Il existe donc une contradiction entre la fertilité mesurée par le niveau de production primaire et la fertilité mesurée par les caractéristiques physico-chimiques du sol. La résolution de cette contradiction est susceptible d'aider à la mise au point de méthodes durables d'exploitation des sols tropicaux sableux.

Des études antérieures ont montré que le sol ne pouvait pas être considéré comme un ensemble homogène du point de vue de son fonctionnement, et qu'au contraire, les activités microbiennes étaient concentrées en des points précis placés sous l'influence de la faune du sol ou des racines. Les parois des chambres à meules des

termite champignonnistes sont, par exemple, le siège d'une minéralisation du carbone deux fois plus active que dans le sol exempt d'activité microbiologique récente, et d'une minéralisation de l'azote trois fois plus active; ces structures sont entourées d'une biomasse racinaire accrue (Abbadie et Lepage, 1989). L'observation du traçage naturel du cycle de l'azote par l'azote 15 a également montré que la production d'azote minéral est concentrée à l'aplomb des touffes de graminées pérennes, là où la litière de racines mortes aisément biodégradables est abondante, là aussi où les racines vivantes qui prélèvent l'azote minéral sont en densité très élevée (Abbadie *et al.* 1992). Cette concentration spatiale de la production de nutriments minéraux en des points bien exploités par les racines entraîne un temps de résidence de ces minéraux dans le sol faible et une probabilité de prélèvement par les racines fortes.

La dynamique de la matière organique du sol au niveau de certains "sites actifs" est donc relativement bien connue et comprise quant à ses mécanismes. Paradoxalement, beaucoup moins de connaissances sont disponibles en ce qui concerne cette même dynamique en dehors des sites actifs, c'est à dire dans la plus partie de la masse du sol. Dans ce sol, la matière organique semble particulièrement résistante à la biodégradation. Elle est caractérisée par l'abondance de molécules fortement polymérisées (acides humiques gris). Seulement 25 % du carbone total peut être extrait du sol (au sens de Duchaufour et Jacquin, 1966) sous la forme d'acides fulviques, bruns et humiques gris (Delmas, 1967; Lavelle et Schaefer, 1974). Les micro-organismes

présents sont à la fois peu nombreux (de 8 à $30 \cdot 10^6$ cellules par gramme de sol sec) et peu actifs (Pochon et Bacvarov, 1973), probablement en raison du manque de substrats carbonés assimilables (Darici, 1978).

1.3. Insertion dans les travaux de l'équipe savane

Le stockage de la matière organique dans le sol, la production des nutriments assimilables et la production primaire qui en découle, sont la résultante de nombreux processus complexes, plus ou moins liés. Seule une approche globale des mécanismes impliqués peut permettre une compréhension prédictive de ces processus. Les résultats présentés dans ce mémoire s'insèrent dans l'ensemble des travaux menés par "l'équipe savane" du Laboratoire d'Ecologie de l'Ecole Normale Supérieure (Université Pierre et Marie Curie, CNRS URA 258¹). Ces travaux sont consacrés à la structure, au fonctionnement et à la dynamique des écosystèmes terrestres, notamment tropicaux (Figure 2).

Par structure, il faut entendre principalement la composition en espèces ou en groupes fonctionnels de l'écosystème, et la distribution dans l'espace des acteurs de l'écosystème et des processus qu'ils mettent en oeuvre. Par fonctionnement, il faut

¹Centre National de la Recherche Scientifique, organisme Français de recherche; Unité de Recherche Associée

entendre l'ensemble des processus qui assurent la circulation de la matière et de l'énergie à une échelle de temps donnée (relativement courte, de l'ordre de l'année). Par dynamique il faut entendre l'ensemble des processus qui assurent la mise en place, le maintien et l'évolution de l'écosystème en fonction des variations des contraintes externes (échelle de temps de l'ordre de la décennie ou de la centaine d'années).

L'objectif synthétique des travaux de "l'équipe savane" est de relier ces trois dimensions de l'écosystème: structure, fonctionnement et dynamique. La biogéochimie du sol est abordée à travers la compréhension des processus du cycle de l'azote et du carbone dans l'écosystème. Dans les deux cas, trois types de travaux sont menés :

é élucidation des processus microbiens de la minéralisation du carbone et de l'azote par les micro-organismes du sol, qui aboutissent à la modélisation des processus "de fond" impliqués dans le dynamique de la matière organique (Abbadie, 1983 et 1990).

é élucidation des mécanismes par lesquels les racines et les animaux du sol modifient par leur physiologie, leur comportement, leur démographie et leur distribution dans l'espace les processus "de fond" signalés ci-dessus (Lavelle *et al.*, 1983; Abbadie et Lepage, 1989; Abbadie *et al.*, 1992b; Martin, 1992) ;

✎ élucidation des mécanismes d'utilisation des nutriments assimilables par les plantes (Mordelet *et al.*, 1993 et 1996).

Nos travaux s'inscrivent dans le premier type de travaux, à savoir l'élucidation des mécanismes "de fond", de nature microbienne, de la minéralisation du carbone et de l'azote.

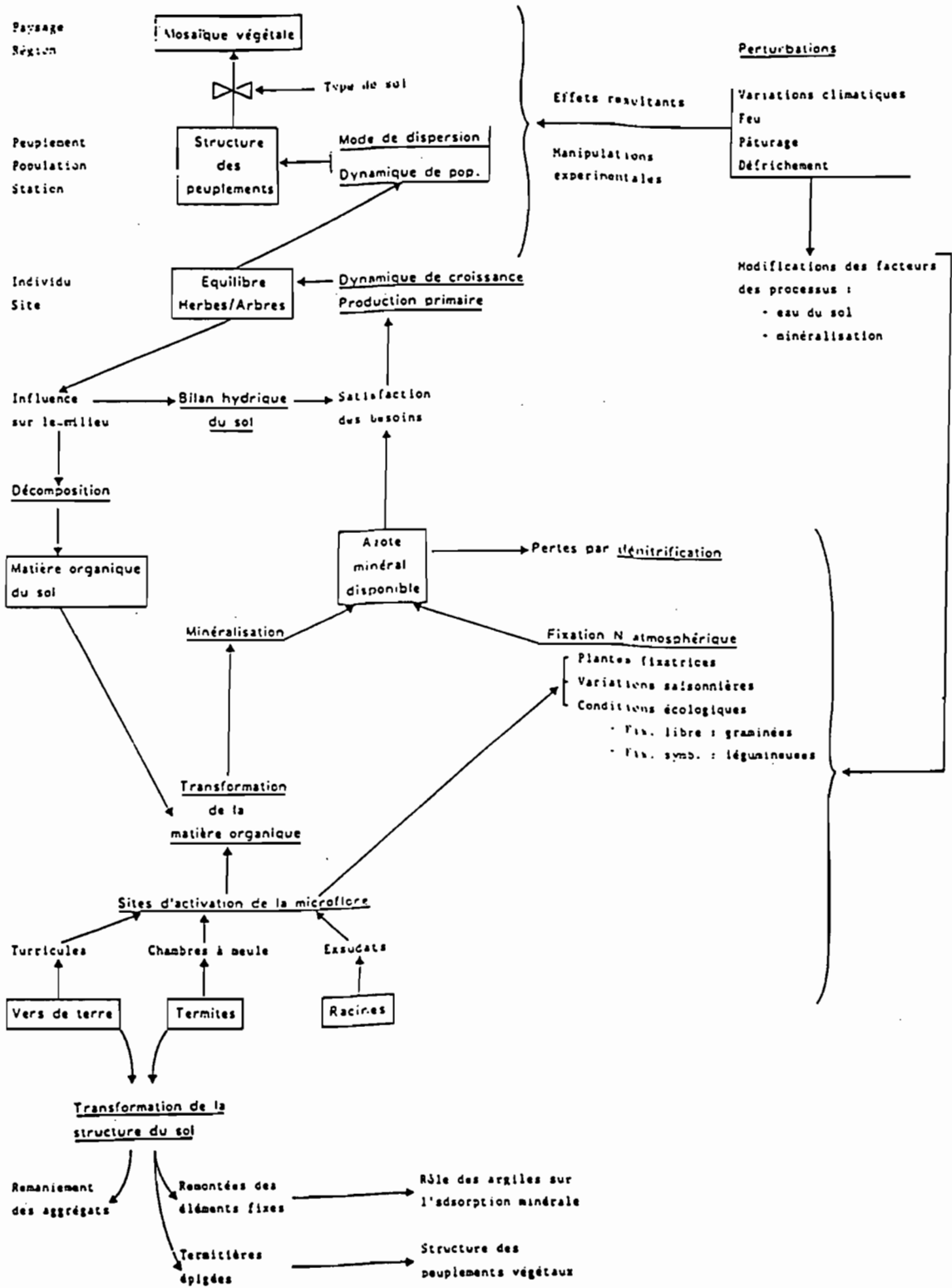


Figure 2: Problématique générale des recherches sur le fonctionnement et la dynamique d'écosystèmes tropicaux (in Rapport d'activités de l'URA 258).

1.4 Objectifs de la recherche

Les travaux réalisés dans cette thèse ont pour objectif d'évaluer les déterminismes chimiques et microbiens de la dynamique de la matière organique dans les sols de la savane de Lamto en Côte d'Ivoire et de la minéralisation de l'azote. On cherchera à identifier des indicateurs de la qualité de la matière organique, pertinents vis à vis de la physiologie des micro-organismes, c'est à dire, qui permettent d'en prévoir le degré d'activité. Nous essaierons donc de qualifier les divers états chimiques de la matière organique et de quantifier le comportement des micro-organismes associés à ces états, notamment des micro-organismes hétérotrophes par mesure de la minéralisation du carbone et de l'azote en situation contrôlée.

L'activité microbiologique des sols sera évaluée au laboratoire par des incubations aérobies, à température constante, en absence de lumière et en présence d'eau, apportée en quantité telle que sa disponibilité pour les micro-organismes est la même dans tous les échantillons de sols utilisés, quelle que soit leur texture. Dans ces conditions, tous les sols utilisés ne varient que par la quantité et la qualité (chimique et éventuellement physique) de la matière organique qu'ils contiennent et, dans certains cas, par la microflore hétérotrophe qu'ils abritent. Tous les autres déterminants sont en principe identiques.

La durée des incubations sera toujours courte. En effet, les sols de Lamto sont sableux et sont l'objet d'un grand nombre de phases d'humectation et de dessiccation, d'autant plus que les pluies sont fréquemment séparées par des périodes non pluvieuses de plusieurs jours consécutifs. Les micro-organismes fonctionnent donc eux aussi par courtes périodes successives. Il nous a donc paru extrêmement important de nous approcher autant que possible de ces conditions, la dynamique de micro-organismes fonctionnant par "flush" ayant toutes les chances d'être très différente de celle de micro-organismes fonctionnant en continu.

Les conditions d'incubation des échantillons de sol étant réputées optimales, les flux de dioxyde de carbone et les accumulations d'azote-minéral-mesurées seront maximales. On parlera donc d'activités potentielles, de respiration potentielle, de minéralisation potentielle pour bien indiquer que les quantités mesurées au laboratoire n'ont rien à voir avec celles qu'on peut mesurer sur le terrain, ces dernières étant beaucoup plus faibles. L'objectif de ce travail n'est pas de quantifier les flux réels de matière, mais de comprendre les mécanismes qui pilotent l'expression des processus des cycles du carbone et de l'azote. La quantification exacte des flux viendra plus tard, à l'aide d'une modélisation mathématique dont la structure sera édifiée à partir des conclusions et des concepts dégagés dans ce travail.

L'objectif général de ce travail est la compréhension du déterminisme de l'activité microbienne qui contrôle à la fois le niveau de production des nutriments

assimilables par les plantes et le niveau d'humus, réserve à long terme de nutriments et de carbone (Figure 3). Très concrètement, nous nous intéresserons à :

☞ la caractérisation par des critères chimiques variés de la qualité des différentes matières organiques citées ci-dessus ;

☞ l'identification des facteurs chimiques qui gouvernent l'activité et la biomasse microbiennes ;

☞ l'étude des liens entre l'activité microbienne hétérotrophe et la production de nutriments (azote minéral) utilisables par les plantes ;

☞ la mise en relation des différents états de la matière organique et le niveau d'activité des micro-organismes, évalué par leur respiration potentielle ;

☞ la localisation des activités microbiennes de minéralisation du carbone et de l'azote sur les différents types de matière organique disponibles dans l'écosystème savane :

✓ litière "fraîche" de feuilles d'arbres, de feuilles et de racines d'herbacées ;

✓ humus de différentes origines (herbes, arbres) ;

✓ humus à différents degrés de maturation ;

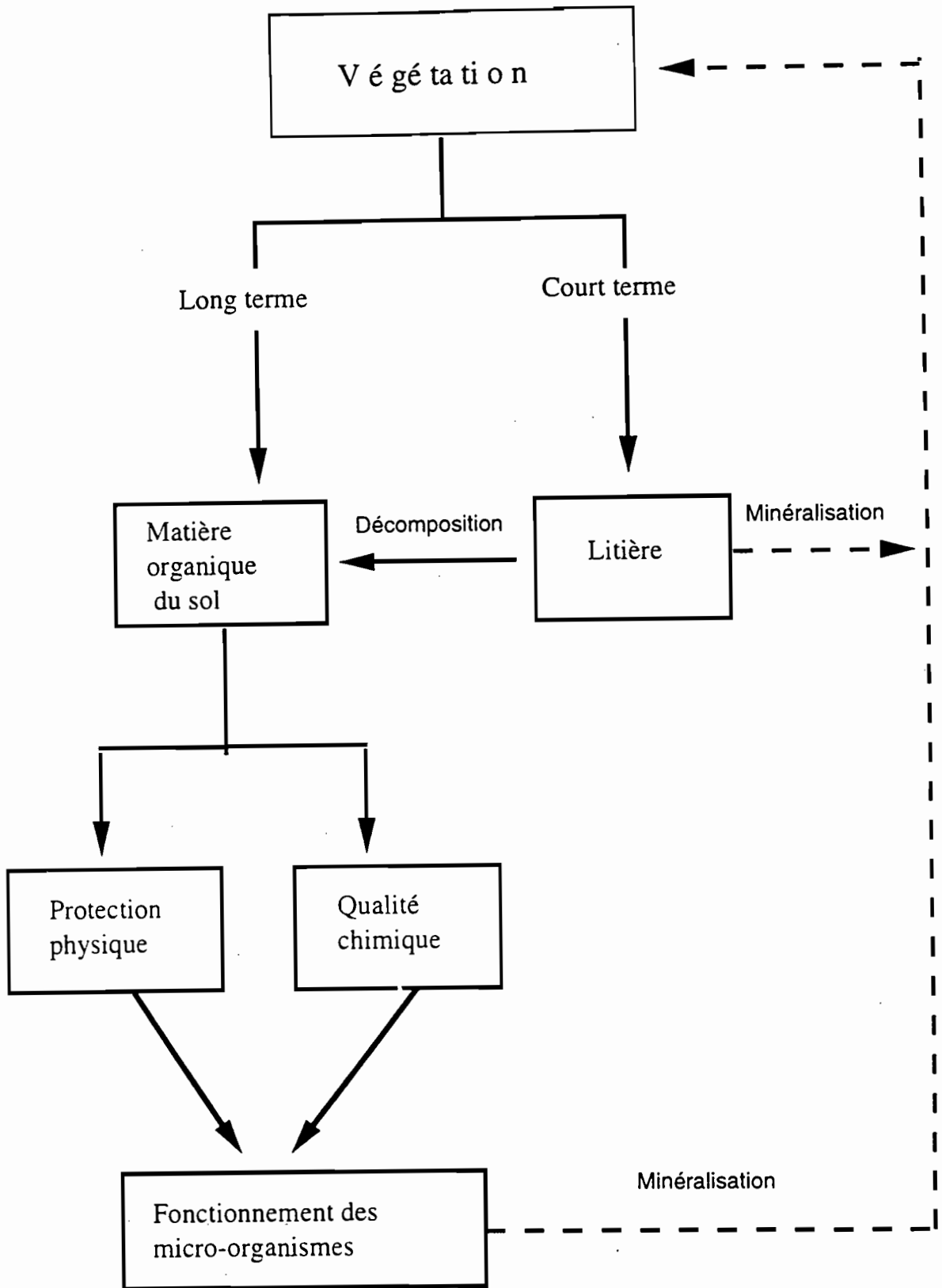
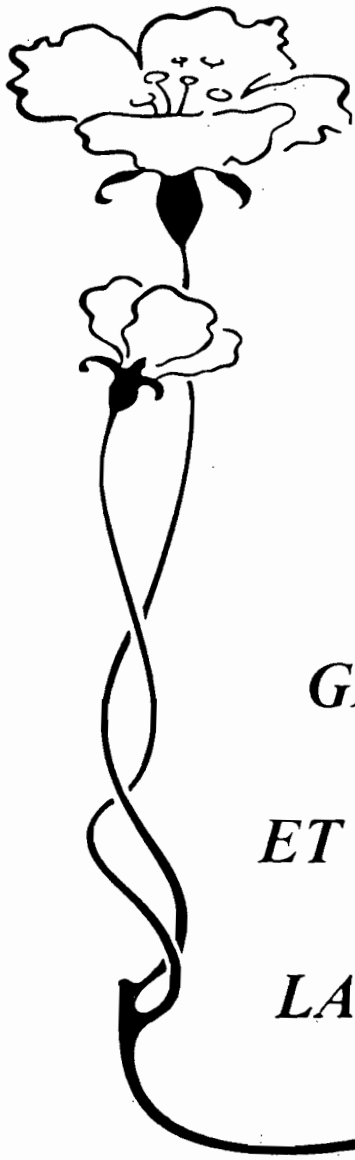


Figure 3: Axes de recherche entre la dynamique de la matière organique du sol et le fonctionnement de l'écosystème, développés dans le présent travail.



CHAPITRE II



CONTEXTE
GEOGRAPHIQUE
ET CLIMATIQUE DE
LA ZONE D'ETUDE

II. CONTEXTE GEOGRAPHIQUE ET CLIMATIQUE DE LA ZONE D'ETUDE

La région de Lamto est une zone de savanes, située dans la partie Sud de la Côte d'Ivoire à 200 km au NNO d'Abidjan (Figure 4), par 5°02' de longitude Ouest et 6°13' de latitude Nord. Le réseau hydrographique régional est constitué de deux fleuves principaux: à l'Est le Bandama, et à l'Ouest le N'zi. La Station d'Ecologie Tropicale est entourée de 2500 ha, mis en réserve (flore et faune) depuis 1962.

2.1. Le climat

Les trois quarts de la Côte d'Ivoire sont couverts par un climat du type éburnéen (régime pluviométrique à quatre saisons). Le climat de Lamto est éburnéen intérieur typique (Riou, 1974) représentant une transition entre le régime équatorial à quatre saisons et le régime tropical à deux saisons.

La pluviosité moyenne annuelle est d'environ 1200 mm, et est d'une très grande variabilité inter-annuelle. Sur 20 ans en effet (1962-1982), l'étendue de la série pluviométrique varie entre 943 mm et 1689 mm. Une étude détaillée des caractéristiques

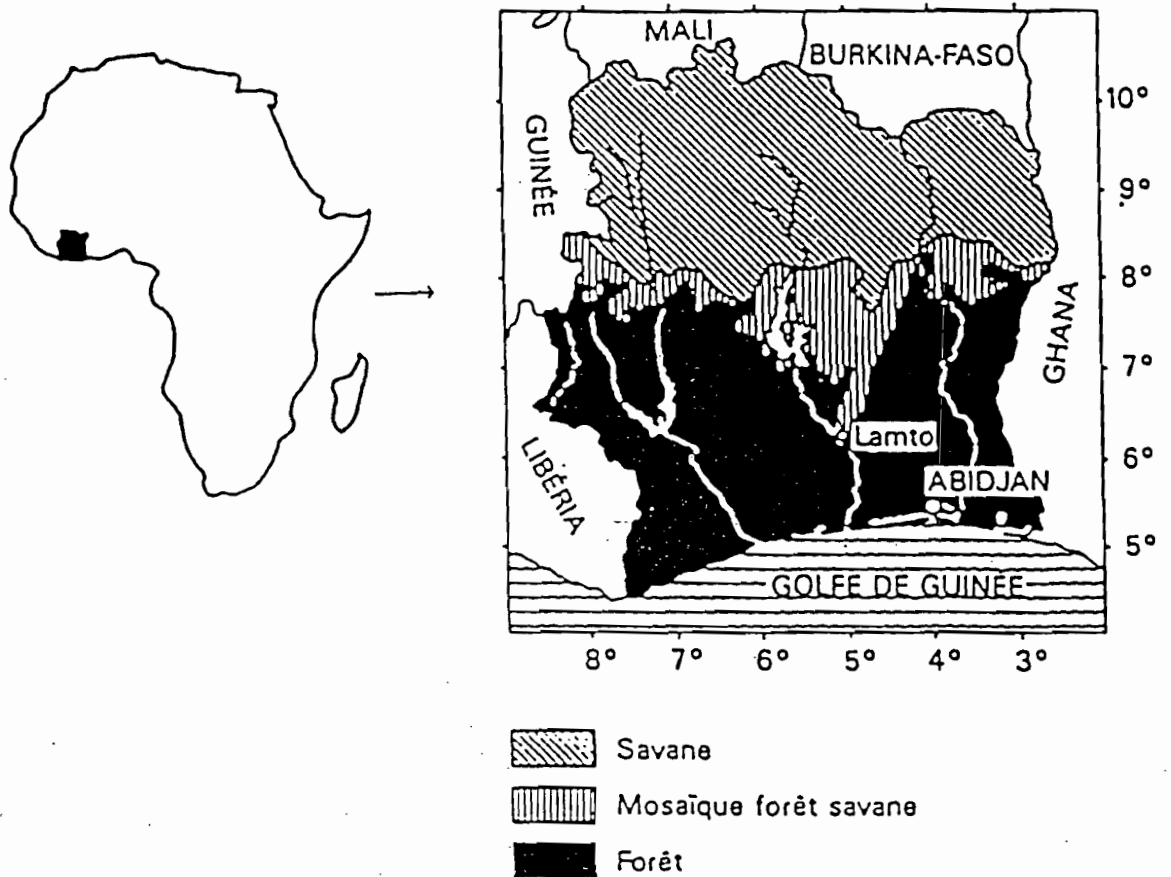


Figure 4: Situation géographique de la zone d'étude (d'après Gautier, 1988).

climatiques de Lamto est donnée par Lecordier (1974) et par Pagney (1988). Ce dernier a dégagé un rythme saisonnier quadripartite: la grande saison sèche, la grande saison des pluies, la récession intrapluviale, la petite saison des pluies:

✓ la grande saison sèche s'étale de novembre à mars avec trois mois secs fondamentaux: décembre, janvier, et février; les mois de novembre et mars représentent la transition avec les saisons humides;

✓ la grande saison des pluies débute en mars-avril, et se prolonge jusqu'en juillet. Pendant cette période, les températures encore élevées (supérieures à 25°C) montrent une tendance à la baisse, contrairement à l'humidité de l'air qui augmente jusqu'à des taux élevés (70%);

✓ la récession intrapluviale se place en moyenne sur août. Pendant cette période, les pluies diminuent nettement, de même que les températures. Il subsiste tout de même, une faible évaporation et une forte humidité de l'air: il ne s'agit donc pas d'une coupure profonde entre la première et la deuxième saison des pluies;

✓ la seconde saison des pluies (septembre-novembre) se caractérise par la remontée des températures et de l'insolation, par le maintien d'une faible évaporation et d'une humidité atmosphérique élevée. Elle est moins arrosée et plus courte que la première saison des pluies.

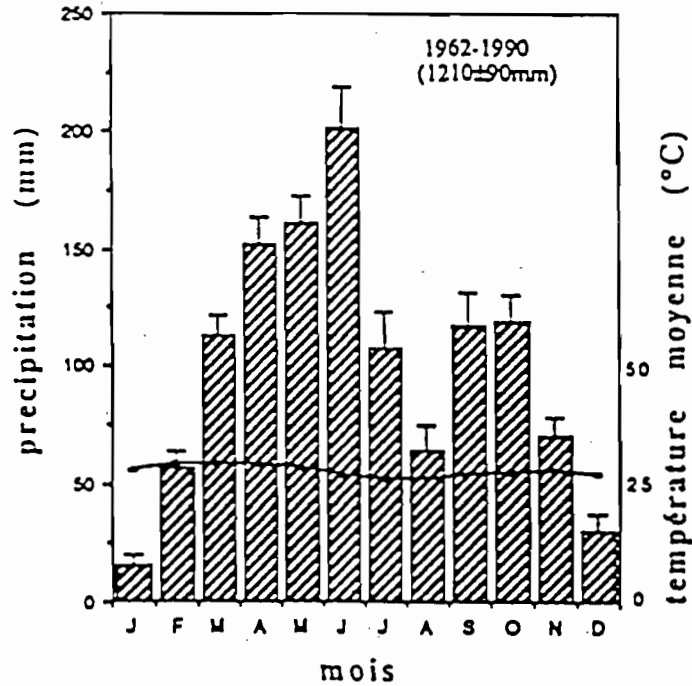


Figure 5: Diagramme ombrothermique de Lamto (in Le Roux, 1995a)

Le climat de Lamto est chaud: les températures les plus élevées se situent en février-mars (30°C), et les plus basses en juillet-août (24°C), au moment de la récession intrapluviale. Les températures moyennes journalières varient entre 24 et 30°C en saison sèche, entre 25 et 28°C en saison des pluies; la température moyenne mensuelle est d'environ 27°C et varie très peu d'une saison à l'autre.

2.2. La végétation

La région de Lamto se situe dans une zone de contact entre la forêt et la savane, et cette situation confère une particularité à la végétation de Lamto. Celle-ci appartient au domaine des savanes préforestières de type guinéen, classées par (Adjanooun, 1964), dans l'association à *Brachiaria brachylopha*, sous-association à *Loudetia simplex*. Ces savanes se développent immédiatement au nord de la forêt dense. Leur physionomie est caractéristique, avec leurs palmiers rôniers et arbustes divers disséminés sur un tapis herbacé continu:

✓ la strate herbacée qui dépasse rarement 2,5 m de haut, est dominée par les graminées qui représentent 75 à 99% de la biomasse (César, 1971; César et Menaut, 1974), et dont les principales espèces sont: *Brachiaria brachylopha*, *Loudetia simplex*, *Hyparrhenia smithiana*, *Panicum fulgens*, *Hyparrhenia diplandra*, *Andropogon schirensis* et *Imperata cylindric*;

✓ la strate arbustive (2 à 7 m) est relativement pauvre: 70 espèces ligneuses, dont les principales sont *Borassus aethiopum*, *Cussonia barteri*, *Piliostigma thonningii*, *Bridelia ferruginea* et *Crossopteryx febrifuga* (Menaut, 1971);

✓ la strate arborée (8 à 20 m) n'est présente qu'au niveau des forêts galerie le long des cours d'eau, de la forêt riveraine du fleuve Bandama et de quelques lambeaux et îlots forestiers semi-décidus sur plateaux secs. Les principales espèces sont: *Triplochiton scleroxylon*, *Azelia africana*, *Pseudospondias microcarpa*, *Napoleona vogelii*, *Croton scarciesii*, *Pterocarpus santalinoïdes*, *Cola laurifolia*, *Lonchocarpus sericeus*, *Cola gigantea* (Devineau, 1976).

Il existe de grandes variations de la densité des peuplements ligneux en savane. Cette densité est globalement croissante avec l'altitude. Ces savanes sont très polymorphes, et six faciès principaux sont classiquement distingués (César, 1971); (César et Menaut, 1974): la savane herbeuse à *Loudetia simplex*; la savane herbeuse de transition à Andropogonées; la savane arbustive de transition à Andropogonées; la savane arbustive claire à Andropogonées; la savane arbustive dense à *Imperata cylindrica*; la savane boisée à Andropogonées

De nombreux travaux, faisant appel à des modes de calcul variés, ont porté sur la production primaire des savanes de Lamto (César, 1971; Menaut, 1971; César et Menaut, 1974; Fournier, 1982 et 1991; Abbadie, 1984; Mordelet, 1993; Gignoux, 1994; etc.). La production primaire totale estimée varie de 21 t/ha/an à 36 t/ha/an selon les milieux (Menaut et César, 1979). La production primaire épigée représente 10 à 14 t/ha/an (Abbadie, 1983); elle est régulièrement en grande partie (50 à 80%) détruite par le passage annuel du feu (au mois de janvier).

Le feu apparaît dans les écosystèmes de savane comme un facteur du milieu à part entière (Menaut, 1983), en ce sens qu'il semble jouer un rôle important dans le maintien de l'équilibre herbes/arbres en savane (Menaut *et al.*, 1993), et entre la forêt et la savane (Lamotte, 1967). Outre leur effet destructif sur la végétation, les feux ont des répercussions sur le sol en particulier sur les horizons superficiels dont ils modifient les propriétés physiques (Foregard et Frenot, 1987; Diaz-Fierros *et al.*, 1989), chimiques, physico-chimiques (Russel *et al.*, 1974), et biologiques (Prieto-Fernandez *et al.*, 1993). Mais bien que régulièrement brûlées, les savanes de Lamto sont de plus en plus envahies par des espèces ligneuses (Gautier, 1990; Dauget et Menaut, 1992), et les parcelles expérimentales protégées des feux ont été colonisées par des espèces de forêt (Vuattoux, 1970 et 1976).

Le passage des feux entraîne une perte importante de matière organique, et des effets néfastes sur les micro-organismes du sol. Par exemple, lorsque le sol est exposé pendant 10 mn à une température de 70°C, les micro-organismes du sol peuvent être détruits. (Lawrence, 1956; in Raison, 1979). Les feux influencent également étroitement le cycle des nutriments (White, 1986; Kutiel et Naveh, 1987; Marion *et al.*, 1991), et donc la fertilité des sols (Prieto-Fernandez *et al.*, 1993). Plus directement, le dépôt des cendres à la surface du sol peut entraîner une augmentation de la teneur du sol en éléments minéraux (Raison, 1979; Marion *et al.*, 1991). Mais dans un écosystème comme celui de Lamto, le devenir des cendres est fortement dépendant de la présence

ou l'absence de vent après les feux, de l'arrivée ou non de la pluie (les feux ont lieu en janvier, le mois le moins pluvieux de l'année: cf. Figure 5). L'effet du feu sur le cycle des nutriments du sol est donc variable d'une année à l'autre.

2.3. Les sols

Les sols les plus répandus sont des sols ferrallitiques sous forêts et des sols ferrugineux tropicaux sous savane. Le sous-sol est en général granitique, mais quelques gisements de roches vertes et d'amphibolites peuvent affleurer et donner naissance à des terres noires ou vertisols (Delmas, 1967; Riou, 1974). Nous ne décrivons que très brièvement, les quatre principaux types de sol cités par (Delmas, 1967):

✓ les sols ferrugineux tropicaux des plateaux et des hauts de pente: ce sont des sols très sableux (de 40 à 60% de sables grossiers et 20 à 30% de sables fins), pauvres en argile, très pauvres en calcium, potassium, phosphore et humus, totalement dépourvus de calcaire. Ces sols sont légèrement acides (le pH varie de 6,5 à 5); la matière organique est présente en surface (de 1,2 à 2%), mais peu abondante au-delà de 25 cm (de 0,5 à 1,5%). Le taux d'azote est d'environ 1‰ en surface. Du fait de la rareté des éléments essentiels, ces sols sont d'une valeur nutritive faible.

✓ les sols ferrugineux de pente: ils sont un peu plus limoneux en surface que les précédents, plus imperméables à l'eau et présentent des risques d'érosion. Ils sont également dépourvus de calcaire, et très pauvres en éléments nutritifs;

✓ les sols hydromorphes de bas de pente, qui montrent en surface des horizons limoneux reposant sur des horizons sableux profonds. Ils sont gorgés d'eau en permanence;

✓ les terres noires sur amphibolites: ce sont des sols de texture, de structure et de caractères chimiques très différents de tous les précédents. Ces sols argilo-limoneux sont riches en matière organique jusqu'à une profondeur de 20 cm (3 à 6%). Ils sont très faiblement acides (pH 6 à 6,9), pauvres en potassium et phosphore, riches en magnésium, en calcium, et ont un fort taux d'argile (18 à 25% en surface) surtout des montmorillonites.

Les sols de Lamto sont donc caractérisés par leur hétérogénéité texturale, leur commune pauvreté en azote, phosphore, potassium, matière organique, et leur faible valeur agronomique. La population microbienne est dominée par les actinomycètes, suivis par les bactéries et les champignons (Barois, 1987). Des croûtes algales

constituées de Cyanophycées et de Chlorophycées recouvrent souvent la surface du sol entre les touffes d'herbes; elles jouent un rôle dans l'apport de substrat énergétique par la photosynthèse, et par la fixation atmosphérique de l'azote (Schaefer, 1974; Rambelli, 1971: in Barois, 1987).

Les horizons de surface du sol (0-60 cm) sont le principal réservoir d'eau à disposition pour les plantes herbacées et ligneuses (Le Roux, 1995a). Il existe de très fortes variations de la disponibilité en eau du sol (sols ferrugineux), allant de 31 mm (valeur du point de flétrissement permanent) en fin de grande saison sèche à 105 mm (valeur de la capacité au champ) en saison des pluies. Mais la réserve utile maximale (74 mm) pour la couche 0-60 cm, est supérieure aux valeurs rapportées pour des sols d'Afrique de l'Ouest, et la ressource en eau est moins contraignante (Le Roux, 1995a). En effet, même si en saison sèche le degré hygrométrique est très faible aux heures les plus chaudes de la journée, l'humidité redevient très forte durant la nuit et la savane est couverte de rosée (phénomène de condensation nocturne, apportant une quantité d'eau non négligeable) chaque matin (Lamotte, 1967).

La température du sol dépend du climat, de la densité de la végétation et de la nature et couleur du sol. Elle varie dans les sols de Lamto selon la période de l'année, de 15°C à 37°C; l'humidité relative de l'air y est pratiquement toujours à saturation, en dehors de la période de passage des feux (Blanchart, 1990), favorisant le développement d'un grand nombre d'organismes terricoles (Vannier, 1971). Les périodes véritablement

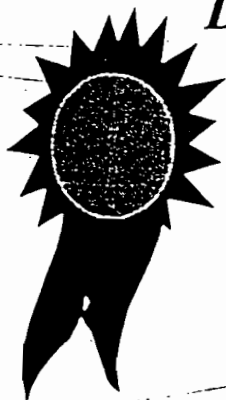
sèches sont courtes à Lamto (de l'ordre de quelques jours par mois); il règne donc presque constamment dans le sol des conditions favorables à l'activité des micro-organismes.

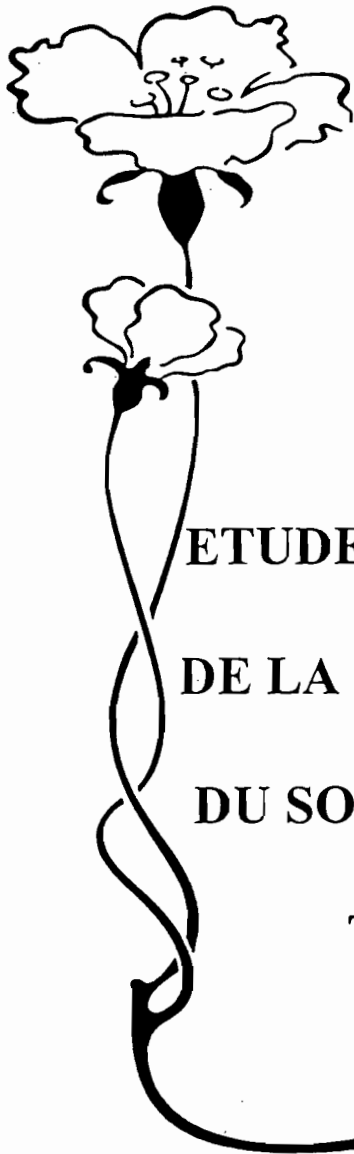
DEUXIEME PARTIE



*DISTRIBUTION DE LA
MATIERE ORGANIQUE*

DU SOL





CHAPITRE III



**ETUDE DE LA DISTRIBUTION
DE LA MATIERE ORGANIQUE
DU SOL A L'ECHELLE DE LA
TOPOSEQUENCE**

III. ETUDE DE LA DISTRIBUTION DE LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL A

L'ECHELLE DE LA TOPOSEQUENCE

3.1 Introduction

La quantité de matière organique présente à un moment donné dans le sol est la résultante de deux processus: les apports de composés organiques, et les processus de décomposition. Nous étudierons les processus de décomposition dans la deuxième partie de ce mémoire. Dans ce chapitre nous nous intéresserons à l'influence du milieu et plus particulièrement, à l'influence de la structure des peuplements végétaux sur la dynamique de la matière organique du sol. Les peuplements végétaux ne sont pas organisés de façon homogène; à l'échelle d'une toposéquence de quelques dizaines de mètre, leur mode de dispersion (répartition spatiale, coexistence herbes/arbres) peut varier. Il en résulte que les restitutions organiques seront inégalement réparties tant sur un axe horizontal que vertical (*via* les systèmes racinaires).

Le paysage de Lamto est un site intéressant pour étudier à l'échelle locale la dynamique de la matière organique du sol. Il offre en effet sous les mêmes conditions environnementales (variations climatiques, type de sol), une succession de différents

types de végétation: des faciès de savane aux faciès de forêt, avec un équilibre herbes/arbres variable. Nous avons donc étudié la distribution spatiale de la matière organique le long d'une toposéquence, définie par Menaut et César (1979).

3.2. Prélèvement des échantillons

Les échantillons de sol ont été prélevés le long d'une toposéquence, sous deux faciès de savane et deux faciès de forêt (Figure 6): savane arbustive dominée par forêt de plateau (FP), *Andropogon* (SA), savane à *Loudetia* (SL) et forêt galerie (FG). Les caractéristiques de ces sols sont résumées dans le tableau 1. Pour chaque type de savane et de forêt, trois prélèvements de sol (0-5, 5-10 et 10-20 cm de profondeur) ont été effectués au hasard entre les touffes d'herbe et loin des troncs d'arbres, de façon à réduire au minimum l'effet rhizosphère (Abbadie et Lensi, 1990). Ils ont ensuite été séchés à l'ombre, tamisés à 2 mm puis conservés séparément.

Tableau 1: Caractéristiques des sols étudiés.

Faciès	Profondeur	pH (eau)	Sables	Limons	Argile %	C	N	C/N	Végétation
Forêt de plateau (FP)	0-5 cm	6,55	79,71	11,11	8,97	2,17	0,23	9,4	<i>Celtis prantlii</i>
Sol ferrugineux tropical	5-10 cm	6,23	80,37	10,66	8,96	1,33	0,13	10,2	<i>Olax subscarpioïdes</i>
	10-20 cm	5,68	80,67	10,93	8,38	0,83	0,07	11,9	
Savane arbustive (SA)	0-5 cm	6,40	81,33	10,25	8,39	1,22	0,08	15,2	<i>Hyparrhenia</i>
Sol ferrugineux tropical	5-10 cm	6,15	80,70	10,44	8,83	1,06	0,07	15,1	<i>diplandra</i>
	10-20 cm	5,42	80,76	9,97	9,25	0,98	0,06	16,3	<i>Hyparrhenia smithiana</i> <i>Piliostigma thonningii</i>
Savane herbeuse à Loudetia (SL)	0-5 cm	5,84	91,85	5,86	1,91	0,70	0,04	17,5	<i>Andropogon</i>
Sol hydromorphe à pseudogley	5-10 cm	5,53	92,36	5,92	1,69	0,61	0,03	20,3	<i>schirensis</i>
	10-20 cm	5,33	93,10	5,53	1,65	0,53	0,03	17,7	<i>Loudetia simplex</i> <i>Borassus aethiopicum</i>
Forêt galerie (FG)	0-5 cm	5,10	77,73	13,98	7,82	2,96	0,29	10,2	<i>Cola gigantea</i>
Sol hydromorphe à pseudogley	5-10 cm	4,96	83,93	10,36	5,68	1,40	0,14	10,0	<i>Lonchocarpus</i>
	10-20 cm	4,85	90,42	5,27	3,67	0,50	0,04	12,5	<i>sericeus</i>

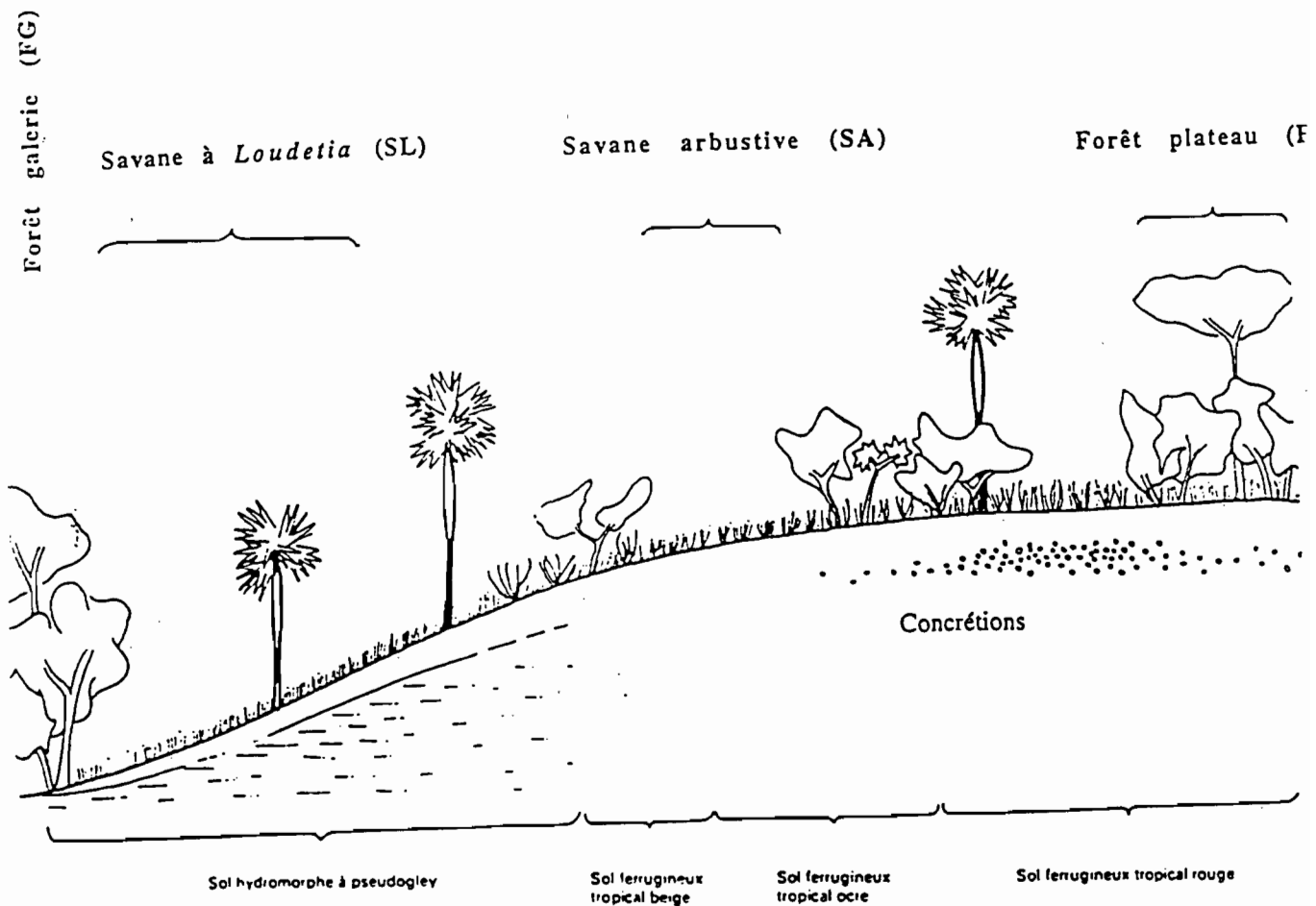


Figure 6: Répartition des faciès étudiés le long de la toposéquence (d'après Menaut et César, 1979).

3.3. Etude de la variation horizontale et verticale de la teneur du sol en carbone organique et en azote total

3.3.1. Matériel et méthodes

Le carbone et l'azote total des sols ont été mesurés par combustion sur CHN-NA 1500N (Fisons Instruments), équipé de détecteurs à conductibilité thermique. C'est une méthode de séparation et d'analyse dont le principe est le suivant: l'échantillon de sol est brûlé à 1020°C, puis les gaz de combustion, poussés par un gaz vecteur (hélium, N55) sont oxydés (Cr_2O_3) en CO_2 , H_2O , N_2 et N_xO_y . Ces gaz passent sur un deuxième catalyseur qui réduit les oxydes d'azote en azote élémentaire. Les gaz sont ensuite séparés par une colonne de chromatographie et quantifiés par un détecteur à conductibilité thermique. Le signal obtenu est amplifié, puis envoyé à un enregistreur-intégrateur. Les sols ne contenant pas de carbonates, on estime que le carbone total dosé est sous forme organique.

3.3.2. Résultats

Les teneurs en carbone (C) et en azote (N) sont données dans le tableau 2. L'analyse de variance montre qu'il y a un effet faciès significatif ($P < 0,01$) sur la teneur

du sol en carbone organique. Dans les horizons superficiels du sol (0-5 et 5-10 cm), les teneurs en carbone et en azote sont fortes pour les sols de forêt: 2 et 1,3% C et 0,2 et 0,1% N pour FP; 3 et 1,4% C et 0,3 et 0,1% N pour FG. Les sols de la savane (SA et SL) se caractérisent par de faibles teneurs en carbone et en azote (respectivement 0,6 à 1,2%C, et 0,03 à 0,08%N). Dans l'horizon 10-20 cm, on observe que les sols de la savane arbustive et de la forêt galerie sont plus riches en carbone; la savane herbeuse à *Loudetia* est la plus pauvre (Figure 7). Les rapports C/N ne révèlent aucune différence sur la qualité de la matière organique entre SA et SL (sols de savane) d'une part, et entre FG et FP (sol de forêt) d'autre part. La valeur élevée des rapports C/N des sols de savane (15 à 20) reflète la pauvreté en azote de ceux-ci (Tableau 2), et le caractère moins humifié de la matière organique.

Tableau 2: Teneurs en carbone (%), en azote (%) et rapports C/N des sols étudiés. L'écart-type est donné entre parenthèses.*

	FP			SA			SL			FG		
	%C	%N	C/N	%C	%N	C/N	%C	%N	C/N	%C	%N	C/N
0-5 cm	2,17 (0,23)	0,23 ^a (0,02)	9,4 ^c	1,22 (0,06)	0,08 (0)	15,2 ^b	0,70 (0,04)	0,04 (0,01)	17,5 ^b	2,96 (0,27)	0,29 ^a (0,03)	10,2 ^c
5-10 cm	1,33 ^{ab} (0,05)	0,13 ^c (0,01)	10,2 ^c	1,06 ^a (0,07)	0,07 (0)	15,1 ^d	0,61 (0,03)	0,03 (0,01)	20,3 ^d	1,40 ^b (0,22)	0,14 ^c (0,03)	10,0 ^e
10-20 cm	0,83 ^a (0,08)	0,07 ^d (0,01)	11,9 ^c	0,98 ^a (0,02)	0,06 ^{c,d} (0)	16,3 ^c	0,53 ^b (0,02)	0,03 ^c (0)	17,7 ^e	0,50 ^b (0,04)	0,04 ^{c,d} (0,02)	12,5 ^e

*: n= 3

Les sols portant une même lettre (par ligne) ne sont pas significativement différents au seuil de 5% (Test S de Scheffe). FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

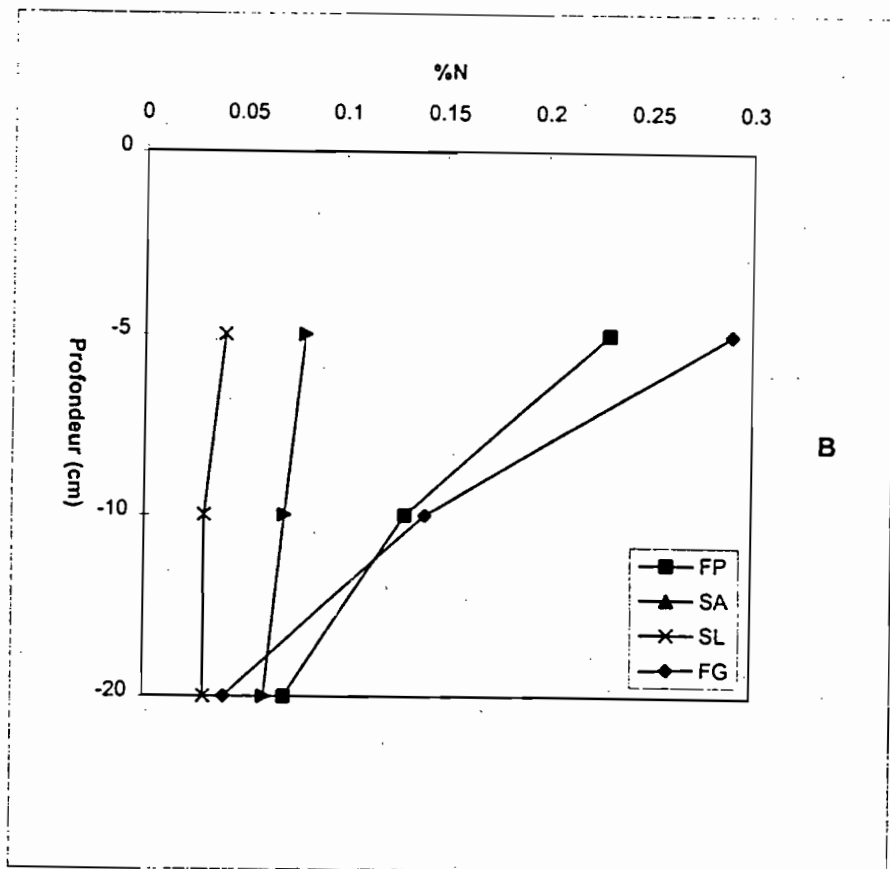
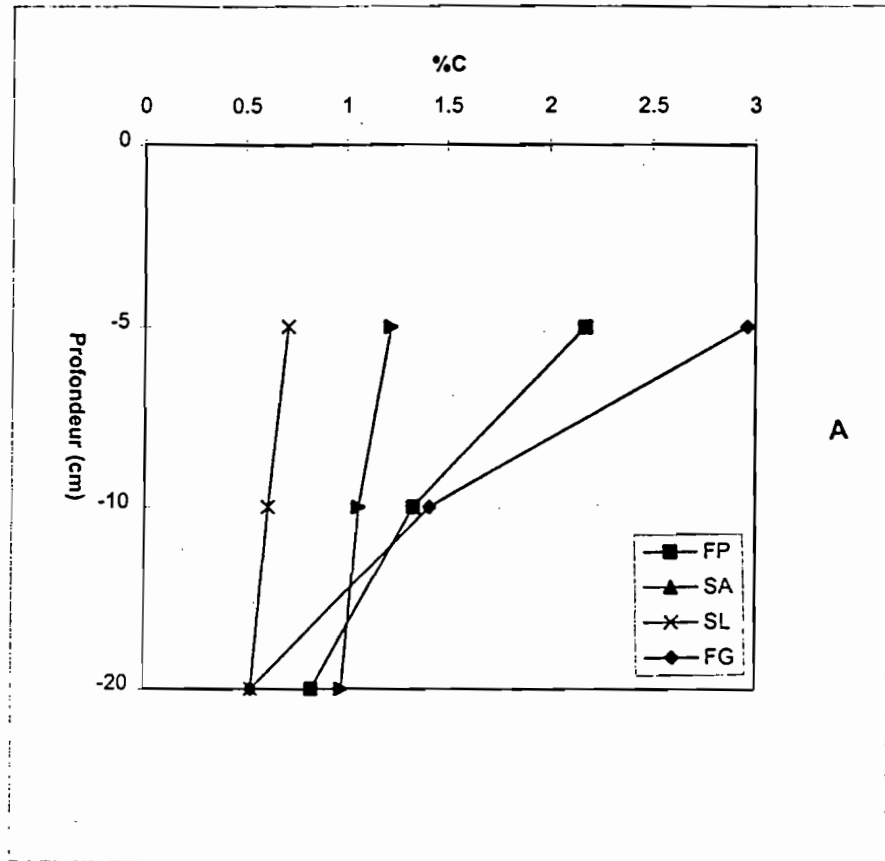


Figure 7: Distributions horizontales et verticales du carbone organique (A) et de l'azote (B) dans les sols de différents faciès de forêt et de savane (%).

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

3.3.3. Discussions

La teneur en carbone organique est significativement plus élevée sous forêt, comme l'ont montré de nombreux travaux (Jones, 1973; Aweto, 1981; Abbadie et Lensi, 1990; Martin *et al.*, 1990). Elle peut s'expliquer d'une part, par la quantité plus importante des restitutions organiques sous forêt, où l'essentiel de la matière organique provient de la litière déposée à la surface du sol. L'horizon superficiel de ces derniers (0-5 cm) contient, en effet, quasiment 3 fois plus de carbone et d'azote (valeurs moyennes = 2,6%C et 0,3%N) que celui des savanes (0,96%C et 0,06%N). Dans l'horizon 10-20 cm, les teneurs moyennes en carbone organique et azote total des sols de forêt (respectivement 0,7% et 0,05%) sont similaires à celles des sols de savane (0,7% et 0,04%). D'autre part, la faible teneur en carbone organique des sols de savane pourrait être le reflet d'une minéralisation plus rapide (ou plus efficace) de la matière organique du sol, conduisant à une faible accumulation de composés organiques. L'étude des activités microbiennes et le calcul du coefficient de minéralisation (Dommergues, 1960) permettront de vérifier cette hypothèse (Chapitre 6).

Les teneurs en carbone et en azote décroissent dans le profil du sol, beaucoup plus rapidement en forêt qu'en savane. Mais la variation verticale de la distribution de la matière organique du sol n'est significative que pour les sols de forêt indiquant une accumulation plus importante de la matière organique dans les horizons de surface. Les rapports C/N sont plus bas en forêt (9 à 12) qu'en savane (15 à 20), reflétant soit un

turnover de la matière organique plus rapide dans les sols de forêt, soit la richesse en azote de la matière organique incorporée au sol, les feuilles d'arbres ayant un C/N plus bas que celui des herbes (Mordelet, 1993). En effet, le dosage de la teneur en azote des feuilles principales espèces ligneuses et herbacées effectué dans le cadre du présent travail (Chapitre 7) indiquent que les feuilles mortes des arbres sont plus riches en azote (0,6 à 0,9%) que celles des graminées (0,4 à 0,5%).

3.4. Conclusion

Il ressort des résultats obtenus, que la teneur du sol en matière organique varie fortement entre les différents faciès. Elle est plus élevée sous forêt, et la distribution verticale de la matière organique y est également plus marquée. La qualité de la matière organique est également différente selon le type d'écosystème considéré: les rapports C/N de la matière organique sont plus faibles pour les faciès de forêt. Deux hypothèses ont été invoquées pour expliquer ces résultats: les conditions environnementales (humidité surtout) plus propices dans les sols de forêt à l'activité des micro-organismes, et/ou la richesse en azote des feuilles d'arbres favoriserait à terme une décomposition plus rapide de la matière organique (Waksman et Tenney, 1928; Satchell et Lowe, 1967). Mais, le sol de la forêt galerie est hydromorphe, impliquant une limitation des

processus de décomposition de la matière organique (en particulier en ce qui concerne le fonctionnement de la microflore aérobie). La différence des rapports C/N entre les faciès de savane et ceux de forêt semble donc être plus le reflet des rapports C/N des restitutions organique, que le résultat d'un turnover de la matière organique plus rapide sous forêt.



CHAPITRE IV



*ETUDE DE LA DISTRIBUTION
DE LA MATIERE ORGANIQUE
DU SOL DANS LES FRACTIONS
GRANULOMETRIQUES*

IV. DISTRIBUTION DE LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL A L'ECHELLE DE LA PARTICULE

4.1. Introduction

La matière organique du sol est un continuum de matériaux de nature physique et de composition chimique très diverses, déterminant leur susceptibilité à la biodégradation. La compréhension de la dynamique de la matière organique passe également par la caractérisation (étude des propriétés chimiques, biochimiques, biologiques, etc.) de ces ensembles. Des méthodes de séparation chimiques et physiques ont été développées pour isoler plus ou moins précisément ces différents constituants de la matière organique. Une approche historique et un examen critique ont été faits récemment par Feller (1994).

Les méthodes chimiques permettent d'isoler par des méthodes hydrolytiques ou oxydantes, des composés de même nature chimique: les acides humiques, les acides fulviques, les composés aromatiques, etc. Les méthodes chimiques permettent d'isoler des composés chimiquement bien définis, mais il n'est pas encore clairement établi si le caractère extractible (chimiquement) de certains composés de la matière organique pouvait être mise en relation avec l'accessibilité aux micro-organismes du sol.

Les méthodes physiques consistent à isoler des composés organiques de natures physiques différentes, en les séparant par classe de taille. Il a été montré (Oades et Ladd, 1977; Bruckert, 1979; Feller *et al.*, 1983) que ces classes de taille correspondent également à des états de transformations biochimiques et biologiques de la matière organique. Les méthodes physiques de séparation sont donc plus avantageuses que les méthodes chimiques. Elles permettent notamment d'éviter la dénaturation des composés organiques par des extractants chimiques (Feller, 1994). Les deux approches sont toutefois complémentaires. Dans le cadre du présent travail, nous nous sommes limités à une approche physique de séparation des composés organiques.

4.2. Le fractionnement granulométrique de la matière organique du sol

Le sol est constitué d'un ensemble de particules élémentaires (minérales et organiques) agrégées d'une manière plus ou moins organisée (Croegaert et Kuczarow, 1954). Les particules minérales sont reliées entre elles plus ou moins solidement, par des ciments (composés organiques, gels bactériens, hyphes mycéliens), favorisant la formation d'agrégats. Des composés organiques se trouvent ainsi séquestrés dans les agrégats ou fortement associés sur les particules argileuses, et sont alors probablement difficilement accessibles aux micro-organismes du sol (Tisdall et Oades, 1982; Christensen, 1987; Elliot et Coleman, 1988). Le fractionnement granulométrique du sol permet de libérer ces composés organiques en détruisant plus ou moins complètement la

structure du sol, par la dispersion des agrégats. Feller (1994), qui attribue l'origine de cette méthode à Achard (1786), en a fait une approche historique et un examen critique très complet. Nous ne n'évoquerons donc que très brièvement les principaux procédés de dispersion, généralement utilisés.

4.2.1. Les méthodes chimiques de dispersion des particules

Le sol contient un ensemble de composés dotés de charges négatives (complexe absorbant), et donc susceptibles de retenir des cations (Duchaufour, 1991). Les méthodes chimiques de dispersion utilisent cette possibilité d'échange d'ions, pour modifier l'état du complexe absorbant, en le saturant par un apport de cations. L'hexamétaphosphate de sodium (Rouiller *et al.*, 1972; Edwards et Bremner, 1967), et les résines sodiques dont l'utilisation est plutôt préconisée par certains (Bartoli *et al.*, 1990; Balesdent, *et al.*, 1991; Feller *et al.*, 1991a et 1991b) sont classiquement utilisés pour saturer le complexe absorbant en sodium. Cette méthode présente des limites importantes, en particulier si on s'intéresse aux propriétés de la matière organique associée aux différentes particules. Par exemple, l'hexamétaphosphate de sodium libère du phosphore, susceptible de stimuler artificiellement l'activité respirométrique et minéralisatrice de l'azote des micro-organismes. La résine (composé organique) présente le risque, si elle est mal conditionnée, de contaminer en carbone le sol et certaines de ses fractions (Feller *et al.*, 1991b).

Les méthodes de dispersion par voie chimique présentent tout de même certains avantages: facilité d'application en particulier pour l'utilisation de l'hexamétaphosphate de sodium, bonne dispersion, et faible solubilisation du carbone total. Mais du fait de leurs inconvénients, elles sont d'application délicate (risques de contaminations) et contraignante, en particulier pour les longues séries de fractionnement.

4.2.2. Les méthodes physiques de dispersion des particules

Il s'agit le plus souvent d'une combinaison de deux procédés: destruction des agrégats par agitation dans l'eau, avec ou sans billes de verre (ou d'agate), et ultrasonication de la suspension (Barkoff, 1960 in Akroume, 1985; Greenland et Ford, 1964; Edwards et Bremner, 1967; Hinds et Lowe, 1980b; Christensen, 1985a; Gregorich *et al.*, 1988). L'effet des ultrasons sur la dispersion des particules repose sur un principe bien simple: le courant électrique est transformé par un générateur en énergie, elle-même transformée par un convertisseur en vibrations mécaniques. Ces vibrations sont transmises à une sonde immergée dans la suspension de sol où elles créent une cavitation, c'est à dire la formation de bulles microscopiques. L'implosion de ces bulles produit une onde de choc qui provoquera la séparation des particules élémentaires. Ces méthodes physiques sont d'utilisation plus aisée que les méthodes chimiques de dispersion, et conviennent mieux aux longues séries de fractionnement. Cependant, elles

présentent également des inconvénients. Par exemple, les ultrasons peuvent provoquer l'éclatement des cellules microbiennes (Frizzell, 1988) et/ou la désintégration des composés organiques (Balesdent *et al.*, 1991), avec un transfert possible de ces particules, en particulier vers les fractions fines.

4.3. Matériel et méthodes

L'organisation spatiale des particules peut contrôler la distribution et l'accessibilité physique des composés organiques aux micro-organismes, influençant ainsi plus ou moins fortement l'activité biologique des sols (Van Veen et Kuikman, 1990). Les possibilités offertes par le fractionnement granulométrique du sol ont été utilisées par de nombreux auteurs pour étudier la nature des composés organiques associés à différentes particules du sol (Gregorich *et al.*, 1989; Feller, 1993; Beare *et al.*, 1994a; Cambardella et Elliott, 1994), ou les activités microbiennes correspondantes (Cameron et Posner, 1979; Lowe et Hinds, 1983; Gupta et Germida, 1988; Christensen et Christensen, 1991; Feller, 1993; Lensi *et al.*, 1994). Notre approche s'inscrit dans cet axe: isoler la matière organique associée aux différentes particules minérales (sables, limons, argiles), puis, étudier sa nature chimique et ses propriétés biologiques, indépendamment des structures physiques dans lesquelles elle est incluse.

4.3.1. Détermination de la texture du sol: granulométrie après destruction de la matière organique

Le sol étudié est celui de la savane arbustive; dix prélèvements ont été effectués dans l'horizon 0-10 cm dans les mêmes conditions que celles décrites plus haut, séchés à l'ombre, homogénéisés et tamisés à 2 mm. La texture du sol a été déterminée par fractionnement granulométrique sous eau après destruction de la matière organique selon Balesdent *et al.* (1991), par voie physico-chimique: 20 grammes de sol sont placés dans 200 ml d'hydrogène peroxyde (H_2O_2), puis portés à 20°C pendant 6 heures, et à 60°C pendant 16 heures. La solution est ensuite transférée dans des pots plastiques de 1 litre, puis 300 ml d'eau osmosée et 25 ml d'hexamétaphosphate de sodium (HMP, 40g/l) sont ajoutés. La dispersion chimique des agrégats par HMP est complétée par une dispersion mécanique, par agitation des pots sur un agitateur rotatif, à 175 rpm (16 heures).

La suspension est alors soigneusement tamisée sous eau à 250, 100, et 50 μm ; la suspension restante ($< 50 \mu m$) est soumise par portion de 1l, à l'action des ultrasons. La sonication de la suspension $< 50 \mu m$ permet de détruire les micro-agrégats; appliquée seulement à la fraction $< 50 \mu m$, elle ne risque pas d'entraîner le transfert de composés organiques des fractions $> 50 \mu m$ vers les fractions $< 50 \mu m$ (Balesdent *et al.*, 1991; Feller *et al.*, 1991a). Cette opération est réalisée avec un désintégrateur ultrasonique de cellules, de marque Branson type 250, de fréquence 20 KHz, de puissance électrique

variable de 0 à 200 W. Il est équipé d'une sonotrode standard, à tête plane, de diamètre 13 mm, qui est immergée à 3 cm de la surface de la suspension. Celle-ci est alors soumise à une sonication continue pendant 10 mn, à 100 J/ml.

Les fractions 0-2 μm et 2-20 μm sont séparées par centrifugation (Sorvall® RC-3B Plus). La vitesse et le temps de centrifugation sont déterminés selon Tanner et Jackson (1948) et Jackson (1956), à partir de la formule générale:

$$t \text{ (mn)} = \frac{63,0 \times 108 \times n \log 10 \times (R / S)}{(Nm)^2 \times (Du)^2 \times DS}$$

avec:

t: temps de centrifugation en mn;

R: le rayon de rotation de la centrifugeuse (jusqu'à la surface de sédimentation);

S: la distance de l'axe de rotation à la surface du liquide;

Nm: le nombre de tours par minute;

Du: le diamètre des particules;

ΔS : la différence de poids spécifique entre les particules et le liquide (eau).

Avec le matériel utilisé, les durées de centrifugation sont de:

✓ 9 mn à la vitesse de 500 tours par minute pour isoler la fraction 2-20 μm ;

✓ 120 mn à la vitesse de 4500 tours par minute, pour isoler la fraction 0,05-2 μm .

Chaque opération est répétée trois fois. Les classes granulométriques suivantes ont ainsi été isolées:

- ☞ 250-2000 μm (sables grossiers);
- ☞ 100-250 μm (sables fins);
- ☞ 50-100 μm (sables très fins);
- ☞ 20-50 μm (limons grossiers);
- ☞ 2-20 μm (limons fins);
- ☞ 0,05-2 μm (argiles).

4.3.2. Séparation des fractions organo-minérales du sol

Les fractions organo-minérales (l'ensemble particules organiques et minérales de même taille) ont également été séparées en six classes de taille suivant la procédure ci-dessus détaillée. Mais il n'y a eu ni destruction de la matière organique, ni utilisation de dispersant chimique. L'hexamétaphosphate de sodium présente en effet deux inconvénients majeurs: (i) il libère du phosphore qui, comme indiqué plus haut, peut stimuler les activités microbiennes, et donc fausser l'appréciation de la qualité biologique (activité respirométrique et minéralisation de l'azote) des fractions organo-

minérales. (ii) il solubilise les oxydes de fer liés aux argiles, ce qui provoque la coloration de la suspension rendant difficile le dosage par spectrophotométrie de l'azote minéral accumulé (méthode qui sera employée ici).

La dispersion n'a donc été réalisée que par des moyens mécaniques, par agitation de la suspension pendant deux heures avec quatre billes de 1 cm de diamètre, puis, pendant 14 heures après le retrait des billes (Feller *et al.*, 1991b). Les ondes générées par les ultrasons pouvant entraîner l'éclatement des cellules microbiennes (Frizzell, 1988), les ultrasons n'ont donc été appliqués qu'à une faible intensité (25 J/ml, pendant 10 mn), sur la suspension de sol < 50 µm. L'éclatement des cellules microbiennes devrait ainsi être minimisé; leur utilisation ensuite, comme substrat (très vite minéralisé) par les micro-organismes vivants ne devrait pas modifier fondamentalement l'activité biologique globale du sol.

La séparation des fractions fines par centrifugation permet d'isoler la fraction hydrosoluble (le surnageant qui dans nos conditions expérimentales contient en plus la fraction < 0,05 µm). Dans les méthodes de séparation par sédimentation, la matière organique solubilisée (issue de toutes les fractions) se dépose après évaporation de l'eau dans les dernières fractions isolées, constituant un apport incontrôlé de matière organique. Les fractions organo-minérales séparées sont séchées à l'étuve à 40°C, puis

regroupées par classe de taille. Ces fractions seront souvent désignées dans la suite du texte sous les termes de fractions grossières ($> 20 \mu\text{m}$), pour la somme sables + limons grossiers, et de fractions fines ou éléments fins ($< 20 \mu\text{m}$), pour la somme limons fins + argiles.

4.3.3. Dosages des teneurs en carbone organique et en azote total

Le carbone organique total du sol et des différentes fractions organo-minérales a été mesuré par oxydation au potassium bichromate et titration du bichromate en excès par l'ammonium fer II sulfate (Anne, 1945). Les résultats sont exprimés en $\mu\text{g C/g}$ fraction pour désigner la *teneur* de chaque fraction.

L'azote organique a été dosé par méthode de Kjeldahl (Kjeltec Auto Analyser 1030, Tecator) par oxydation à l'acide sulfurique, libération d'ammoniac par distillation en présence de sodium hydroxyde (NaOH), titration avec l'acide sulfurique (H_2SO_4) en présence de rouge de méthyle (Bonneau et Souchier, 1979). Les résultats sont exprimés en $\mu\text{g N/g}$ fraction (*teneur*).

4.4. Résultats

4.4.1 Texture du sol et distribution des particules organo-minérales

Les valeurs moyennes pour l'ensemble des échantillons analysés sont présentées dans le tableau 3. La texture du sol est sableuse avec 81% de sables, 10% de limons et 8% d'argiles. Les fractions organo-minérales sont réparties de la façon suivante: fraction organo-sableuse: 80%; fraction organo-limoneuse: 13% et fraction organo-argileuse: 6%. Les fractions organo-minérales 0,05-2 μm et 2-20 μm sont, respectivement, significativement (test U de Mann-Whitney, $P < 0,05$), plus faibles et plus élevées que les fractions minérales.

Tableau 3: Distribution des particules minérales et organo-minérales (% somme des fractions). L'écart-type est donné entre parenthèses (SA 0-10 cm; n= 18).

	Fractions granulométriques (μm)						Somme
	0,05 - 2	2 - 20	20 - 50	50 - 100	100 - 250	250 - 2000	
Analyse mécanique (H_2O_2)*	8,49 (0,86)	6,37 (1,13)	4,09 (0,14)	9,14 (1,12)	22,54 (2,11)	49,27 (2,70)	99,9
Fractionnement physique	6,59 (0,56)	9,43 (0,75)	4,28 (0,36)	8,57 (0,82)	24,07 (2,27)	48,27 (1,60)	101,21

(*: obtenus après destruction de la matière organique)

4.4.2. Teneurs et distribution du carbone organique et de l'azote total dans les fractions granulométriques du sol

Les teneurs moyennes en carbone organique et en azote total des différentes fractions sont présentées dans le tableau 4. Leur distribution dans les fractions organo-minérales ($\mu\text{g/g}$ sol), les rapports C/N et les résultats obtenus sur un échantillon du sol non fractionné et d'un sol reconstitué par regroupement des fractions (excepté la fraction 0-0,05 μm) sont également présentés dans le tableau 4.

Tableau 4: Valeurs moyennes des masses relatives, des teneurs et distribution du carbone organique et de l'azote total, et rapports C/N des fractions granulométriques et du sol. L'écart-type est donné entre parenthèses.

	g/100 g sol*	C** $\mu\text{g/g}$ fraction	N** $\mu\text{g/g}$ fraction	C/N**	C** $\mu\text{g/g}$ sol	N** $\mu\text{g/g}$ sol
0.05-2 μm	6,59 (0,56)	34850 (212)	3430 (14)	10,16	2297 (14)	226 (1)
2-20 μm	9,43 (0,75)	39550 (353)	2460 (42)	16,08	3729 (33)	232 (4)
20-50 μm	4,28 (0,36)	11750 (212)	635 (21)	18,50	503 (9)	27 (1)
50-100 μm	8,57 (0,82)	3800 (0)	220 (14)	17,27	326 (0)	19 (1)
100-250 μm	24,07 (2,27)	1550 (71)	60 (0)	25,83	373 (17)	14 (0)
250-2000 μm	48,27 (1,6)	1150 (71)	55 (7)	20,91	555 (34)	26 (3)
Somme	101,21 (2,37)	-	-	-	7783	544
Sol non fractionné (Sol NF)	100,0	-	-	15,85	8400	530
Sol fractionné† (Sol FR)		-	-	15,90	7900	500

*: moyenne de 18 mesures; **: moyenne de 2 mesures

†: résultats obtenus sur une aliquote du sol totalement reconstitué, par regroupement des différentes fractions organo-minérales (exceptée la fraction 0-0,05 μm).

Les teneurs en carbone organique et en azote total varient selon la taille des fractions granulométriques. Elles sont élevées dans les fractions fines (34850 à 39550 $\mu\text{g C/g fraction}$, et 2460 à 3430 $\mu\text{g N/g fraction}$), et faibles dans les fractions grossières (1150 à 11750 $\mu\text{g C/g fraction}$, et 55 à 635 $\mu\text{g N/g fraction}$). Les rapports C/N varient par contre dans le même sens que la taille des particules: ils sont élevés pour les fractions grossières (17 à 26), et plus faibles pour les fractions fines (10 à 16).

La "distribution" du carbone organique et de l'azote total dans les diverses fractions du sol ($\mu\text{g/g sol}$) est calculée à partir de la composition texturale du sol, et de la teneur en carbone et en azote ($\mu\text{g/g fraction}$) des fractions. Cette distribution peut s'exprimer en valeur relative, par rapport au stock total de carbone et d'azote; on parlera alors de "contribution". Les distributions du carbone organique et de l'azote total ($\mu\text{g-/g sol}$) sont données dans le tableau 4, et les contributions illustrées par les figures 8A et 8B. La fraction argileuse contient 30% du carbone organique et 41% de l'azote total, les limons fins respectivement 48 et 43%, tandis que les débris végétaux ($> 20 \mu\text{m}$) ne contiennent que 22% du carbone organique et 16% de l'azote total.

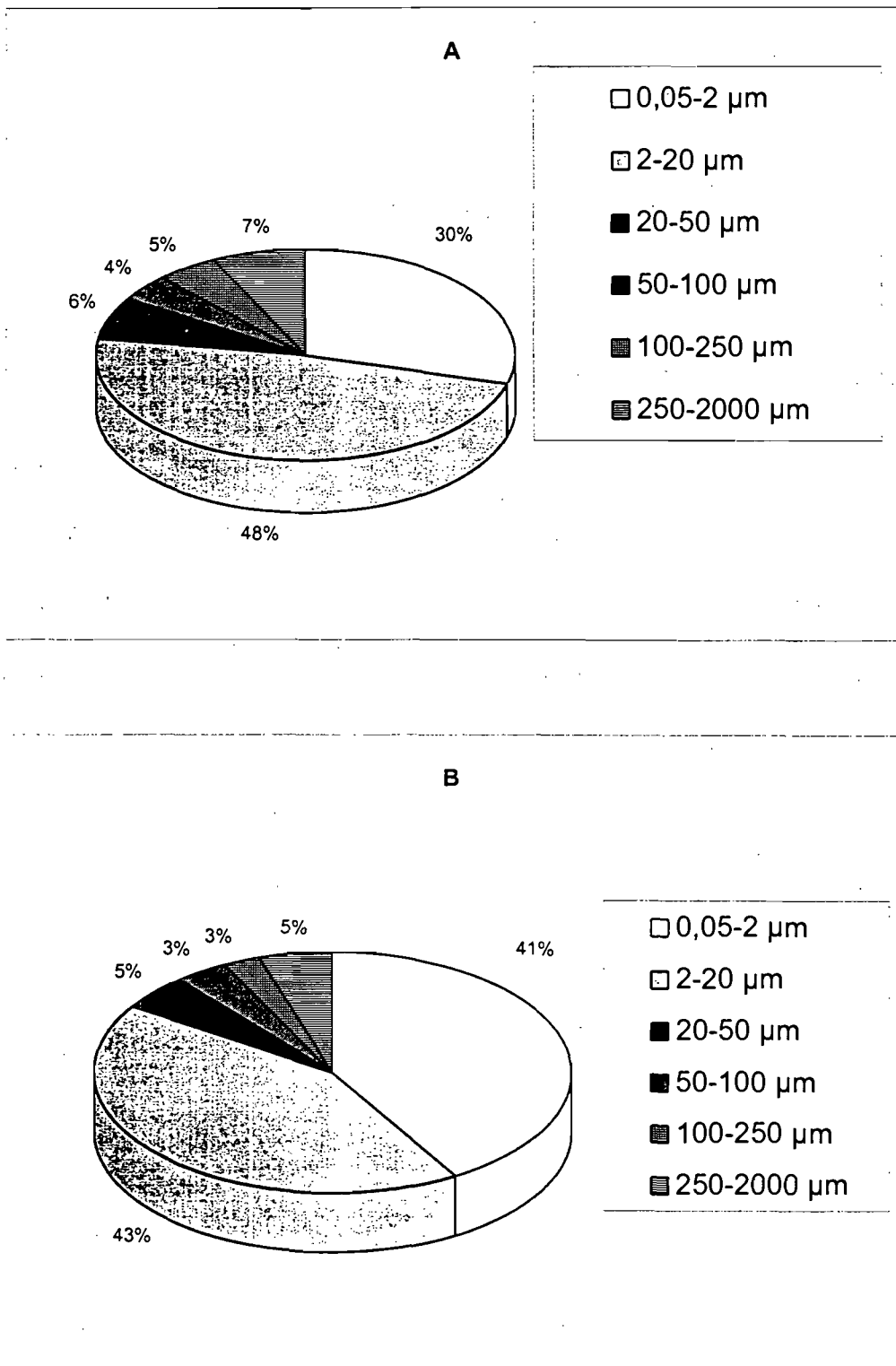


Figure 8: Contribution des fractions granulométriques aux stocks totaux du carbone organique (A) et de l'azote (B).

4.5. Discussions

4.5.1. Bilans du fractionnement

4.5.1.1. Bilan en masse

La somme des masses relatives des fractions ($101,21 \pm 2,37$) n'est pas significativement différente ($P < 0,05$) de la valeur (100%) du sol non fractionné. Le bilan du fractionnement est donc globalement satisfaisant. La valeur de la somme des masses relatives des fractions grossières ($> 20 \mu\text{m}$) minérales (après destruction de la matière organique), et celle des fractions organo-minérales sont identiques: respectivement 85,04 et 85,19% (Tableau 3). Par contre, la masse des fractions fines organo-minérales (16,02%) est supérieure à celles des fractions minérales (14,86).

Les valeurs, respectivement élevées et faibles des fractions organo-minérales 0,05-2 et 2-20 μm , par rapport aux fractions minérales, reflètent probablement une mauvaise dispersion de la fraction 2-20 μm à laquelle restent associés des argiles. La mauvaise dispersion pourrait s'expliquer par la limite de la méthode (billes + ultrasons) utilisée (Feller *et al.*, 1991b), et/ou par la faible intensité de la sonication (25 J/ml). Mais le bilan en masse est globalement satisfaisant malgré l'élimination de la fraction $< 0,05 \mu\text{m}$.

4.5.1.2. Bilans en carbone organique et en azote total

Les bilans du fractionnement, pour le carbone organique et l'azote total, peuvent être établis de deux façons:

④ par la comparaison des valeurs du sol non fractionné (Sol NF) et des valeurs du sol fractionné (Sol FR) reconstitué par regroupement des différentes fractions. Il apparaît dans ce cas, que le fractionnement granulométrique a induit une perte moyenne en carbone et en azote, respectivement de 5 et 6% de la masse totale de ces deux éléments. Ces valeurs sont comparables à celles généralement citées dans la littérature, et attribuées à la perte de composés organiques et/ou à leur solubilisation, au cours du fractionnement granulométrique (Feller *et al.*, 1991b; Christensen, 1992).

Toutefois, le rapport C/N reste le même pour les deux sols (15,85 pour le sol non fractionné, et 15,90 pour le sol reconstitué). Il semble donc que la qualité de la matière organique du sol n'a pas été fortement modifiée au cours du fractionnement granulométrique (à moins que la valeur du rapport C/N ne puisse être considérée comme un indicateur pertinent de la qualité de la matière organique; Fog, 1988), ou que les composés perdus ont un C/N d'environ 16.

⑤ par la comparaison des valeurs de la somme des fractions (exprimées en $\mu\text{g}/\text{g}$ sol), et des valeurs du sol non fractionné. Les valeurs de la somme des fractions sont,

pour le carbone et l'azote, respectivement inférieures (7%) et légèrement supérieures (3%), à celles du sol non fractionné. Les différences observées sont probablement dues aux conditions expérimentales et analytiques. Les bilans peuvent toutefois être considérés comme globalement satisfaisants.

4.5.2. Contribution des fractions au carbone organique et à l'azote total

La contribution des fractions grossières ($> 20 \mu\text{m}$) au stock organique total (23% C et 16% N) est relativement faible, comparativement aux valeurs moyennes (30% C et 25% N) pour un large éventail de sols bien drainés d'Afrique de l'Ouest (Feller *et al.*, 1991c). Toutefois, elles sont comparables aux valeurs trouvées (20-31% C et 12-22% N; (Feller *et al.*, 1991c) pour un sol sableux (mais dont la teneur en argiles, 12%, est bien plus élevée que celle de la savane arbustive de Lamto) de savane arbustive dans le Nord-Ouest de la Côte d'Ivoire (Booro-Borotou). Les limons fins ont une contribution largement supérieure aux valeurs trouvées à Booro-Borotou: 48% C et 43% N, contre 28-32% C et 22-26% N. Par contre, celle des argiles est inférieure: 30% C et 41% N à Lamto, contre respectivement 40-43% et 53-55% à Booro-Borotou. Deux hypothèses peuvent être évoquées pour expliquer les différences observées ici:

• au cours du fractionnement granulométrique, des composés organiques ont pu être transférés des fractions grossières vers les fractions fines. (Balesdent *et al.*, 1991)

ont montré qu'un tel transfert est possible, voire considérable, lorsque le sol total est soumis à la sonication. Mais lorsque les ultrasons ne sont appliqués que sur la fraction inférieure à 50 μm , comme c'est le cas ici, les quantités de matière organique transférées sont négligeables. Cependant, l'agitation du sol a pu entraîner aussi une fragmentation des composés organiques grossiers (par l'effet abrasif des sables), et un transfert plus ou moins important vers les particules inférieures à 20 μm (Feller, 1991b et 1994). La valeur élevée du rapport C/N obtenue ici pour la fraction 2-20 μm suggère que des composés organiques issus des fractions $> 20 \mu\text{m}$ ont été transférés dans cette fraction (qui contient également des argiles).

✂ les conditions climatiques locales caractérisées par une longue saison humide, avec des températures élevées et une disponibilité quasi permanente de l'eau du sol (Le Roux, 1995a), sont favorables à une intense activité biologique du sol (Singh et Gupta, 1977). Il y a alors une minéralisation très rapide des litières (essentiellement hypogées), et conséquemment, un faible flux de composés organiques vers les fractions grossières ($> 20 \mu\text{m}$). Cette hypothèse est confirmée par de nombreux travaux (Marion *et al.*, 1981; Cerri *et al.*, 1985; Balesdent *et al.*, 1988; Martin *et al.*, 1990), indiquant que la matière organique des fractions grossières a un taux de renouvellement beaucoup plus élevé que celui des fractions fines.

4.5.3. Rapports C/N des fractions

Les rapports C/N décroissent des fractions grossières aux fractions fines (Figure 9) indiquant une augmentation du degré d'humification (Feller *et al.*, 1983; Catroux et Schnitzer, 1987; Zhang *et al.*, 1988; Elustondo *et al.*, 1990).

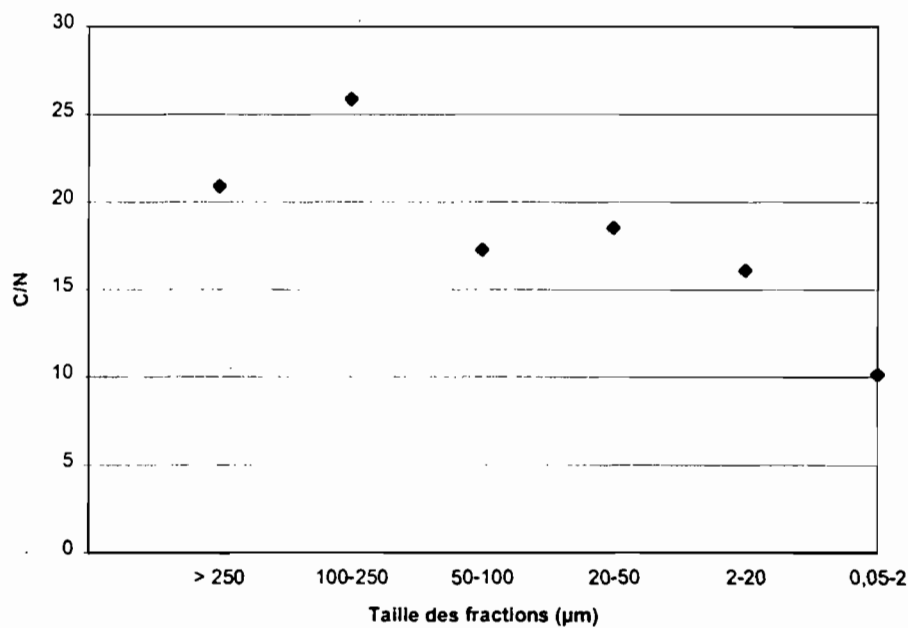


Figure 9: Variation des rapports C/N des fractions granulométriques.

Les valeurs des rapports C/N sont élevées pour les fractions grossières (21) indiquant leur origine végétale récente, et faibles pour les limons fins (16) et les argiles (10). Le rapport C/N de la fraction argileuse est inférieur à celui du sol total, comme le rapporte également Christensen (1992) dans sa synthèse. Ces rapports sont parfaitement comparables aux rapports C/N moyens obtenues par Feller *et al.* (1991c) pour des sols non cultivés d'Afrique de l'Ouest (19 pour la fraction $> 20\mu\text{m}$, 16 pour les limons fins et 10 pour les argiles). Il semble donc, que le transfert, au cours du fractionnement granulométrique, de composés organiques vers la fraction 2-20 μm est léger. Ceci renforcerait l'hypothèse d'une faible accumulation de la matière organique du sol dans les fractions grossières.

4.6. Conclusion

Le stockage à long terme de la matière organique dans les sols est sous le contrôle de facteurs physiques tels que le climat et la texture du sol (Laudelout *et al.*, 1960; Jones, 1973; Feller *et al.* 1991c; Hassink, 1992), et de facteurs biologiques (activité des micro-organismes décomposeurs des litières déterminant la quantité de débris végétaux qui entre dans le sol). Le fractionnement granulométrique du sol a permis d'étudier la distribution du carbone organique et celle de l'azote total du sol dans six fractions granulométriques. Les teneurs en carbone et en azote diminuent lorsque la taille des particules augmente.

Les fractions fines (limons fins + argiles) totalisent à elles seules 77% du carbone organique et 84% de l'azote total du sol. Les contributions des fractions grossières ($> 20 \mu\text{m}$) aux stocks totaux de carbone et d'azote sont faibles (23% C et 16% N). Il y aurait donc très peu de matière organique d'origine récente. L'essentiel de la matière organique est associé aux particules fines; elle est de ce fait ancienne et humifiée. En effet, les rapports C/N des fractions fines sont bas reflétant un degré d'humification élevé (Feller *et al.*, 1983; Catroux et Schnitzer, 1987; Zhang *et al.*, 1988; Elustondo *et al.*, 1990). On peut donc supposer que nous sommes dans un système où la matière organique (substrat énergétique) est rare, et où l'humus du sol est physiquement protégé par adsorption sur les argiles. Dans ces conditions, le fonctionnement microbien serait limité à la fois par la disponibilité et par l'accessibilité physique du substrat.

Les contributions des fractions grossières ($> 20 \mu\text{m}$) aux stocks totaux de carbone et d'azote sont faibles, malgré une importante production primaire concentrée dans la partie souterraine. Il y aurait donc une dégradation intense des litières qui entraînerait un faible stockage de la matière organique dans le sol. Cette hypothèse sera vérifiée plus loin (Chapitre 7). Mais d'autres paramètres, comme l'aptitude à la biodégradabilité (potentiel de minéralisation du carbone et de l'azote), la composition isotopique ou la composition en monosaccharides, permettent également d'apprécier la qualité de la matière organique associée aux différentes fractions. Ils seront étudiés dans la troisième partie de ce travail.

TROISIEME PARTIE



CARACTERISATION

DE LA MATIERE

ORGANIQUE DU SOL



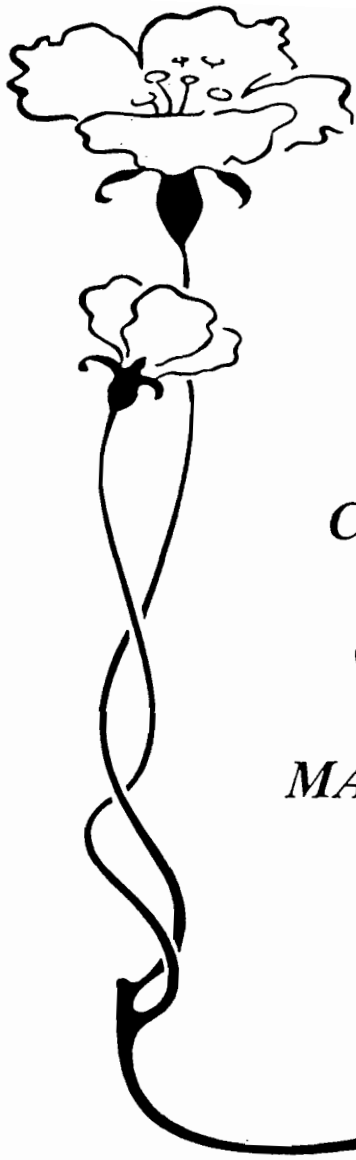
Dans la première partie, nous avons étudié la distribution de la matière organique du sol à l'échelle d'une toposéquence et à une échelle plus fine, la particule. Dans cette partie, nous caractériserons la matière organique du sol et ses différentes fractions, en prenant en compte quatre composantes majeures:

- ✓ la teneur et la nature des polysaccharides du sol et des fractions granulométriques;

- ✓ la composition isotopique de ces fractions granulométriques, image de leur degré d'humification;

- ✓ l'activité biologique de minéralisation de la matière organique du sol, et de ces fractions granulométriques, traduite par les potentiels de minéralisation du carbone et de l'azote;

- ✓ et la variation de la biomasse microbienne.



CHAPITRE V



CARACTERISATION
CHIMIQUE DE LA
MATIERE ORGANIQUE
DU SOL

V. CARACTERISATION CHIMIQUE DE LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL

5.1. Les carbohydrates du sol²

Les carbohydrates sont des produits naturels dont les fonctions sont vitales tant chez les végétaux, les animaux que les micro-organismes. Par la photosynthèse, les végétaux transforment le dioxyde de carbone en hydrates de carbone qui sont classés en polysaccharides, en monosaccharides et en oligosaccharides. L'interrelation de ces trois catégories d'hydrates de carbone, est leur hydrolyse (Hart et Conia, 1995):

Polysaccharides —————> Oligosaccharides —————> Monosaccharides

La plupart des micro-organismes du sol produisent des substances extracellulaires gommeuses pouvant renfermer des quantités importantes de polysaccharides. De même, les polysaccharides entrant dans la constitution des tissus végétaux sont libérés lors de la biodégradation de la matière organique du sol (Dommergues et Mangenot, 1970). Ainsi, certains des sucres présents dans le sol sont des produits majoritairement dominants dans les tissus végétaux, alors que d'autres sont

²Ces travaux ont été réalisés avec l'aimable autorisation et la collaboration de Madame Christine Larré-Larrouy et de Monsieur Christian Feller (Laboratoire du Comportement des Sols Cultivés, ORSTOM/Montpellier).

le fruit de synthèses microbiennes (Cheshire, 1979). Leurs structures et leurs configurations ont fait l'objet de nombreuses études, dont une synthèse a été faite par Finch *et al.* (1971). Les carbohydrates du sol sont donc un mélange complexe de mono- et de polysaccharides, représentant 5 à 25% de la matière organique (Stevenson, 1982). On peut toutefois les répartir en trois catégories de sucres (Finch *et al.*, 1971):

↳ les sucres neutres au nombre de neuf, et repartis en hexoses (glucose, galactose, mannose, fructose), pentoses (arabinose, xylose, ribose) et déoxyhexoses (fucose, rhamnose);

↳ les sucres acides (acides uroniques) au nombre de deux: l'acide galacturonique et l'acide glucuronique;

↳ les sucres basiques (hexosamines), également au nombre de deux: la galactosamine, et la glucosamine.

D'autres sucres sont souvent trouvés à l'état de trace: l'inositol et le manitol (sucres alcools), la sorbose (hexose), la déoxyribose (pentose), le N-acétyl glucosamine (hexosamine). L'identification des sucres du sol et l'étude de leur répartition sont importantes pour la caractérisation de l'hétérogénéité de la matière organique du sol, et pour une meilleure compréhension de sa dynamique.

Malgré leur relative faible teneur dans le sol (5 à 25% de la matière organique du sol), les hydrates de carbone jouent un rôle important dans la fertilité du sol à travers les processus d'agrégation (Martin, 1946; Cheshire, 1979) et l'activité microbienne. Ces substances sont une source de carbone et d'énergie (Linhares et Martin, 1979) facilement dégradable par les micro-organismes du sol. Ils constituent donc un facteur important du contrôle de l'activité hétérotrophe, y compris vis à vis des composés humifiés liés aux particules fines. D'où l'intérêt porté à l'étude des sucres du sol comme le témoigne l'immense littérature sur le sujet.

Cependant, les recherches se sont pour l'essentiel focalisées sur l'influence de la mise en culture (Baldock *et al.*, 1987; Dalal et Henry, 1988; Angers et Mehuys, 1990; Feller, 1994), et de la fertilisation (Khan, 1969; Angers et N'Dayegamiye, 1991), sur la teneur et la composition du sol en carbohydrates. Très peu d'études ont été menées en milieu naturel (Gupta *et al.*, 1963; Folsom *et al.*, 1974) sur la relation entre la couverture végétale et la teneur du sol en sucres. Le paysage de Lamto qui offre un agencement de diverses associations végétales sur une courte distance, et sous les mêmes conditions climatiques, se prête bien à une telle étude.

5.1.1. Variations horizontale et verticale de la teneur des sols en carbohydrates

5.1.1.1. Matériel et méthodes

5.1.1.1.1. Extraction des sucres par hydrolyse acide

Les sucres présents dans les sols des savanes SA, SL, FG, et FP (Figure 6) ont été extraits à la suite d'une hydrolyse acide en deux étapes, puis dosés sous forme de leurs dérivés silylés (Larré-Larrouy et Feller, 1997). Une hydrolyse à froid (16 h) sous H_2SO_4 12M est suivie d'une hydrolyse à chaud sous reflux (5 h) sous H_2SO_4 0,5M de 2 g de sol. La solution est ensuite filtrée sur filtre en fibre de verre (GF/A), neutralisée avec du carbonate de strontium (SrCO_3), puis centrifugée. L'hydrolysate est récupéré, évaporé à sec à l'aide d'un évaporateur rotatif, puis conservé dans un dessiccateur à vide (P_2O_5).

5.1.1.1.2. Dosage des sucres neutres par chromatographie en phase gazeuse

Après réaction avec du borohydrure de sodium, les sucres sont transformés en leur forme alditol par réduction du groupe carbonyle en groupe $-CH_2OH$. Ceux-ci sont transformés en leur forme acétate selon Oades *et al.* (1970); les acétates d'alditols qui en résultent sont repris dans une solution de pyridine/hexaméthylidisilazane/triméthylchlorosilane, conservés une nuit à 4°C avant d'être dosés par chromatographie en phase gazeuse sur un appareil de marque Delsi-Nermag DI 200. Celui-ci est équipé d'un détecteur à ionisation de flamme et d'une colonne capillaire en silice fondue (SP-2330), avec l'hélium comme gaz vecteur (température injecteur: 265°C; température détecteur: 250°C, température de la colonne programmée de 170° à 230°C à 4°C /mn). Les sucres sont identifiés à partir des surfaces des pics des chromatogrammes (Enica 31), par comparaison avec celles de sucres standards.

Tableau 5: Composition en monosaccharides des différents sols.*

	Ara	Rha	Rib	Fuc	Xyl	Man	Fru	Gal-NH2	Gal	Glc-NH2	Gal-AU	Glu	Glc-AU	Total*
	µg/g sol													mg/g sol
FP														
0-5 cm	84,10	52,34	431,84	15,68	88,40	208,31	n.i.	n.i.	111,66	28,13	n.i.	628,10	n.i.	1,63
5-10 cm	66,05	46,04	363,90	n.i.	69,89	170,39	n.i.	n.i.	82,93	n.i.	12,49	356,93	n.i.	1,17
10-20 cm	39,19	20,25	191,80	n.i.	44,48	115,67	n.i.	n.i.	50,89	n.i.	n.i.	218,80	n.i.	0,68^c
SA														
0-5 cm	87,66	54,30	537,09	n.i.	220,58	358,14	n.i.	6,06	157,83	n.i.	5,92	845,26	n.i.	2,27^a
5-10 cm	61,76	33,46	347,35	n.i.	127,41	256,02	n.i.	n.i.	99,63	n.i.	n.i.	546,40	n.i.	1,47
10-20 cm	67,60	37,96	384,75	n.i.	134,39	317,32	n.i.	n.i.	116,44	n.i.	7,95	635,23	n.i.	1,70^{a,b,c}
SL														
0-5 cm	34,90	15,34	167,87	6,42	83,28	130,20	n.i.	n.i.	61,73	n.i.	n.i.	344,84	n.i.	0,84^{a,b}
5-10 cm	46,10	19,90	223,19	n.i.	112,68	166,63	n.i.	n.i.	75,42	n.i.	6,09	442,71	n.i.	1,09
10-20 cm	34,96	17,35	149,82	n.i.	77,54	134,25	n.i.	n.i.	52,63	n.i.	n.i.	323,16	n.i.	0,79^a
FG														
0-5 cm	107,36	82,52	570,61	58,34	147,01	353,89	n.i.	n.i.	156,28	8,36	n.i.	857,02	6,35	2,35^b
5-10 cm	60,62	41,39	314,13	n.i.	86,89	238,82	n.i.	n.i.	97,76	7,65	12,37	508,71	4,48	1,37
10-20 cm	22,34	13,98	97,62	n.i.	32,03	85,26	n.i.	n.i.	32,65	n.i.	n.i.	179,14	n.i.	0,46^b

*: moyenne de 3 répétitions. Pour chaque horizon, les chiffres portant une même lettre sont significativement différents (au seuil de 5%).

ni: non identifié.

Ara, arabinose; Rha, rhamnose; Rib, ribose; Fuc, fucose; Xyl, xylose; Man, mannose; Fru, fructose; Gal-NH2, galactosamine; Glc-NH2, glucosamine; Gal-AU, acide galacturonique; Glc, glucose; Glc-AU, acide glucuronique; FP, forêt de plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

5.1.1.2. Composition en monosaccharides des différents sols

L'analyse des chromatogrammes (Annexe 1) a permis d'identifier 11 des 14 sucres habituellement présents dans le sol: le glucose, le ribose, le mannose, le xylose, le galactose, l'arabinose, le rhamnose, la glucosamine, la galactosamine, l'acide galacturonique et l'acide glucoronique (Tableau 5). Les résultats détaillés de la distribution horizontale et verticale des sucres du sol sont présentés en annexe (Annexe 2). La concentration en polysaccharides du sol est obtenue en additionnant les concentrations des différents sucres présents. Elle varie le long de la toposéquence: dans l'horizon superficiel (0-5 cm) la plus forte concentration est celle de la forêt galerie (2,3 mg/g sol) et la plus faible, celle de la savane à *Loudetia* (0,8 mg/g sol). Dans l'horizon 10-20 cm, la concentration en polysaccharides de la savane arbustive (1,7 mg/g sol) est beaucoup plus élevée (plus de 2 fois) que celle des autres sols.

La concentration totale des polysaccharides décroît régulièrement avec la profondeur en forêt (Figure 10); aucune tendance nette n'est observée en savane. La composition en sucres neutres (Tableau 5) indique que pour tous les sols les cinq principaux sont par ordre décroissant le glucose, le ribose, le mannose, le xylose et le galactose. Les sucres acides (acides uroniques) et basiques (hexoamines) ne sont présents dans le sol qu'à l'état de traces, et n'ont pas toujours été identifiés; il en est de même du fucose.

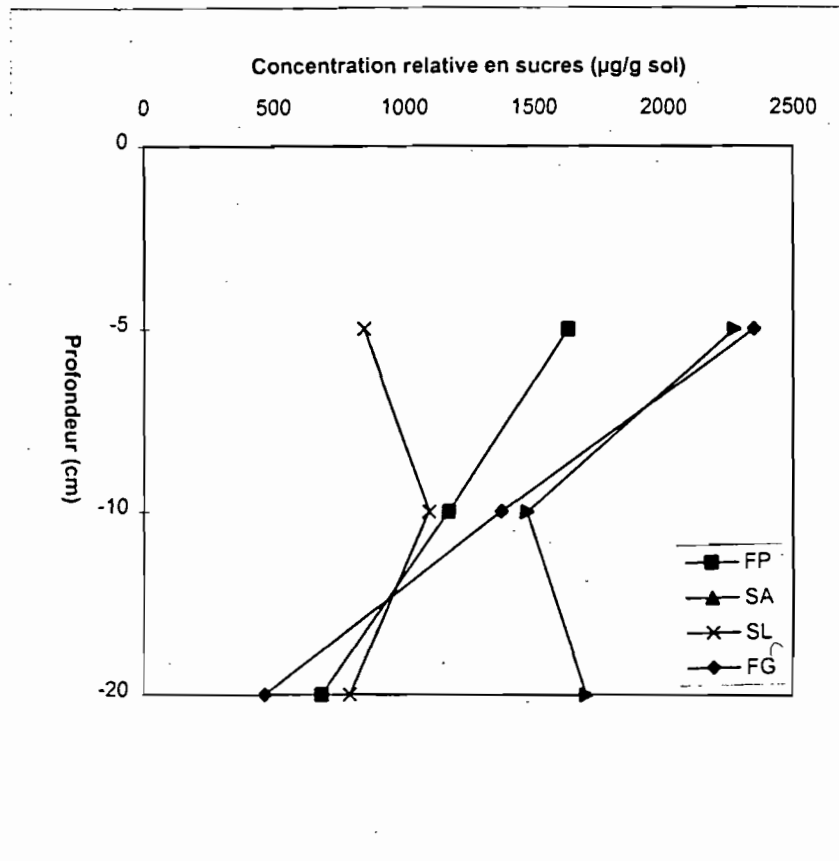


Figure 10: Distribution horizontale et verticale des polysaccharides dans le sol ($\mu\text{g/g}$ sol).

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

Les hexoses (glucose, galactose, mannose et fructose) et les pentoses (arabinose, xylose et ribose) représentent respectivement 52 à 65% et 33 à 43% de la teneur total en polysaccharides; ils constituent donc l'essentiel des sucres du sol. Le seul déoxyhexose identifié (rhamnose) ne représente que 2 à 4% du total (Tableau 6). La teneur des sols en carbone hydrolysable (c'est-à-dire la proportion du carbone présent sous forme de sucres, et exprimée en pourcent du carbone total) varie très peu avec la profondeur. Elle est beaucoup plus faible pour les sols de forêt (3-4%), que pour les sols de savane (5-8%).

Tableau 6: Distribution spatiale des pentoses, hexoses, déoxyhexoses et des carbohydrates (carbone présent sous forme de sucres) dans les différents sols.*

	Pentoses	Hexoses	Déoxyhexoses	Total	C(%C sol)
	µg/g sol				
FP					
0-5 cm	604,34	948,07	52,34	1604,76	3,00
5-10 cm	499,84	610,26	46,04	1156,15	3,51
10-20 cm	275,47	385,36	20,25	681,07	3,27
SA					
0-5 cm	845,33	1361,23	54,30	2260,85	7,45
5-10 cm	536,52	902,05	33,46	1472,03	5,61
10-20 cm	586,74	1068,98	37,96	1693,68	6,97
SL					
0-5 cm	286,05	536,77	15,34	838,16	4,82
5-10 cm	381,97	684,75	19,90	1086,63	7,12
10-20 cm	262,32	510,05	17,35	789,72	5,96
FG					
0-5 cm	824,98	1367,20	82,52	2274,69	3,19
5-10 cm	461,64	845,29	41,39	1348,33	3,96
10-20 cm	152,00	297,06	13,98	463,03	3,69

*: moyenne de 3 répétitions

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

5.1.1.3. Discussions

L'analyse de variance (Anova) effectuée sur l'ensemble des données révèle un effet significatif ($P < 0,01$) du faciès et de la profondeur, et une interaction significative entre ces 2 variables. La concentration en polysaccharides varie donc d'un faciès à l'autre, et le mode de distribution dans les différents horizons est également variable d'un milieu à l'autre. Une liaison significative ($P < 0,01$) exprimée par une régression linéaire, est observée (Figure 11) pour l'ensemble des échantillons ($n = 36$) entre la teneur du sol en carbone organique, et celle des polysaccharides ($r = 0,667$). Mais une régression polynômiale d'ordre 2 est meilleure:

$$\text{total sucres (\%)} = 0,154 (C\%) - 0,028 (C\%)^2 + 0,002 \quad r = 0,713 (n = 36)$$

Les coefficients de corrélation pour des régressions multiples faisant intervenir les teneurs en carbone et en éléments fins (argiles et/ou limons fins) ne sont guère supérieurs à ceux avec le carbone seul. Mais ce résultat peut être expliqué par la faible variation de la texture entre les différents sols étudiés ici. Des résultats indiquant un lien très étroit entre la teneur du sol en matière organique et l'accumulation des polysaccharides, ont été obtenus tant en milieu naturel (Folsom, *et al.*, 1974), qu'en situation agricole (Dalal et Henry, 1988; Angers et Mehuys, 1990; Angers et N'Dayegamiye, 1991).

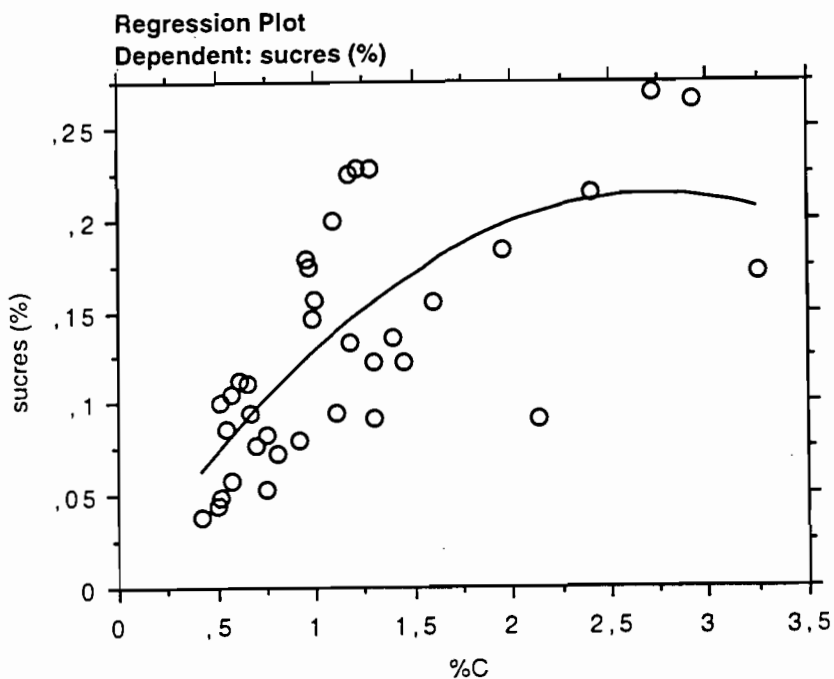


Figure 11: Relation entre la teneur en sucres et la teneur en carbone organique du sol.

La concentration en polysaccharides décroît assez régulièrement avec la profondeur dans les sols de forêt (FG et FP); cette tendance est moins nette pour les sols de savane. Sous forêt, l'essentiel de la matière organique provient de la litière déposée à la surface du sol: on a donc des horizons superficiels (0-5 cm) plus riches en carbone organique et en polysaccharides. Par contre, en savane, le stock organique du sol est principalement alimenté par le système racinaire. Les horizons sous-jacents (5-10 et 10-20 cm) sont relativement moins pauvres en matière organique (Tableau 2), et en

polysaccharides que ceux des sols de forêt (Tableau 5). L'accumulation des polysaccharides dans le sol semble donc liée au type d'écosystème (Gupta *et al.*, 1963; Folsom *et al.*, 1974), *via* notamment l'accumulation de la matière organique dans le sol.

Le glucose (31 à 41 % du total), le ribose (20 à 31%) et le mannose (13 à 19%), sont toujours les sucres dominants quels que soient le faciès et l'horizon considérés (Tableau 7). Ces observations sont similaires à celles de la littérature aussi bien pour les sols tempérés que tropicaux (Gupta *et al.*, 1963; Oades, 1972; Dalal et Henry, 1988; Feller, 1994; Larré-Larrouy et Feller, 1997). Toutefois, la teneur en ribose obtenue ici est nettement supérieure aux valeurs données dans la littérature; elle est six fois plus forte que celle obtenue en milieu naturel tropical au Congo (Larré-Larrouy et Feller, 1997), et jusqu'à dix-sept fois celle obtenue par Feller (1994) pour un sol sous culture de canne à sucre. L'impossibilité d'attribuer une origine spécifique au ribose (François, 1988) rend difficile l'interprétation de nos résultats; le dosage des sucres dans du matériel végétal prélevé dans la savane arbustive pourrait sans doute aider à expliquer les fortes teneurs obtenues ici.

Les hexoses (52 à 65%) et les pentoses (34 à 43%) sont de loin les sucres les plus dominants, et leurs teneurs sont comparables aux données de la littérature pour des sols différents (Folsom *et al.*, 1974; Larré-Larrouy et Feller, 1997). La teneur en rhamnose (unique déoxyhexose identifié) est faible (seulement 2 à 4%), mais comparable à celle trouvée (3%) dans un sol argileux de savane au Congo (Larré-

Larrouy et Feller, 1997). Le rhamnose, sucre considéré comme d'origine microbienne dans les sols (Murayama, 1984; Moers *et al.*, 1990) semble également très peu synthétisé dans les savanes de Lamto. Cette faible teneur pourrait s'expliquer par l'organisation spatiale de la strate herbacée en savane. En effet, celle-ci est organisée en touffes, et il en résulte une activité microbienne concentrée dans de petits volumes de sol à proximité des touffes, et plus faible entre les touffes (zone de prélèvement des échantillons de sol). La plus forte concentration de rhamnose dans les sols de forêt serait alors le reflet d'une activité biologique plus intense (Abbadie et Lensi, 1990; Raich et Schlesinger, 1992).

Il est généralement admis (Sowden et Ivarson, 1962; Folsom *et al.*, 1974), que la composition des polysaccharides du sol dépend de la couverture végétale. Des résultats contradictoires sont obtenus ici (Tableau 7). Par exemple, la teneur de certains monosaccharides (arabinose, xylose) ne varie pas de façon significative, entre la savane herbeuse (SL) et la forêt plateau (FP). La composition des polysaccharides semble donc, très peu liée au type d'écosystème (Oades, 1972).

Tableau 7: Proportion relative des principaux sucres (% de la quantité totale) des différents sols*. L'écart-type est entre parenthèse.

	Ara	Rib	Xyl	Man	Gal	Glu
FP						
0-5 cm	5,20 ^a (0,79)	26,93 (5,83)	5,47 ^{a,b} (0,95)	12,87 ^a (0,47)	6,90 (0,53)	38,23 (10,14)
5-10 cm	5,63 ^{a,b,c} (0,06)	30,60 ^a (5,11)	6,00 ^a (0,17)	14,70 (1,35)	7,17 (0,91)	31,03 ^{a,b,c} (3,90)
10-20 cm	5,73 ^a (0,23)	28,20 (0,75)	6,43 (1,07)	17,10 (0,95)	7,43 (0,15)	32,17 ^a (0,84)
SA						
0-5 cm	3,87 ^a (0,12)	23,57 (1,50)	9,70 ^a (0,44)	15,67 ^a (0,81)	6,90 (0,35)	37,07 (1,10)
5-10 cm	4,13 ^a (0,25)	23,30 (1,47)	8,80 (1,60)	17,40 (0,70)	6,83 (0,38)	37,23 ^b (0,51)
10-20 cm	4,00 ^a (0,17)	22,60 (0,70)	7,90 (0,35)	18,67 (0,15)	6,87 (0,21)	37,33 (0,42)
SL						
0-5 cm	4,13 (0,31)	19,80 (2,60)	9,93 ^b (2,28)	15,40 ^a (0,26)	7,33 (0,45)	40,90 (1,65)
5-10 cm	4,20 ^b (0,26)	20,40 ^a (2,07)	10,30 ^{a,b} (1,66)	15,23 (1,00)	6,90 (0,36)	40,50 ^c (1,05)
10-20 cm	4,53 (0,51)	19,70 (3,96)	9,53 (1,70)	16,90 (0,52)	6,50 (0,61)	40,43 ^a (2,54)
FG						
0-5 cm	4,60 (0,17)	24,60 (2,46)	6,37 (0,95)	15,03 ^a (0,12)	6,73 (0,75)	36,37 (3,12)
5-10 cm	4,43 ^c (0,25)	23,13 (3,41)	6,37 ^b (0,23)	17,33 (0,80)	7,07 (0,59)	37,03 ^a (0,12)
10-20 cm	4,83 (0,95)	20,70 (6,94)	6,57 (3,09)	18,47 (1,68)	7,07 (1,33)	39,27 (4,93)

*: moyenne de 3 répétitions. Pour chaque horizon, les chiffres portant une même lettre sont significativement différents (au seuil de 5%). Ara, arabinose; Rib, ribose; Xyl, xylose; Man, mannose; Glc, glucose; Gal, galactose.

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

Les hydrates de carbone ne représentent que seulement 3 à 7% du carbone organique du sol. Par rapport à l'intervalle (5 à 25%) donné par (Cheshire, 1979), ce taux est faible. Mais il est comparable à la valeur trouvée (8%) pour un milieu tropical humide en Afrique Centrale (Larré-Larrouy et Feller, 1997). La teneur en carbone

hydrolysable est beaucoup plus élevée dans les sols de savane (5 à 7%) que dans ceux de forêt (3 à 4%). Cette forte teneur en carbone hydrolysable dans les sols de savane pourrait s'expliquer par leur plus grande teneur en composés organiques pas encore (ou peu) décomposés, comme le suggèrent les valeurs plus élevées de leurs rapports C/N (15 à 20 contre 9 à 12 en forêt). A l'intérieur de chaque groupe de sol (sol de savane et sol de forêt), le contenu en carbone hydrolysable varie très peu.

Les polysaccharides du sol sont un mélange de sucre d'origine microbienne ou végétale, dont la distinction est souvent délicate à établir (Guckert *et al.*, 1971; Cheshire, 1977 et 1979; Coelho *et al.* 1988). Elle est cependant importante pour la compréhension du fonctionnement des micro-organismes du sol. De nombreux travaux ont montré que le galactose, le mannose, le rhamnose et le fucose sont des sucres principalement synthétisés par les micro-organismes du sol (Cheshire, 1977 et 1979; Moers *et al.*, 1990), alors que le xylose et l'arabinose sont essentiellement d'origine végétale (Cheshire, 1979; François, 1988; Murayama, 1988). Par contre, le glucose est un sucre abondamment synthétisé par les micro-organismes du sol, mais également abondamment présent dans les tissus végétaux (Cheshire 1977 et 1979; Murayama *et al.*, 1979).

Turchenek et Oades (1979) et Oades (1984) ont sur la base de ce qui précède, proposé l'utilisation du rapport $R = \frac{\text{Galactose} + \text{Mannose}}{\text{Arabinose} + \text{Xylose}}$, pour indiquer l'origine, microbienne ou végétale, des sucres du sol. Les valeurs de ce rapport

(Tableau 8) sont légèrement plus élevées pour les sols de forêt que pour les sols de savane (1,88 à 2,28 contre 1,67 à 2,15), et varient très peu avec la profondeur. Ces valeurs relativement élevées indiqueraient que les polysaccharides du sol sont majoritairement des produits de la synthèse microbienne. Elles sont comparables aux données de la littérature (Tableau 9).

Tableau 8: Rapports $(Gal+Man)/(Ara+Xyl)$, Man/Xyl et $Man/(Ara/Xyl)$ des différents sols. Les horizons sont représentés par les lettres a (0-5 cm), b (5-10 cm) et c (10-20 cm).

	FP			SA			SL			FG		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
$\frac{Gal + Man}{Ara + Xyl}$	1,90	1,88	2,04	1,67	1,90	2,15	1,64	1,54 ^a	1,67	2,00	2,27 ^a	2,28
$\frac{Man}{Xyl}$	2,36	2,44 ^b	2,60	1,62	2,01	2,36	1,56	1,48 ^{ab}	1,73	2,41	2,75 ^a	2,66
$\frac{Man}{(Ara + Xyl)}$	1,21	1,25	1,38	1,16	1,35	1,57	1,10	1,05 ^a	1,19	1,39	1,62 ^a	1,57

Les valeurs portant une même lettre sont significativement différentes au seuil de 5% (Test S de Scheffe). FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

Tableau 9: Tableau comparatif des rapports Man/Xyl , $R = (Gal+Man)/(Ara+xyl)$ et $Man/(Ara+Xyl)$ de cette étude et de ceux adaptés de divers travaux de la littérature

Références	sols/horizons	R	Man/Xyl	$Man/Ara+Xyl$
Cette étude	1 (0-10 cm)	1,8	1,80	1,3
Angers et Mehuys, 1990	3 (5-15 cm)	1,1-1,2	0,59-0,83	0,3-0,4
Angers et N'Dayegamiye, 1991	3 (0-15 cm)	1,3-1,5	0,48-0,67	0,4-0,6
Dalal et Henry, 1988	3 (0-10 cm)	0,8-1,5	0,5-1,42	0,3-0,8
Larré-Larrouy et Feller, 1997	2 (0-10 cm)	1,7	2,6-3,1	1,4

L'utilisation du rapport R est toutefois controversée; Baldock *et al.* (1987) ayant identifié des quantités substantielles de galactose dans des tissus végétaux, ont préconisé l'utilisation du rapport Mannose/(Arabinose+Xylose) comme indicateur plus approprié de l'origine des sucres du sol. Les travaux de Murayama (1977 et 1980), confirmés par ceux plus récents de (Feller, 1994), ont montré que dans les végétaux (feuilles et racines), le xylose est largement dominant alors que le mannose en est pratiquement absent. Le premier auteur a estimé que le rapport Xylose/Mannose devrait permettre de mieux apprécier l'origine des sucres du sol. Nous avons calculé l'inverse de ce rapport (Mannose/Xylose), afin de faciliter la comparaison avec les autres rapports proposés.

Les valeurs élevées (Tableau 8) des rapports Man/(Ara+Xyl) et Man/Xyl (respectivement de 1 à 1,6 et de 1,5 à 2,7) indiquent bien la prédominance des sucres d'origine microbienne. Ces résultats sont similaires à ceux d'autres travaux tant sur des sols tempérés que tropicaux (Murayama, 1977; Baldock *et al.*, 1987; Feller 1994; Larré-Larrouy et Feller, 1997), et confirment l'hypothèse suggérée par les valeurs du rapport R, c'est-à-dire l'origine principalement microbienne des sucres du sol (Whistler et Kirby, 1956; Mehta *et al.* 1961; Finch *et al.* 1971). Les quatre faciès étudiés sont similaires ($P > 0,01$) du point de vue de leur concentration en sucre d'origine microbienne (galactose et mannose). Ils diffèrent par contre très fortement quant à leur concentration en xylose, sucre d'origine végétale.

5.1.2. Distribution des carbohydrates dans les fractions granulométriques

5.1.2.1. Matériel et méthodes

Le sol concerné a été prélevé dans la savane arbustive (SA 0-10 cm), selon le protocole décrit au chapitre 3. Les fractions granulométriques ont été obtenues selon le protocole défini au chapitre 4. Le carbone organique a été dosé selon la méthode Anne, et l'azote total par la méthode de Kjeldahl (cf. Chapitre 4). Les sucres ont été extraits selon la méthode par silylation et dosés par chromatographie en phase gazeuse.

5.1.2.2. Résultats

5.1.2.2.1. Concentration en monosaccharides des fractions granulométriques

Les concentrations totales en monosaccharides dans les fractions organo-minérales, et celle du sol total dont elles sont issues (SA 0-10 cm) sont présentées dans le tableau 10. Les plus fortes concentrations sont enregistrées dans les limons fins (6,04 mg/g fraction), les limons grossiers (4,17 mg/g fraction) et les argiles (3,78 mg/g fraction). La plus faible concentration est celle des sables grossiers; les fractions peuvent être classées de la façon suivante: 2-20 μm > 20-50 μm > 0.05-2 μm > 50-100 μm > 100-250 μm > 250-2000 μm .

Tableau 10: Concentration totale en monosaccharides (mg/g fraction), et teneur en carbone hydrolysable du sol et des différentes fractions granulométriques.

	SA (0-10 cm)	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000
		μm					
sucres (mg/g)	1,877*	3,784	6,043	4,173	1,870	1,107	0,396
C(%C fraction)	-	4,40	6,12	14,34	19,82	29,81	14,43
C(%C sol)	7,55	0,66	0,65	3,32	2,30	1,20	0,29

*: mg/g sol

Lorsque la teneur en carbone hydrolysable (carbone présent sous forme de sucre) est exprimée en pourcent du carbone total de la fraction on observe des valeurs faibles dans les fractions fines (4 et 6%), et fortes dans les fractions grossières (14 à 30%). La même tendance (la fraction > 250 μm exceptée) est observée lorsque la teneur en carbone hydrolysable est exprimée en pourcent du carbone total du sol: les fractions grossières participent beaucoup plus fortement (0,3 à 3,3%) que les fractions fines (0,6 et 0,7%) au carbone total du sol.

La distribution des monosaccharides (concentration totale) dans les fractions granulométriques a été exprimée en $\mu\text{g/g}$ sol (Tableau 11). On observe que la valeur de

la somme des fractions (1622 $\mu\text{g/g sol}$) est inférieure à celle du sol non fractionné (1877 $\mu\text{g/g sol}$). Le déficit observé (14%) est probablement dû aux pertes de composés organiques (comprenant surtout des polysaccharides hydrosolubles) au cours du fractionnement granulométrique.

Tableau 11: Distribution des carbohydrates dans les différentes fractions ($\mu\text{g/g sol}$).

	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000	Somme	SA 0-10 cm
	μm							
sucres ($\mu\text{g/g sol}$)	251,88	569,88	179,50	161,20	268,79	191,02	1621,73	1877,09
C/N	10,16	16,08	18,50	17,27	25,83	20,91	15,90	15,85

5.1.2.2.2. Composition en monosaccharides des fractions

La composition en monosaccharides du sol non fractionné, et des différentes fractions est présentée dans le tableau 12. La composition en sucres du sol non fractionné (SA 0-10 cm) est similaire à celle des autres sols de Lamto (Tableau 5). Les polysaccharides du sol total sont essentiellement composés de glucose (37%), de ribose (24%) et de mannose (17%). La teneur en carbone hydrolysable est faible (7%). Les concentrations relatives (% total) des principaux sucres sont représentées dans la figure 12. Le glucose est le sucre dominant dans toutes les fractions, avec une proportion

relative comprise entre 34 et 49%. Il est suivi par le mannose et le ribose dans les fractions fines (respectivement 21 et 23%, et 20 et 21%), et par le ribose (15 à 21%) ou le xylose (13 à 18%) dans les fractions grossières.

Les hexoses (glucose, galactose et mannose) sont dominants dans toutes les fractions (55 à 66% du total). Les pentoses (arabinose, xylose et ribose) représentent 28 à 43%, et la seule déoxyhexose identifiée (le rhamnose), 1 à 4%. Les sucres acides (galacturonique, glucoronique) et les sucres basiques (galactosamine, glucosamine) ne sont que très faiblement représentés, et seulement dans la fraction limoneuse.

Tableau 12: Composition en monosaccharides du sol ($\mu\text{g/g}$ sol) et des différentes fractions granulométriques ($\mu\text{g/g}$ fraction).

	SA 0-10 cm*	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000
		μm					
Arabinose	74,90	148,07	175,75	161,28	84,40	59,94	19,57
Rhamnose	40,87	168,44	188,46	77,34	20,02	11,85	11,66
Mannose	322,22	876,38	1282,32	537,83	165,93	81,02	53,64
Fructose	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Fucose	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Xylose	178,96	176,94	326,60	558,39	337,65	181,15	59,45
Ribose	44,10	787,82	1207,69	851,72	371,54	238,78	59,88
Gal-NH ₂	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Galactose	127,81	299,12	418,32	275,31	111,22	73,24	25,65
Glc-NH ₂	n.i.	n.i.	69,37	20,61	n.i.	n.i.	n.i.
Gal-AU	n.i.	n.i.	60,99	15,80	n.i.	n.i.	n.i.
Glucose	687,22	1270,09	2287,77	1662,98	779,37	461,20	165,89
Glc-AU	n.i.	n.i.	26,04	12,21	n.i.	n.i.	n.i.
Total	1877,09	3784,23	6043,30	4173,47	1870,14	1107,16	395,73
Hexoses	1137,26	2445,59	3988,41	2476,12	1056,52	615,45	245,18
Pentoses	698,97	1112,83	1710,04	1571,39	793,60	479,86	138,90
Déoxyhexoses	40,87	168,44	188,46	77,34	20,02	11,85	11,66

*: mg/g sol; ni: non identifié.

Gal-NH₂, galactosamine; Glc-NH₂, glucosamine; Gal-AU, acide galacturonique; Glc, glucose; Glc-AU, acide glucuronique.

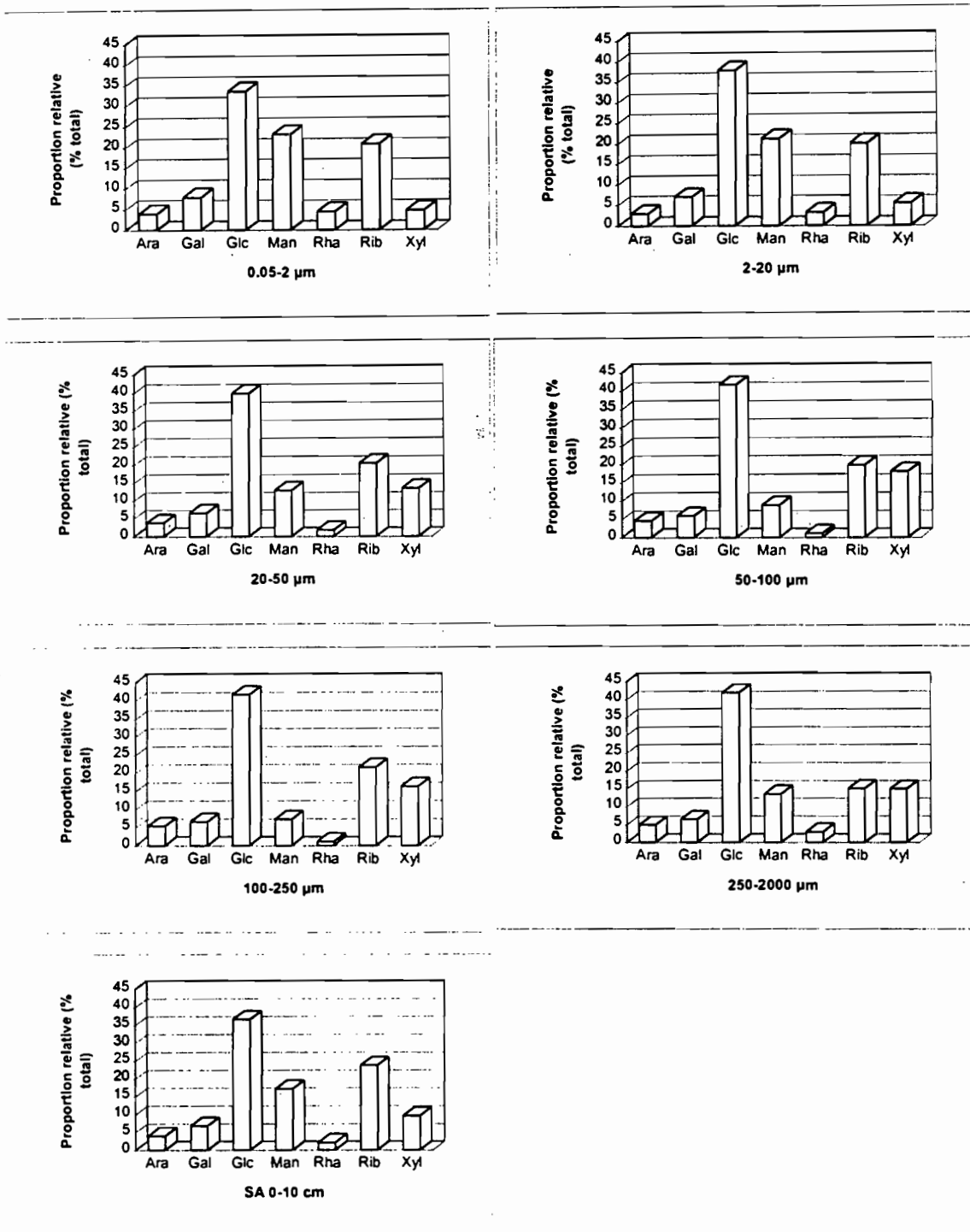


Figure 12: Proportions relatives des principaux sucres dans le sol non fractionné, et dans les différentes fractions granulométriques (SA: savane arbustive).

5.1.2.3. Discussions

Globalement (la fraction argileuse exceptée), la concentration en carbohydrates des fractions baisse lorsque la taille des particules augmente. Des observations similaires ont été faites dans de nombreux travaux sur les sols tempérés (Murayama *et al.* 1979; Catroux et Schnitzer, 1987; Cheshire *et al.*, 1990; Angers et N'Dayegamiye, 1991). Des résultats opposés, montrant une augmentation de la concentration des carbohydrates avec la taille des fractions, ont été obtenus par Dalal et Henry (1988), et plus récemment par Feller (1994) et Larré-Larrouy et Feller (1997) pour des sols argileux tropicaux.

Mais malgré ces résultats contradictoires, tous les auteurs ont observé une relation étroite entre la teneur en carbone organique et la concentration en monosaccharides. C'est également le cas dans cette étude. La forte concentration en carbohydrates de la fraction 2-20 μm , pourrait être expliquée par une dispersion incomplète de la fraction $< 50 \mu\text{m}$ due à la faible intensité de la sonication (25 J/ml), notre soucis ayant été de minimiser la destruction des micro-organismes du sol, ou par le transfert dans cette fraction de composés organiques issus des fractions grossières (cf. Chapitre 4).

On observe (Tableau 10) que la proportion de carbone hydrolysable (%C fraction) diminue avec la taille des fractions, reflétant ainsi le caractère récent (moins

dégradé) de la matière organique associée aux fractions grossières (Oades, 1972; Dalal et Henry, 1988) comme le suggéraient leurs rapports C/N relativement élevés (Chapitre 4). Cette matière organique associée aux fractions grossières devrait donc présenter un degré de biodégradabilité meilleur que celui de la matière organique associée aux fractions fines. Cette hypothèse sera vérifiée plus loin (Chapitre 7).

Les polysaccharides du sol sont un mélange complexe de produits issus de tissus végétaux et de produits issus des synthèses microbiennes. Différents indices ont été proposés pour déterminer l'origine des sucres du sol: rapports $(Gal + Man)/(Ara + Xyl)$; $Man/(Ara + Xyl)$ et Xyl/Man . Nous avons calculé ces différents indices pour chaque fraction. Pour la commodité de la comparaison des différents indices, nous avons préféré au rapport Man/Xyl de Murayama (1988), le rapport Xyl/Man (on remarquera qu'il s'agit de l'inverse du rapport proposé par Murayama). Les résultats sont présentés dans le tableau 13.

Tableau 13: Rapports $(Gal+Man)/(Ara+Xyl)$, Man/Xyl et $Man/(Ara+Xyl)$ du sol et des fractions granulométriques.

	SA (0-10 cm)	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000
		μm					
$\frac{Gal + Man}{Ara + Xyl}$	1,77	3,62	3,39	1,13	0,66	0,64	1,00
$\frac{Man}{Xyl}$	1,80	4,95	3,93	0,96	0,49	0,45	0,90
$\frac{Man}{(Ara + Xyl)}$	1,27	2,70	2,55	0,75	0,39	0,34	0,68

On observe que tous les indices calculés ($\text{Gal+Man}/\text{Ara+Xyl}$; Man/Xyl et $\text{Man}/\text{Ara+Xyl}$) sont élevés dans les fractions fines, et faibles pour les fractions grossières. Ces différents rapports diminuent régulièrement des fractions fines aux fractions grossières (Tableau 13), indiquant une augmentation de la teneur en sucres d'origine végétale. Ils vont dans le même sens que les rapports C/N (Tableau 11), indiquant le caractère végétal récent de la matière organique associée aux fractions grossières. Des observations similaires ont été faites tant pour des sols tropicaux (Feller, 1994; Larré-Larrouy et Feller, 1997) que tempérés (Turchenek et Oades, 1979; Cheshire et Mundie, 1981; Dalal et Henry, 1988; Guggenberger *et al.*, 1994).

5.1.3. Conclusion

La concentration en carbohydrates dans les sols de Lamto est faible (3 à 7%), mais comparable aux données de la littérature pour les sols tropicaux d'Afrique. La distribution des polysaccharides dans le profil du sol est liée au type d'écosystème. Par contre, celui-ci influencerait moins la composition des monosaccharides. Comme l'indiquent tous les indices calculés (rapports $(\text{Gal+Man})/(\text{Ara+Xyl})$; $\text{Man}/(\text{Ara+Xyl})$ et Man/Xyl), les polysaccharides du sol sont dominés par des sucres issus de néosynthèses microbiennes. Ils sont essentiellement concentrés dans les fractions fines. Ceci pourrait être le reflet d'une activité microbienne intense; mais on observe que les carbohydrates ne représentent que 4 à 6% du carbone des fractions fines, contre 14 à 30% dans les fractions grossières. L'intensité de l'activité microbienne (qui sera étudiée plus loin), est

donc à nuancer. Il est également probable que les sucres synthétisés par les micro-organismes dans les fractions grossières s'accumulent dans les fractions fines où ils peuvent servir de substrats énergétiques.

5.2. Composition isotopique de l'azote organique (^{15}N) du sol et des fractions granulométriques

Les isotopes sont des atomes dont les noyaux ont le même nombre de protons mais un nombre différent de neutrons, entraînant une légère différence de masse. Cette inégalité des masses entraîne des différences de propriétés (densité, volume molaire, température de fusion, etc.), de comportement et de répartition, par exemple au cours de réactions chimiques ou d'équilibre (Mariotti, 1982). Lorsqu'un élément simple subit des transformations, les liaisons établies par l'isotope léger seront plus rapidement brisées que celles de l'isotope lourd. Ainsi, lors d'une réaction chimique (passage d'une forme organique à une forme minérale) par exemple, les produits sont enrichis en isotopes légers par rapport au substrat de départ qui lui est enrichi en isotopes lourds. Ces variations sont faibles mais mesurables avec précision, et sont donc utilisées pour

étudier les transformations de l'azote dans le sol (Mariotti, 1982). L'abondance naturelle en ^{15}N (isotope stable) est exprimée en atome $^{15}\text{N}\%$, et définie par:

$$A = \left[\frac{\text{nombre d'atomes } ^{15}\text{N}}{\text{nombre d'atome } ^{14}\text{N} + \text{nombre d'atomes } ^{15}\text{N}} \right] \times 100$$

5.2.1. Matériel et méthodes

Les échantillons de sol (et les fractions granulométriques de la matière organique) sont broyés finement (1 mm), et minéralisés selon une technique proche de celle du Kjeldahl (Mariotti et Letolle, 1978). L'ammoniaque est récupéré dans de l'acide sulfurique dilué, par distillation après adjonction de soude. Il est ensuite oxydé par le bromure de lithium après mise sous vide pour éliminer l'azote atmosphérique. La molécule diatomique obtenue (N_2) est purifiée, puis sa composition isotopique analysée sur un spectromètre de masse.

La mesure de la composition isotopique a été réalisée par le laboratoire de Biogéochimie Isotopique (Université Pierre et Marie Curie). Le spectromètre de masse

mesure un rapport isotopique (R), qui est le rapport des intensités de courants d'ions produits par les deux faisceaux d'ions correspondants aux deux isotopes:

$$R = \frac{[^{14}\text{N}^{15}\text{N}]}{[^{14}\text{N}^{14}\text{N}]}$$

La composition isotopique est exprimée par une unité relative, l'unité δ (exprimée en ‰):

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = \left[\frac{R \text{ échantillon} - R \text{ étalon}}{R \text{ étalon}} \right] \times 1000$$

L'étalon est l'azote moléculaire de l'atmosphère pour lequel $\delta^{15}\text{N}$ est égal à 0 (Mariotti, 1983).

5.2.2. Résultats

Les résultats de la composition isotopique des sols et des fractions granulométriques sont présentés dans les tableaux 14 et 15.

Tableau 14: Variation de la composition isotopique ($\delta^{15}\text{N}\text{‰}$) de la matière organique du sol (0-10 cm) et des fractions granulométriques, de 4 faciès de savane.

Faciès	FP	SA	SL	FG
Sols*				
0-10 cm	5,5	6,1	2,9	3,8
Fractions granulométriques				
0,05-2 μm	8,0	8,9	4,3	6,3
2-20 μm	7,2	6,9	3,7	3,8
20-50 μm	13,8	6,0	3,6	4,4
50-100 μm	5,6	5,5	3,1	3,8
100-250 μm	4,0	4,1	-0,7	1,4
250-2000 μm	2,3	2,1	-1,4	0,7

*: n= 2

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

Tableau 15: Variation de la composition isotopique ($\delta^{15}\text{N}\text{‰}$) de la matière organique du sol (10-20 cm) et des fractions granulométriques, de 4 faciès de savane.

Faciès	FP	SA	SL	FG
Sols*				
10-20 cm	6,8	6,5	4,4	4,6
Fractions granulométriques				
0,05-2 μm	14,3	14,3	6,5	13,4
2-20 μm	7,4	6,7	5,6	7,7
20-50 μm	7,9	6,9	4,8	4,8
50-100 μm	4,8	7,3	3,7	3,5
100-250 μm	2,6	3,2	2,7	1,6
250-2000 μm	1,8	2,3	1,7	1,7

*: n= 2

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

On observe que les valeurs de la composition isotopique dans les deux horizons étudiés, sont plus ou moins différentes selon le faciès. La valeur du $\delta^{15}\text{N}$ varie de 2,9 à 6,1‰ dans l'horizon 0-10 cm, et de 4,4 à 6,8‰ dans l'horizon 10-20 cm. Elle est élevée pour SA et FP, et plus faible pour FG et SL. Quel que soit le faciès, on observe une augmentation de la valeur de la composition isotopique avec la profondeur (Tableaux 14 et 15).

Dans les fractions, la valeur de la composition isotopique de l'azote diminue lorsque la taille des particules augmente. Les valeurs les plus élevées du $\delta^{15}\text{N}$ sont enregistrées dans la fraction 0,05-2 μm , et les plus basses dans la fraction 250-2000 μm . Dans l'horizon 0-10 cm, elles varient respectivement de 4,3 à 8,9‰ et de -1,4 à 2,3‰ (Tableau 14). Dans l'horizon 10-20 cm, les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ varient de 6,5 à 14,3‰ pour la fraction 0,05-2 μm , et de 1,7 à 2,3‰ pour la fraction 250-2000 μm (Tableau 15). On observe que les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ des différentes fractions varient dans le même sens que celles des sols non fractionnés: elles sont plus élevées pour les fractions de l'horizon 10-20 cm (sauf sous FP, où l'augmentation est moins nette pour les fractions > 20 μm).

5.2.3. Discussions

5.2.3.1. Distribution des compositions isotopiques le long de la toposéquence

Les valeurs de la composition isotopique de l'azote obtenues ici sont comparables à celles publiées pour d'autres écosystèmes (Mariotti, 1982; Ledgard *et al.*, 1984). Elles semblent varier en fonction de la position topographique, et de certains paramètres physico-chimiques. En effet, on peut séparer les 4 faciès en 2 ensembles: le premier regrouperait les faciès de "haut de pente" SA et FP (Figure 6), dont les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ sont proches, et plus fortes. On observe également que ces sols sont légèrement moins acides. Dans le second groupe, on aurait FG et SL (sols de "bas de pente"), dont les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ et du pH sont également proches les uns des autres, et plus faibles que celles de SA et FP (Tableaux 14, 15 et 1).

Au cours de la minéralisation de la matière organique les molécules organiques sont progressivement dégradées et des composés minéraux sont produits. Puisque les liaisons établies par l'isotope léger sont plus rapidement brisées, cette transformation de l'azote sera marquée par un enrichissement en isotope lourd, et donc, une augmentation de la valeur du $\delta^{15}\text{N}$. Mariotti (1982) a montré que ces enrichissements isotopiques de l'azote organique du sol ont lieu lors de processus liés à l'humification dans les horizons organo-minéraux.

Contrairement aux teneurs en azote total et carbone organique (Tableau 2), on observe que la valeur de la composition isotopique de l'azote augmente en profondeur. Ce résultat témoigne du lien entre les processus de biodégradation de la matière organique du sol et la distribution des composés organiques dans le profil du sol: les composés les plus humifiés s'accumulent en profondeur.

Nous avons regroupé dans le tableau 16 les valeurs de la composition isotopique de l'azote de quelques espèces végétales, parmi les plus dominantes de la savane arbustive et de la forêt plateau. Elles permettent d'analyser les liens entre la composition isotopique de la végétation et celle de la matière organique du sol.

Tableau 16: Composition isotopique de l'azote ($^{15}\text{N}\text{‰}$) contenu dans les feuilles de quelques espèces dominantes de la savane arbustive, de la savane herbeuse et de la forêt plateau (Abbaie *et al.*, 1992).

Végétaux	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Graminées	
<i>Andropogon schirensis</i>	-1,9
<i>Hyparrhenia diplandra</i>	-1,3
<i>Hyparrhenia smithiana</i>	-1,3
<i>Loudetia simplex</i>	-2,0
<u>racines graminées</u>	-1,6
Légumineuse	
<i>Indigofera polysphaera</i>	-1,3
Ligneux	
<i>Erythaxylum emarginatus</i>	1,1
<i>Celtis prantlii</i>	0,9
<i>Olax subscarpioïdes</i>	2,8

Ces données sont insuffisantes (absence de données sur la composition isotopique des espèces de la forêt galerie) mais elles permettent tout de même, d'avoir une idée de la composition isotopique d'une partie de l'azote entrant dans le sol. On observe que les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ des végétaux sont largement inférieures à celles des sols correspondants. Il y a une différence très nette entre les herbacées et les ligneux: les premiers ont un $\delta^{15}\text{N}$ négatif, alors que les seconds présentent des valeurs positives du $\delta^{15}\text{N}$. Les valeurs de la composition isotopique de l'azote contenu dans le matériel végétal sont proche de 0 (Tableau 16), confirmant bien que "l'apport de matière organique dans les écosystèmes naturels se caractérise par une composition isotopique (^{15}N) proche ou inférieure à celle de l'atmosphère" (Mariotti, 1982).

Les écarts de $\delta^{15}\text{N}$ entre le matériel végétal et le sol (0-10 cm) sont plus forts pour SA (de 7 à 8 unités delta) que pour FP (de 3 à 5 unités delta), indiquant un plus grand degré d'humification de la matière organique sous la savane. Les valeurs du rapport C/N vont pourtant dans un sens opposé: elles sont élevées sous SA (indiquant que la matière organique est peu transformée), et plus faibles sous FP. Mais dans le cas du $\delta^{15}\text{N}$, on mesure une variation entre la composition isotopique d'un produit de départ (matériel végétal) et un produit d'arrivée (matière organique du sol). Si la différence entre les rapports C/N de la végétation et ceux de la matière organique du sol est élevée pour SA et plus faible pour FP, la contradiction entre variation du $\delta^{15}\text{N}$ et du rapport C/N serait levée. Il y aurait alors un parallèle entre la signature isotopique, les rapports

C/N de la végétation et le degré de transformation de la matière organique du sol. Mais l'absence de données sur les teneurs en carbone et en azote des espèces de la forêt de plateau, ne permet pas de vérifier ici cette hypothèse.

5.2.3.2. Compositions isotopiques des fractions granulométriques

Les enrichissements isotopiques de l'azote organique du sol sont liés au processus d'humification dans les horizons organo-minéraux. Autrement dit, l'augmentation de la valeur du $\delta^{15}\text{N}$ est le reflet d'une transformation microbienne plus intense de la matière organique du sol, ou d'une hétérogénéité de la composition isotopique des apports au sol. La matière organique (nous l'avons rappelé dans la première partie de ce travail), est un ensemble de composés organiques très hétérogènes, présents dans le sol à divers stades de transformation, et distribués selon la taille des particules minérales. Le dosage de l'abondance naturelle isotopique dans les fractions granulométriques, est un outil efficace pour mieux apprécier la dynamique de la matière organique du sol à l'échelle de la particule.

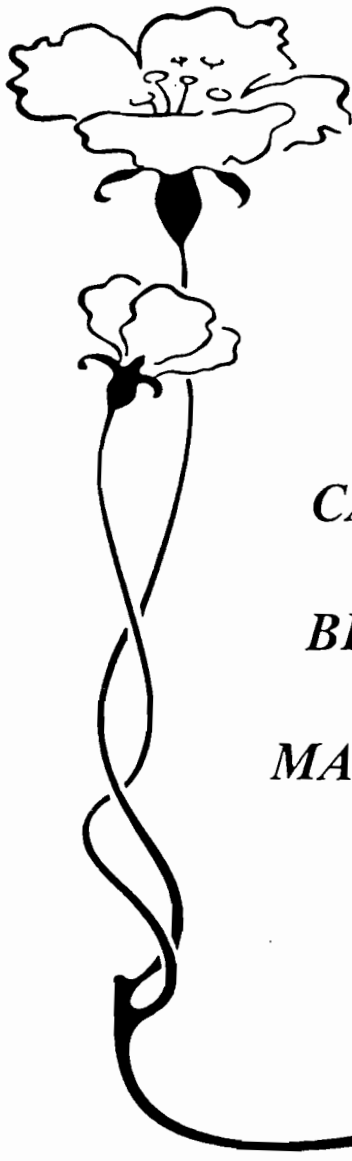
L'étude de la distribution du carbone organique et de l'azote total (en particulier la variation des rapports C/N) a permis de montrer (cette étude; Feller *et al.* 1983; Catroux et Schnitzer, 1987; etc.) que la matière organique associée aux fractions grossières était d'une origine végétale plus récente. Ceci est confirmé par la composition isotopique des différentes fractions granulométriques. En fonction des enrichissements

isotopiques, on peut en effet les classer de la façon suivante: 0,05-2 μm >2-20 μm >20-50 μm >50-100 μm >100-250 μm >250-2000 μm . Les fractions grossières (> 250 μm en particulier) ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus faibles (Tableau 14), et plus proches de celles de la végétation (Tableau 16) confirmant ainsi leur origine végétale récente. A l'échelle de la particule, la classification de la matière organique sur la base des valeurs des rapports C/N est identique à celle établie sur la base de la composition isotopique (^{15}N). Ce qui est, on l'a vu, moins le cas à l'échelle de la toposéquence.

A l'opposé, les fractions fines sont caractérisées par un enrichissement isotopique plus important. Par exemple, les écarts moyens entre les $\delta^{15}\text{N}$ des fractions 0,05-2 et 2-20 μm (0-10 cm), et les végétations correspondantes varient de 6 à 10 unités delta (contre 0,4 à 0,7 unités delta pour les fractions 250-2000 μm). A l'évidence les fractions fines ont perdu leur caractère végétal, du fait des processus d'humification. On devrait donc avoir dans ces fractions, une matière organique peu propice aux activités minéralisatrices du carbone et de l'azote.

Nous avons montré pour le sol non fractionné, qu'il y a un enrichissement de la composition isotopique avec la profondeur. Ceci est confirmé par les variations de la composition isotopique des fractions granulométriques, dans les 2 horizons étudiés

(Tableaux 14 et 15). Les fractions de l'horizon 10-20 cm ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ en général plus élevées (2 à 14‰) que les fractions correspondantes de l'horizon de 0-10 cm (-1 à 9‰). La transformation microbienne de la matière organique est plus importante en profondeur.



CHAPITRE VI



*CARACTERISATION
BIOLOGIQUE DE LA
MATIERE ORGANIQUE
DU SOL*

VI. CARACTERISATION BIOLOGIQUE DE LA MATIERE ORGANIQUE

6.1. Introduction

Le sol est un milieu en équilibre dynamique sous le contrôle conjugué des organismes vivants qu'il abrite et de processus physico-chimiques. En fonction de la taille des populations, on distingue dans le sol deux grands ensembles d'organismes vivants: la microflore (bactéries, champignons, actinomycètes, algues, protozoaires) et la faune (acariens, collemboles, termites, vers de terre, etc.). Pour leur croissance et leur métabolisme, les micro-organismes du sol ont besoin d'une source d'énergie (lumière, réaction d'oxydo-réduction) et de nutriments (carbone, azote, phosphore, vitamines, etc.). Seuls quelques organismes vivants du sol sont capables d'assurer par eux mêmes leurs besoins énergétiques (les phototrophes, et quelques rares chimiotrophes), et la synthèse des matériaux cellulaires, à partir de *substances minérales* (autotrophes). Les autres, majoritaires, tirent leur énergie de l'oxydation (avec rejet de CO₂) de *substances organiques* déjà présentes dans d'autres êtres vivants (chimio-organotrophes). Ils réalisent également leur biosynthèse, à partir de molécules organiques préexistantes prélevées dans le sol environnant (Jupin, 1996).

La plupart des micro-organismes du sol trouvent leur énergie et les éléments nécessaires à leur entretien, à leur croissance et à leur développement, dans la matière organique du sol, ensemble constitué de substances d'origine végétale et animale, à différents états de dégradation (Haynes, 1986). La matière organique du sol est en partie assimilée et transformée (minéralisation), fournissant ainsi aux micro-organismes du sol les nutriments et l'énergie nécessaires à leurs activités. A chaque étape de la transformation, des composés nouveaux issus des synthèses microbiennes, et des molécules complexes résistantes à l'action microbienne (lignine, tanins, etc.), s'accumulent dans le sol.

La quantité et la nature des matières organiques dans le sol déterminent pour une large part, les caractéristiques de celui-ci et conditionnent sa fertilité (Dommergues et Mangenot, 1970). La qualité de la matière organique du sol est le reflet de la composition chimique des apports organiques entrant dans le système. Celle-ci varie en fonction des espèces végétales ou des techniques culturales (Van Vuuren *et al.*, 1992), et influence l'intensité de la biodégradation de la matière organique (Berendse *et al.*, 1989; Aber *et al.*, 1990).

L'étude de la distribution du carbone et de l'azote (Chapitre 4) a montré que le rapport C/N de la matière organique est plus élevée sous savane que sous forêt. Or il est généralement admis que le rapport C/N est d'autant plus faible que la matière organique

a subi des transformations biochimiques. On peut donc s'attendre à ce que la matière organique des sols de forêt (à C/N bas, donc plus humifiée) soit moins dégradable que celle des sols de savane.

Dans ce chapitre nous apprécierons les qualités biologiques de la matière organique (potentiels de minéralisation du carbone et de l'azote) à deux niveaux: (i) à l'échelle de la toposéquence sur des sols prélevés dans les différents faciès de savane et de forêt (SA, SL, FG, FP), et (ii) à l'échelle de la particule (fractions granulométriques) sur un sol prélevé dans un faciès considéré comme celui d'une savane arbustive de référence à Lamto (SA).

6.2. Variation de l'activité biologique de long de la toposéquence

6.2.1. Minéralisation potentielle du carbone et de l'azote

6.2.1.1. Matériel et méthodes

6.2.1.1.1. Mesure du dégagement potentiel du CO₂

Le dégagement de CO₂ est le terme ultime des processus de dégradation de la matière organique du sol; il est généralement désigné par la terminologie respiration du sol (Wiant, 1967), qui regroupe outre la respiration de la faune et des micro-organismes

du sol, celle des parties hypogées des végétaux. Il est difficile dans les études *in situ* de séparer les différentes sources de CO₂ (Edwards et Harris, 1977; Schlesinger, 1977). Mais au laboratoire, le dégagement de CO₂ est ainsi une bonne indication directe de la quantité de carbone minéralisé par la microflore (Pochon et De Barjac, 1958; Dommergues, 1968; Coleman, 1973; Legay et Schaeffer, 1983). Il donne une indication directe de l'activité (potentielle) de décomposition de la matière organique du sol (Bridgham et Richardson, 1992). Le potentiel de minéralisation du carbone a été mesuré selon le protocole suivant:

20 g de sol sont placés dans un flacon en verre de 130 ml (3 répétitions), et amenés à une humidité correspondant à 80% de l'humidité équivalente, puis le flacon fermé hermétiquement. Ils sont ensuite incubés à l'obscurité à 28 °C ($\pm 0.5^\circ\text{C}$) pendant une semaine. La quantité de CO₂ dégagée est dosée par chromatographie en phase gazeuse sur un appareil de marque DELSI (DI 200), équipé de détecteurs à conductibilité thermique (catharomètre). C'est une méthode de séparation et d'analyse dont le principe est le suivant: le gaz prélevé dans le flacon (avec une seringue étanche de 0,25 ml) est injecté dans le chromatographe; les différents constituants sont alors vaporisés dans l'injecteur, puis poussés par un gaz vecteur (hélium He N55) dans la colonne où ils vont cheminer à des vitesses différentes. Ils sont séparés à 45°C sur une colonne, identifiés par les détecteurs à conductibilité thermique qui fournissent un signal

proportionnel à la concentration des composés (température injecteur = 110°C, température détecteur = 145°C, intensité filament 120 mA). Sur un appareil enregistreur couplé (ENICA 31), apparaît un chromatogramme (Annexe 3) indiquant:

☞ le temps écoulé entre l'injection et le moment où le détecteur indique la concentration maximum du composé dans le gaz vecteur sortant de la colonne;

☞ le temps de transit, au travers de la colonne et de l'appareillage, d'un composé non retenu

☞ la largeur du pic du composé

☞ la hauteur du pic.

A partir de ces paramètres peuvent être définies des grandeurs dérivées caractérisant l'écoulement, la rétention d'un composé, l'efficacité de la colonne, la résolution de deux corps. La concentration en CO₂ de l'atmosphère analysé est calculée par l'appareil enregistreur à partir des surfaces des pics de CO₂, et dans une gamme étalon réalisée avec des quantités connues du gaz vecteur. Le temps d'une analyse est de 6'16" pour une injection. Les résultats sont exprimés en µg C-CO₂/g sol sec.

6.2.1.1.2. Dosage de l'azote minéral

Après la mesure du CO₂ dégagé, l'azote minéral accumulé est déplacé et extrait par une solution de chlorure de potassium: 80 ml de KCl 2M sont immédiatement ajoutés au sol, le tout fortement agité pendant 30 mn, puis la suspension filtrée sur filtre en microfibrilles de verre GF/C (Whatman®; diamètre des pores = 1,2 µm). La quantité d'ammonium et de nitrate+nitrite est dosée par spectrophotométrie (appareil San Plus System, Skalar). En présence d'un agent chlorant (le dichloroisocyanurate de sodium), l'ammoniaque donne une monochloramine qui réagit avec le salicylate de sodium pour donner de la 5-aminosalicylate. Celle-ci après oxydation réagit à son tour avec un acide salicylique (le nitroprusside de sodium, jouant ici un rôle de pseudo-catalyseur) pour former un complexe. Celui-ci a une coloration (bleu) dont l'intensité est proportionnelle à la concentration de l'ammonium, et mesurée à 660 nm (Krom, 1980).

La quantité de nitrate+nitrite est dosée par le passage du filtrat dans une colonne de cadmium traitée au sulfate de cuivre, qui réduit les nitrates à l'état de nitrites. Ces derniers, et ceux préalablement présents dans l'échantillon, forment un complexe diazo avec du sulphanilamide et de l'alpha naphthyl-éthylènediamine dihydrochloride. Ce complexe présente une coloration rose dont l'intensité, proportionnelle à la concentration en nitrite + nitrate, est mesurée à 540 nm (Walinga *et al.*, 1989). Toutes les réactions se passent à 40°C; les résultats sont exprimés en µg N-NH₄⁺ et µg N-(NO₂⁻ + NO₃⁻)/g de sol.

6.2.1.2. *Activité minéralisatrice du carbone*

Les quantités de carbone minéralisé dans les différents sols sont représentées dans la figure 13. Les résultats détaillés sont présentés en annexe (Annexe 4). L'analyse de variance indique un effet faciès (position topographique) très significatif ($P < 0,01$) sur la minéralisation du carbone. Mais un test comparatif plus serré (test S de Scheffe au seuil de 5%) permet de mieux cerner les similitudes entre faciès (Tableau 17): on observe par exemple une similitude dans l'horizon 5-10 cm, entre SA et SL, et entre FG et FP.

Tableau 17: Variations du potentiel de minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2/\text{g sol}$) le long de la toposéquence. L'écart-type est donné entre parenthèses ($n = 3$).

Profondeur	FP	SA	SL	FG
0-5 cm	421,72 (6,61)	234,82 (1,20)	141,51 (6,84)	519,97 (22,79)
5-10 cm	324,72 ^b (45,50)	214,32 ^a (15,95)	152,50 ^a (16,99)	292,71 ^b (21,51)
10-20 cm	207,97 ^{a,c} (44,93)	237,63 ^c (27,63)	141,59 ^b (3,36)	162,50 ^{a,b} (28,60)

Les sols portant une même lettre (par ligne) ne sont pas significativement différents au seuil de 5% (Test S de Scheffe). FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

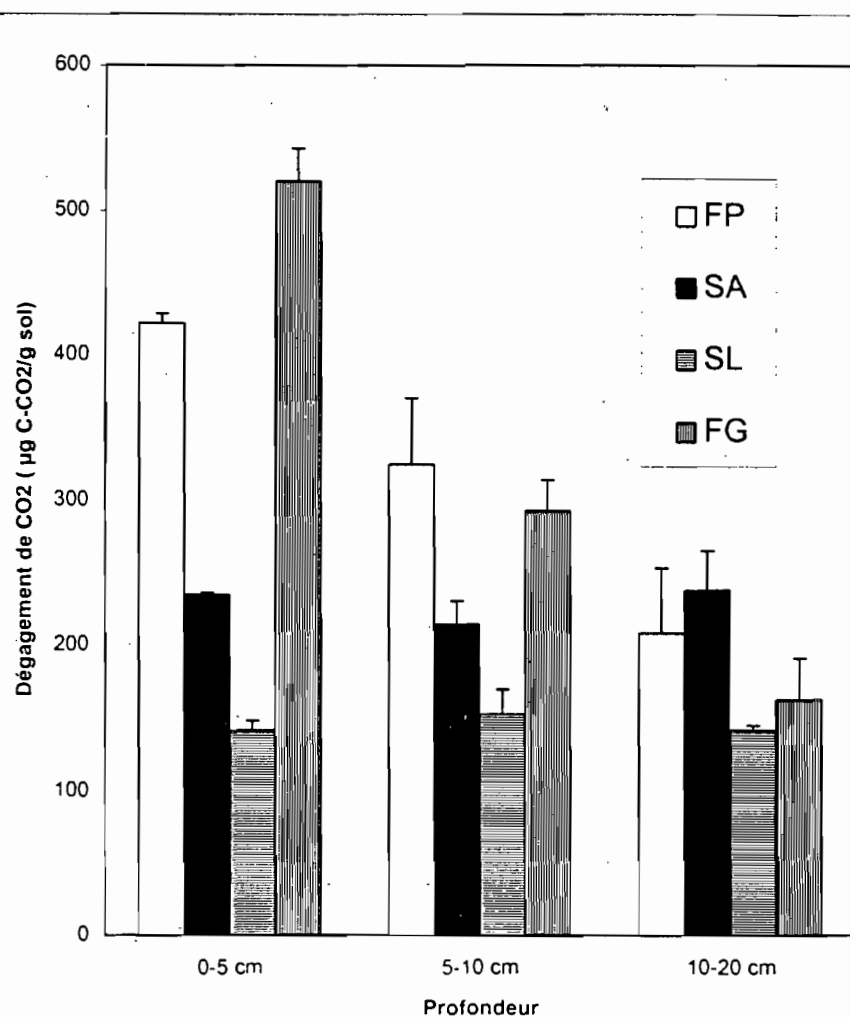


Figure 13: Minéralisation du carbone (7 jours) des sols de différents faciès de forêt et de savane. FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

Dans les horizons superficiels (0-5 et 5-10 cm), l'activité minéralisatrice du carbone est au moins deux fois plus élevée dans les sols de forêt (293 à 520 $\mu\text{g C-CO}_2/\text{g sol}$) que dans ceux de savane (141 à 235 $\mu\text{g C-CO}_2/\text{g sol}$). En profondeur cette activité est plus élevée dans le sol SA, suivi du sol FP (Tableau 17).

6.2.1.3. Variation spatiale de l'activité minéralisatrice du carbone

La dégradation de la matière organique du sol avec dégagement de CO₂ permet aux organismes hétérotrophes d'assurer leurs besoins énergétiques. L'intensité de la biodégradation de la matière organique est en général, fonction de sa qualité et de la quantité présente. On observe en effet une liaison linéaire significative ($P < 0,05$) entre l'activité minéralisatrice du carbone (quantité de carbone minéralisée pour 100 g de sol: C-CO₂ %) des différents sols étudiés ici, et les teneurs en carbone organique (C %). On obtient selon les horizons (Figure 14):

$$C-CO_2 (\%) = 0,017 (C \%) + 0,003 \quad r = 0,989 \quad n = 12 \quad (0-5 \text{ cm})$$

$$C-CO_2 (\%) = 0,018 (C \%) + 0,005 \quad r = 0,812 \quad n = 12 \quad (5-10 \text{ cm})$$

$$C-CO_2 (\%) = 0,015 (C \%) + 0,008 \quad r = 0,689 \quad n = 12 \quad (10-20 \text{ cm})$$

Ces résultats indiquent clairement que l'activité respirométrique est fortement dépendante des teneurs en carbone des sols (Bachelier, 1968; Perraud, 1971). Les coefficients de corrélation obtenus ici (horizons de surface), sont comparables à ceux obtenus sur une large gamme de sols tropicaux par Feller (1994). Le coefficient de corrélation décroît avec la profondeur, indiquant sans doute un rôle de plus en plus croissant de certains paramètres comme la protection physique par exemple, dans l'expression de l'activité minéralisatrice du carbone.

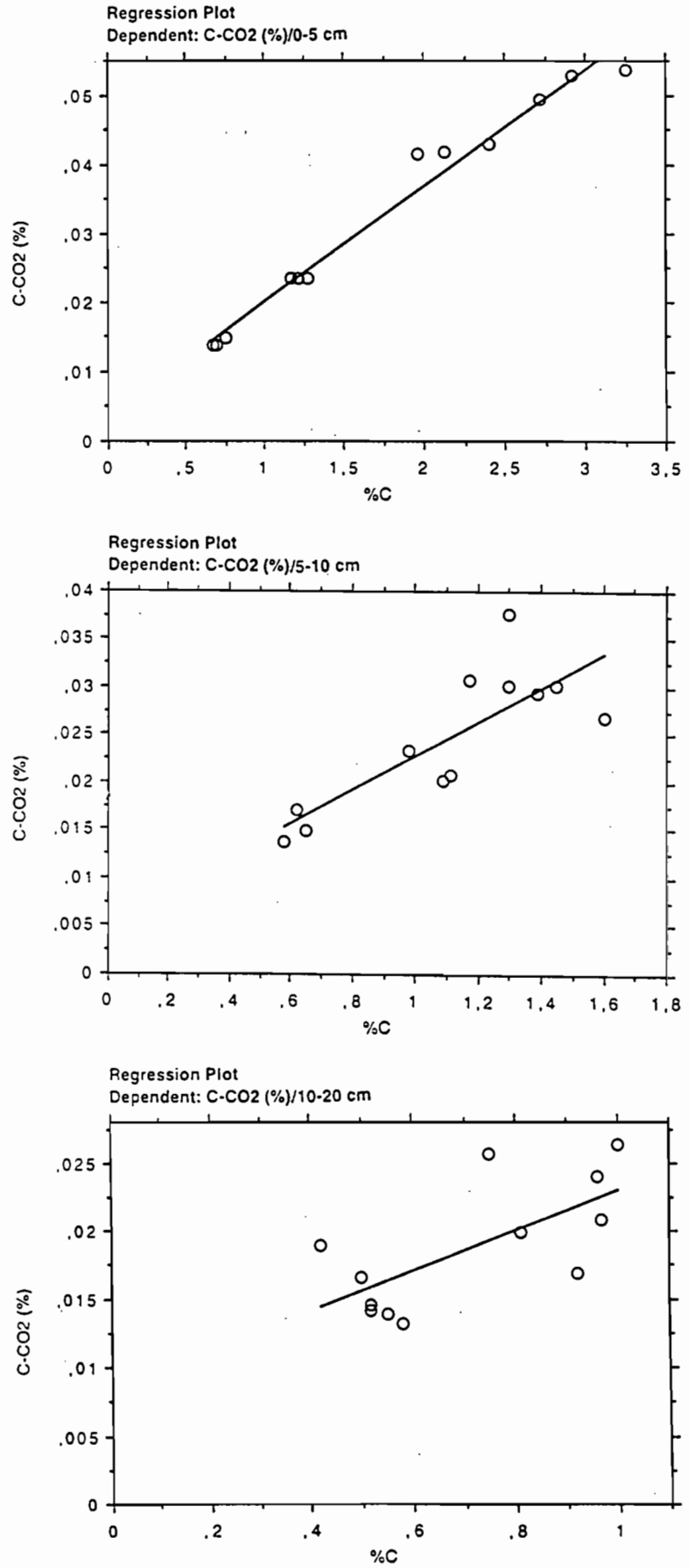


Figure 14: Relation entre l'activité respirométrique et la teneur en carbone organique de différents horizons de sols.

Dans l'horizon superficiel 0-5 cm, 98% (r^2) de la variation de l'activité respirométrique est expliquée par celle du carbone organique. Ce taux est de 66% pour l'horizon 5-10 et de 47% pour l'horizon 10-20 cm. Dans les horizons de surface, l'activité respirométrique est donc essentiellement déterminée par la teneur du sol en matière organique. Comme nous l'avons rappelé dans la première partie de ce travail, la texture du sol est un paramètre important qui détermine les stocks organiques des sols (Anderson *et al.*, 1981; Feller *et al.*, 1991c; Hassink, 1992). Nous avons donc recherché en particulier pour l'horizon 10-20 cm, les liens entre la teneur en argile et le potentiel de minéralisation du carbone. On observe alors que l'activité respirométrique de cet horizon est mieux exprimé ($P < 0,05$) par une régression multiple faisant intervenir les teneurs de carbone (C %) et d'argile (A %):

$$CO_2 (\%) = 0,001 (A \%) - 0,003 (C \%) + 0,014 \quad r = 0,809 \quad (10-20 \text{ cm}; n = 12)$$

On observe que la variable C% a un coefficient négatif, supérieur à l'écartype: bien que la teneur en carbone (utilisée seule) soit une bonne indication de l'activité respirométrique du sol de l'horizon 10-20 cm (voir plus haut), elle n'est pas significative ici au seuil de 5% ($P = 0,7253$). Autrement dit, au niveau de cet horizon, la teneur du sol en argiles est bien plus importante vis-à-vis de l'activité respirométrique ($P = 0,0577$) que ne l'est la teneur en carbone. Ceci traduit l'importance relative de la texture dans l'activité biologique des sols. Par exemple, des phénomènes de

séquestration dans les agrégats ou d'adsorption par les argiles (Oades, 1989) peuvent soustraire de l'action des micro-organismes du sol, des quantités plus ou moins importantes de matière organique facilement décomposable (Gregorich *et al.*, 1989; Elliott et Cambardella, 1991). Cette question sera abordée plus loin.

Le passage d'un faciès de forêt à un faciès de savane s'accompagne d'une réduction de l'activité biologique du sol. Les liaisons positives entre activité respirométrique et teneur en carbone organique observées ici (en particulier pour les horizons superficiels), expliquent le sens de la variation. Les sols de forêt (FG et FP) ont une teneur en matière organique plus élevée dans les horizons superficiels (Tableau 2), et une activité biologique de 27 à 73% plus forte. Une étude portant sur l'évolution *in situ* du dégagement du CO₂ sous différents types de végétation en Malaisie (Ceulemans *et al.*, 1987) a donné des résultats similaires.

La quantité totale de CO₂ dégagée au bout d'un temps donné ne dépend pas seulement de la quantité de carbone disponible, mais également de sa qualité chimique et de son degré de protection, en particulier par les argiles. Le coefficient de minéralisation du carbone (Dommergues, 1960) permet de mieux cerner le poids relatif des trois variables, stock, qualité chimique et protection. Ce coefficient exprime donc

l'aptitude à la minéralisation de la matière organique du sol en fonction de sa qualité; il est obtenu par le rapport suivant:

$$\frac{C - CO_2 (\mu\text{g} / \text{g sol})}{C (\mu\text{g} / \text{g sol})} \times 100 \quad \text{où:}$$

$C - CO_2$ représente la quantité de carbone minéralisé sous forme de CO_2 et,

C la quantité initiale de carbone organique.

Les coefficients de minéralisation du carbone calculé à sept jours pour les quatre sites qui, nous le rappelons correspondent à quatre couvertures végétales différentes, sont présentés dans le tableau 18.

Tableau 18: Variations des coefficients de minéralisation [(C-CO₂/C) %] le long de la toposéquence. L'écart-type est donné entre parenthèses (n= 3).

	FP		SA		SL		FG	
	$\frac{C - CO_2}{C}$ (%)	C/N	$\frac{C - CO_2}{C}$ (%)	C/N	$\frac{C - CO_2}{C}$ (%)	C/N	$\frac{C - CO_2}{C}$ (%)	C/N
0-5 cm	1,95 (0,17)	9,4 ^{b,c}	1,92 (0,08)	15,2 ^{b,d}	2,01 ^a (0,04)	17,5 ^{c,d}	1,76 ^a (0,09)	10,2 ^d
5-10 cm	2,45 (0,40)	10,2 ^{c,d}	2,04 (0,29)	15,1 ^{a,c}	2,48 (0,25)	20,3 ^{b,d}	2,13 (0,49)	10,0 ^{a,b}
10-20 cm	2,56 (0,79)	11,9	2,42 (0,25)	16,3	2,68 (0,15)	17,7	3,36 (1,10)	12,5

Les sols portant une même lettre (par ligne) sont significativement différents au seuil de 5% (Test S de Scheffe). FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

Les coefficients de minéralisation augmentent tous avec la profondeur indiquant une augmentation de la biodégradabilité de la matière organique du sol. Une variation similaire est observée dans les travaux de Abbadie et Lensi (1990) sur la savane arbustive de Lamto. La matière organique des horizons profonds a des rapports C/N légèrement plus élevés que ceux des horizons de surface (Tableau 18), qui pourraient expliquer son potentiel de minéralisation du carbone plus élevé.

Quel que soit l'horizon considéré, le coefficient de minéralisation du carbone ne varie pas significativement d'un faciès à l'autre (test S de Scheffe, au seuil de 5%). Le dosage de l'abondance naturel du carbone isotopique ^{13}C (Martin *et al.*, 1990) a montré que la matière organique dans les horizons de surface sous forêt (FG) et sous savane (SA et SL), était respectivement typique des plantes C3 et C4. La similitude des coefficients de minéralisation signifie donc clairement, que l'aptitude à la minéralisation du carbone organique du sol est donc la même, quelle que soit l'origine ligneuse ou herbacée de la matière organique.

Les rapports C/N sont environ deux fois plus élevés sous savane (Tableau 18), indiquant un état de transformation de la matière organique moins avancé, et donc une aptitude à la minéralisation normalement plus élevée. Cependant, aucune corrélation significative ($P < 0,05$) n'a été observée entre le potentiel de minéralisation du carbone

exprimé par le coefficient de minéralisation, et les rapports C/N (r variant de 0,06 à 0,388). Le rapport C/N de la matière organique ne semble donc pas être un critère pertinent pour prédire à court terme, l'intensité de l'activité minéralisatrice du carbone.

6.2.1.4. Potentiel de minéralisation de l'azote

La quantité d'azote minéral net accumulé dans les différents sols a été calculée en soustrayant la quantité initialement présente dans le sol (Annexe 5A) de la quantité totale d'azote accumulée (Annexe 5B). La variation de l'accumulation nette de l'azote minéral total est représentée par la figure 15. Les résultats détaillés sont présentés en annexe (Annexe 4). L'analyse de variance indique un effet faciès très significatif ($P < 0,01$) sur l'accumulation de l'azote minéral (accumulation nette d'ammonium, de nitrate+nitrite et azote minéral total).

La quantité d'azote minéral total net accumulé (tous horizons confondus), est globalement plus élevée dans les sols de forêt FG et FP (11 à 54 $\mu\text{g N/g sol}$) que dans les sols de savane SA et SL (8 à 14 $\mu\text{g N/g sol}$) (Tableau 19). Dans le premier groupe, la quantité d'azote minéral total accumulé décroît avec la profondeur; par contre dans les sols de savane, elle a plutôt tendance à augmenter. Le test S de Scheffe (au seuil de 5%) a permis de faire ressortir les similitudes des potentiels d'accumulation de l'azote, entre

les différents faciès. Par exemple, les quantités d'ammonium net accumulé dans les 10 premiers centimètres des sols sous SA, SL et FP, ne sont pas significativement différentes (Tableau 19).

Tableau 19: Variation du potentiel d'accumulation nette, d'ammonium, de nitrates+nitrites, et d'azote minéral total ($\mu\text{g N-g sol}$). L'écart-type est donné entre parenthèse ($n=3$).

Faciès	NH ₄			NO ₃			N minéral total		
	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm
FP	10,86 ^a (3,72)	12,37 ^a (2,23)	12,62 ^b (1,29)	24,11 (2,43)	17,36 (7,13)	4,46 (1,21)	34,97 (3,76)	29,72 ^b (4,90)	17,07 ^c (1,87)
SA	6,14 ^a (1,00)	10,92 ^a (2,57)	13,06 ^b (3,56)	4,17 (0,80)	1,48 ^a (0,10)	1,35 ^a (0,09)	10,30 ^a (0,38)	12,39 ^a (2,49)	14,41 ^{b,c} (3,52)
SL	5,44 ^a (1,87)	7,85 ^a (0,58)	6,56 ^a (0,69)	3,79 (0,30)	1,46 ^a (0,19)	1,19 ^a (0,04)	9,23 ^a (2,06)	9,31 ^a (1,59)	7,75 ^a (0,67)
FG	49,86 (4,98)	28,39 (5,16)	9,75 ^{a,b} (0,13)	3,78 (0,38)	2,46 ^a (0,17)	1,77 ^a (0,15)	53,64 (5,21)	30,85 ^b (4,80)	11,51 ^{a,b} (0,45)

Les sols portant une même lettre (par colonne) ne sont pas significativement différents au seuil de 5% (Test S de Scheffe). FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

L'accumulation nette d'ammonium est plus élevée sous FG dans les 10 premiers centimètres du sol (28 à 50 $\mu\text{g N-NH}_4/\text{g sol}$) que pour les autres sols (8 à 12 $\mu\text{g N-NH}_4/\text{g sol}$). Une très forte nitrification est observée sous FP dans les 3 horizons étudiés: de 4 à 24 $\mu\text{g N-(NO}_3+\text{NO}_2)/\text{g sol}$, contre 1 à 4 $\mu\text{g N-(NO}_3+\text{NO}_2)/\text{g sol}$ dans les autres sols (Tableau 19).

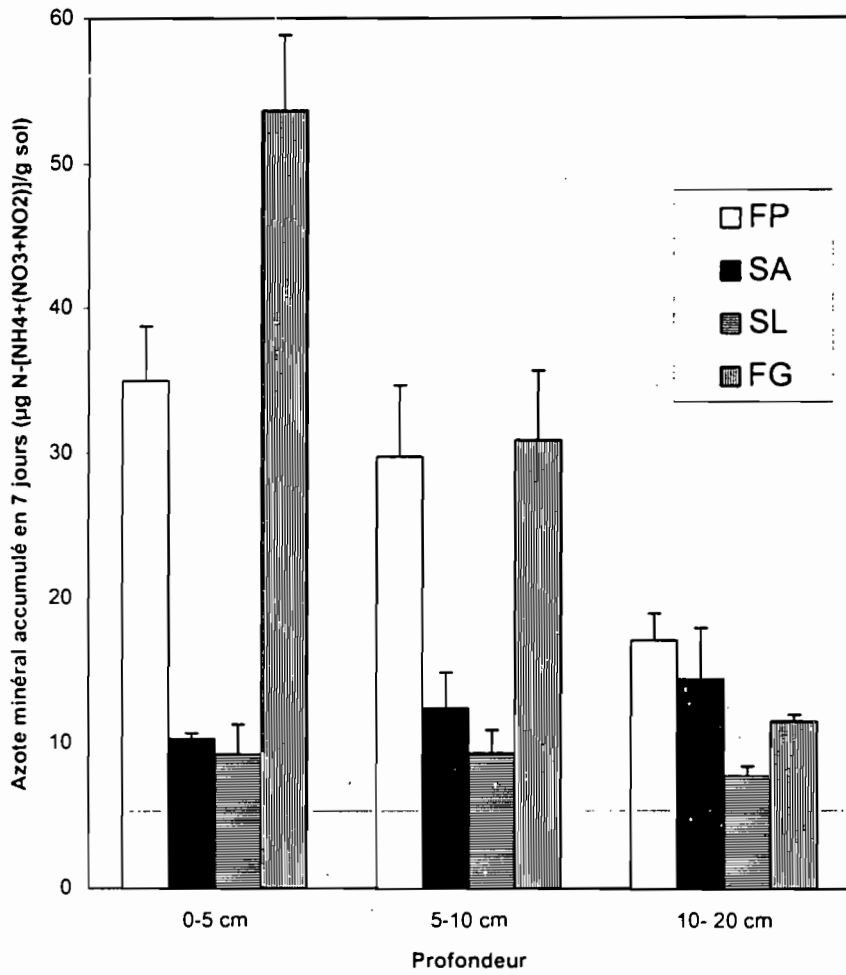


Figure 15: Variation de l'accumulation nette de l'azote minéral (7 jours) dans les sols de différents faciès de forêt et de savane.

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

6.2.1.5. Variation spatiale de l'activité minéralisatrice de l'azote

La quantité d'azote minéral net accumulé est plus élevée pour les sols de forêt (FG et FP) que pour ceux de savane (SA et SL): les teneurs de carbone et d'azote également plus fortes pour les faciès de forêt peuvent expliquer leur fort potentiel d'accumulation de l'azote minéral. En effet, des liaisons hautement significatives ($P < 0,01$) sont obtenues entre l'accumulation nette de l'azote minéral (pour 100 g de sol: Nm %), et la teneur en azote total (N %) ou en carbone organique, pour l'ensemble des faciès (Figures 16 et 17):

$Nm (\%) = 0,018 (N \%) - 1,25 \cdot 10^{-4}$	$r = 0,977$	$n = 12$ (0-5 cm)
$Nm (\%) = 0,021 (N \%) + 5,67 \cdot 10^{-6}$	$r = 0,972$	$n = 12$ (5-10 cm)
$Nm (\%) = 0,017 (N \%) + 3,81 \cdot 10^{-4}$	$r = 0,814$	$n = 12$ (10-20 cm)
$Nm (\%) = 0,002 (C \%) - 0,001$	$r = 0,974$	$n = 12$ (0-5 cm)
$Nm (\%) = 0,003 (C \%) - 0,001$	$r = 0,881$	$n = 12$ (5-10 cm)
$Nm (\%) = 0,001 (C \%) + 3,81 \cdot 10^{-4}$	$r = 0,685$	$n = 12$ (10-20 cm)

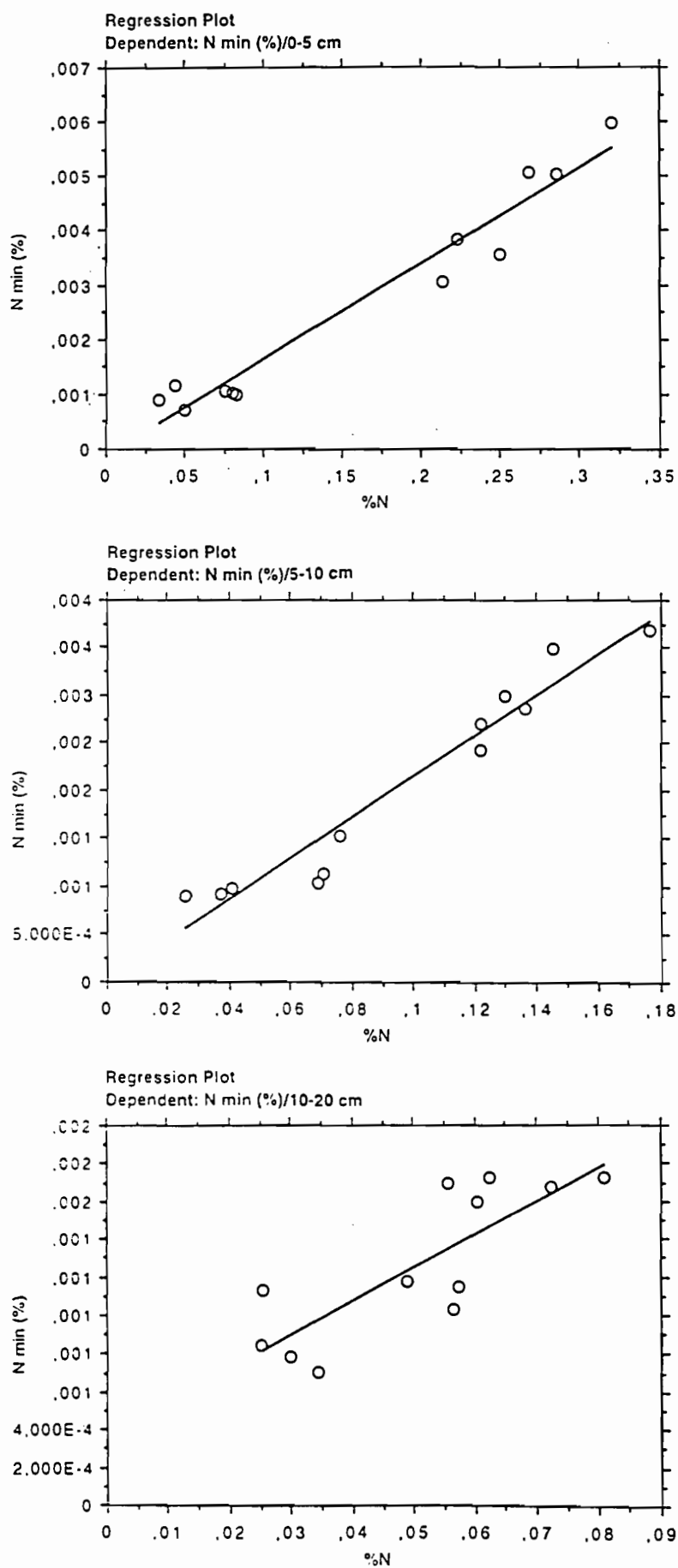


Figure 16: Relation entre l'accumulation d'azote minéral et la teneur en azote total de différents horizons du sol.

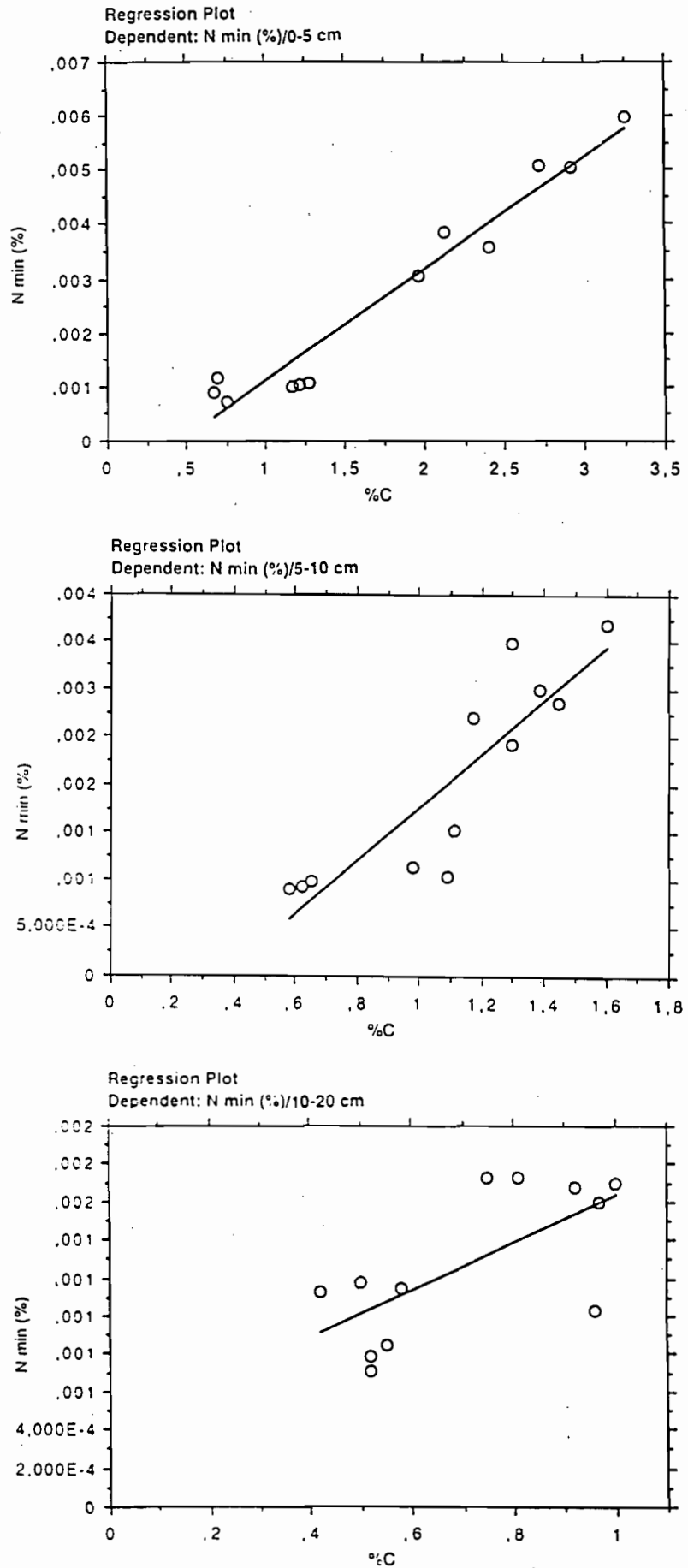


Figure 17: Relation entre l'accumulation d'azote minéral et la teneur en carbone organique de différents horizons du sol.

L'essentiel de l'azote minéral accumulé (FG, SA et SL) est sous forme d'ammonium; une observation similaire avait déjà été faite par De Rham (1973). Des travaux ultérieurs (Abbadie et Lepage, 1989; Abbadie et Lensi, 1990; Lensi *et al.*, 1992; Le Roux *et al.*, 1995b), ont confirmé l'absence d'un potentiel significatif de nitrification dans les savanes de Lamto. Des valeurs plus élevées d'accumulation de nitrates ont été observées pour les sols de forêt (FG et FP) et de la savane à *Loudetia* (Lensi *et al.*, 1992). Des résultats différents sont cependant obtenus ici (Figure 18); la quantité de nitrites + nitrates accumulés dans le sol de la savane à *Loudetia* (SL), n'est pas significativement différente des quantités accumulées dans les sols SA et FG. Par contre, l'accumulation mesurée dans les horizons de surface (0-5 et 5-10 cm) sous forêt de plateau (FP) est deux à trois fois plus élevée que les valeurs habituellement données (Abbadie et Lensi, 1990). La quantité d'ammonium accumulé est en conséquence faible (Figure 19).

Récemment Le Roux *et al.* (1995b) ont découvert une zone anormalement nitrifiante en savane arbustive (dominée par *Hyparrhenia diplandra*, espèce supposée inhibitrice de la nitrification). Il existerait donc dans les savanes de Lamto une activité nitrifiante non négligeable dans certaines zones. Elle est limitée dans la savane arbustive par le manque d'ammonium (qui sert de substrat pour les bactéries nitrifiantes) et probablement aussi par une inhibition de type antibiotique (Lensi *et al.*, 1992) dont les

mécanismes sont encore inconnus, mais qui pourraient être dus aux graminées du genre *Hyparrhenia* (Munro, 1966). Une étude plus fine, en cours, sur la nitrification dans les sols de Lamto devrait permettre de mieux comprendre les modalités du contrôle de la nitrification.

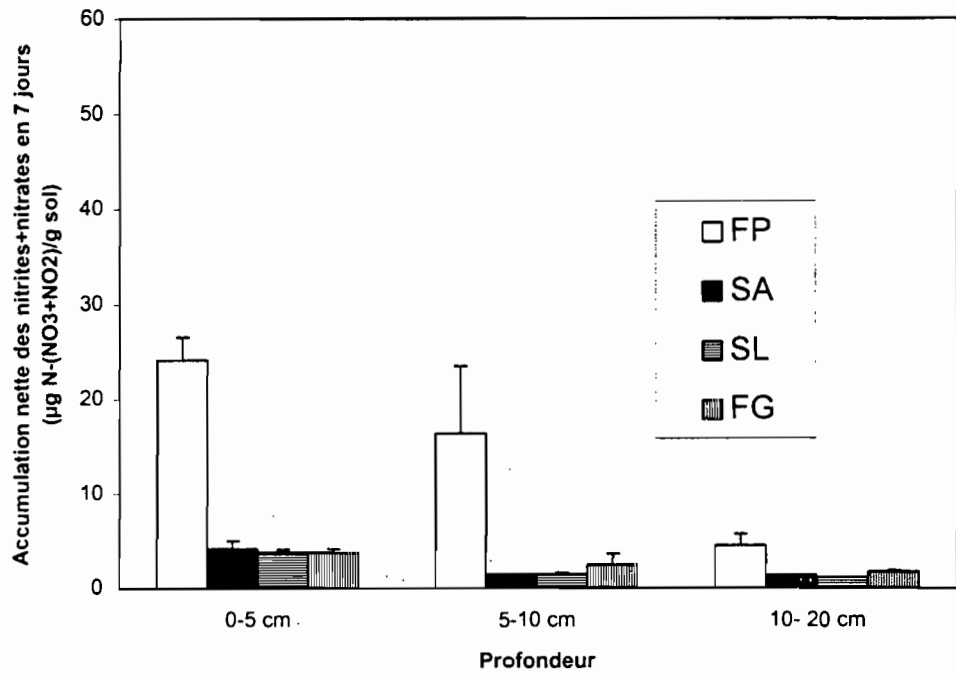


Figure 18: Variation de l'accumulation nette (7 jours) de nitrites+nitrates ($\mu\text{g N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2)/\text{g sol}$) dans les sols de différents faciès de forêt et de savane.

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

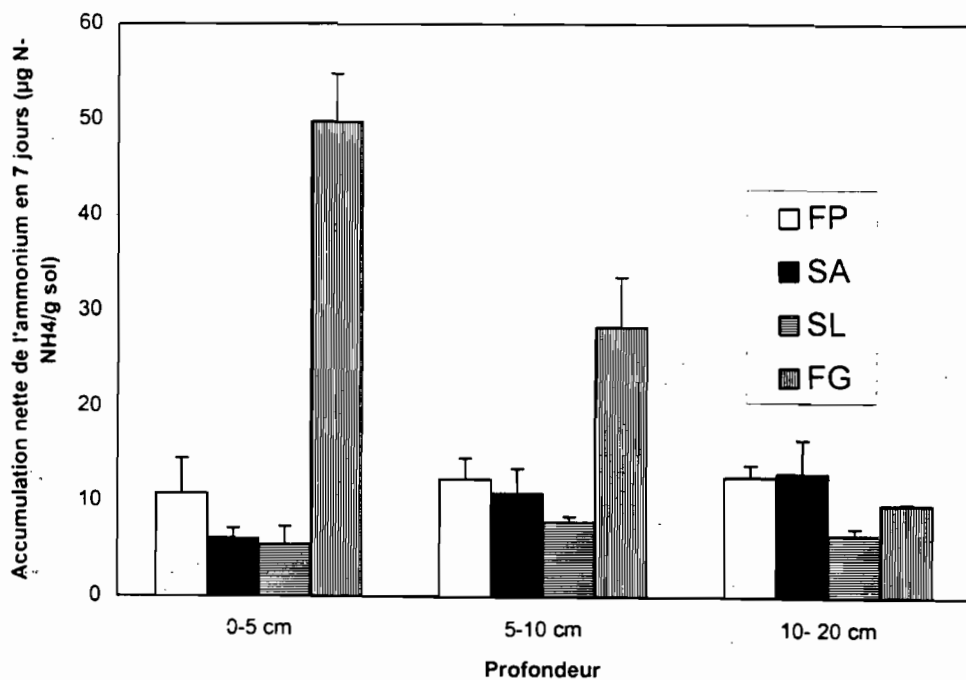


Figure 19: Variation de l'accumulation nette (7 jours) d'ammonium ($\mu\text{g N-NH}_4/\text{g sol}$) dans les sols de différents faciès de forêt et de savane.

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

L'aptitude à la minéralisation de l'azote a également été appréciée par le coefficient de "minéralisation" de l'azote, calculé à partir de l'équation:

$$\frac{N \text{ minéral } (\mu\text{g} / \text{g sol})}{N \text{ total } (\mu\text{g} / \text{g sol})} \times 100$$

Lorsqu'on mesure l'azote minéral d'un sol, on mesure une quantité nette accumulée pendant un temps donné et non une quantité brute: l'azote minéral produit pendant ce laps de temps (activité brute) par certains micro-organismes peut avoir été immobilisé par d'autres. De ce point de vue, le rapport ci-dessus doit être considéré comme un coefficient de minéralisation nette.

Le coefficient de minéralisation nette de l'azote (7 jours) varie de 1,3 à 2,8 pour les sols de savane (SA et SL), et de 1,5 à 2,9 pour ceux de forêt (FG et FP). Il ne varie pas de façon significative, entre les faciès de savane et forêts (Tableau 20). Les différences observées entre les différents sites en ce qui concerne la quantité totale d'azote minéral net accumulé, sont donc plus le reflet de leur teneur en matière organique que de l'origine ligneuse ou herbacée de la matière organique. A l'exception de SL ($P < 0,01$; Figure 20), aucune corrélation significative ($P < 0,05$) n'a été observée

entre le coefficient de minéralisation de l'azote et les rapports C/N (r variant de 0,194 à 0,610). Toutefois, les coefficients de corrélation sont meilleurs que ceux obtenus pour les relations entre les coefficients de minéralisation du carbone et le C/N, indiquant un lien plus étroit entre le rapport C/N et le potentiel de minéralisation de l'azote.

Tableau 20: Variation du coefficient de minéralisation nette de l'azote. L'écart-type est donné entre parenthèse ($n=3$).

Profondeur	FP	SA	SL	FG
0-5 cm	1,53 ^b (0,17)	1,30 ^a (0,09)	2,23 ^{a,b} (0,67)	1,84 (0,07)
5-10 cm	2,23 (0,22)	1,72 ^a (0,25)	2,78 ^a (0,57)	2,13 (0,07)
10-20 cm	2,40 (0,32)	2,51 (0,63)	2,67 (0,66)	2,94 (1,31)

Les sols portant une même lettre (par ligne) sont significativement différents au seuil de 5% (Test S de Scheffe). FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

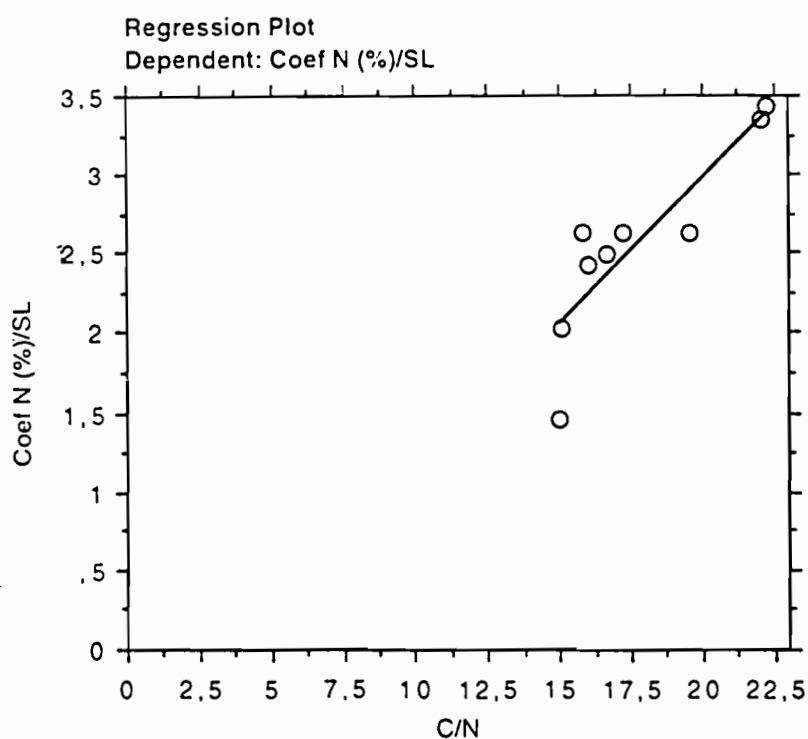


Figure 20: Relation entre le coefficient de minéralisation nette de l'azote et le rapport C/N en savane à *Loudetia* (SL, 0-20 cm).

6.2.2. Variation de la biomasse microbienne du sol

6.2.2.1. Introduction

Les micro-organismes du sol, hétérotrophes pour la plupart, jouent un rôle fondamental dans le processus de décomposition de la matière organique du sol. En effet, la libération des éléments minéraux dans le sol est essentiellement sous contrôle microbien. Les micro-organismes du sol constituent également eux-mêmes un "pool" labile de la matière organique totale du sol (Jenkinson et Ladd, 1981), dont ils représentent généralement 2 à 5% du carbone organique, et 2 à 10 % de l'azote total (Paul et Voroney, 1980; Nicolardot *et al.*, 1982; Duchaufour, 1991). Ils ne constituent pas un compartiment quantitativement important, mais jouent un rôle déterminant dans les processus de décomposition de la matière organique du sol (Vong *et al.*, 1990) imposant ainsi sa dynamique au système (Paul et Voroney, 1980; Smith et Paul, 1990). L'évaluation de leur biomasse est donc importante à prendre en compte dans l'étude de la dynamique de la matière organique du sol et dans l'appréciation de la qualité biologique des sols.

La biomasse microbienne du sol a fait l'objet de nombreuses études, et un examen critique des différentes méthodes utilisées a été fait par Nicolardot *et al.* (1982), et plus récemment par Ocio et Brookes (1990). Parmi celles-ci, on peut citer:

☞ les dénombrements directs (par observation en microscopie optique ou électronique), et indirects (par culture sur substrat solide ou liquide);

☞ le dosage des composés nucléiques (A.D.N., A.R.N.), de l'Adénosine Tri-Phosphate (A.T.P.), ou de certains éléments constitutifs des parois et membranes (acide muramique, lipopolysaccharides, hexoamines);

☞ les mesures d'activités enzymatiques ou microbiennes respirométriques diverses: respiration du sol en présence ou en absence d'un substrat chimique facilement dégradable, ou de cadavres bactériens après fumigation au chloroforme;

☞ le dosage, après fumigation au chloroforme, de l'azote des cellules bactériennes.

6.2.2.2. Matériel et méthodes

La méthode que nous avons utilisée est celle dite de fumigation-extraction, proposée par Amato et Ladd (1988); c'est une méthode biocidale qui permet de quantifier plus directement les micro-organismes du sol. Elle est fiable (Sparling *et al.*, 1993), d'utilisation simple et peut être appliquée à une large gamme de sols et de situations (Vance *et al.*, 1987; Ocio et Brookes, 1990; Kaiser *et al.*, 1992).

Le principe de la méthode est de provoquer la lyse des organismes, puis de doser par colorimétrie à la ninhydrine (Moore et Stein, 1954) les fonctions α -aminés et l'ammonium aminé libérés lors de la protéolyse. L'échantillon de sol ayant servi à la mesure du dégagement du CO_2 est utilisé après celle-ci pour la mesure de la biomasse microbienne du sol selon la procédure suivante: dans un bécher de verre (3 répétitions), 5 g de sol sont mélangés à 5 g de sable de Fontainebleau saturé en eau, puis placé dans un dessiccateur à vide saturé en vapeur de chloroforme (80 ml de chloroforme préalablement débarrassé des traces d'alcool par passage à travers une colonne d'alumine activée par chauffage à 130 °C pendant moins 4 heures). La fumigation se déroule à l'obscurité à 28 °C ($\pm 0,5^\circ\text{C}$) pendant 8 jours, durant lesquels l'humidité des échantillons est à peu près maintenue constante grâce à la présence dans le dessiccateur d'une couronne de papier filtre imbibé d'eau.

Les protéines libérées par la lyse (sol fumigé) et celles préalablement présentes dans l'échantillon (sol non fumigé) sont extraites et déplacées par une solution de chlorure de potassium (KCl 2M): l'échantillon de sol est placé dans 40 ml de KCl 2M, fortement agité pendant 1 heure, puis la suspension est centrifugée à 3000 g et filtrée (filtre en microfibrilles de verre; diamètre des pores = 1,2 μm). Le principe de la mesure consiste à faire réagir les protéines présentes dans le sol puis de les quantifier: 1 ml de la solution à analyser (filtrat) et 1 ml de réactif à la ninhydrine sont mélangés dans un tube à essai, agités au vortex et chauffés au bain-marie (100°C) pendant 15 mn, puis la solution est stabilisée par 13 ml d'éthanol 50%.

Les acides aminés présents forment avec le réactif à la ninhydrine un complexe (azote réactif à la ninhydrine, Nn) qui présente une coloration violette dont l'intensité est proportionnelle à la concentration en azote. Des solutions étalons sont préparées à partir d'un mélange de leucine et d'ammonium sulfate. Elles subissent le même traitement que les échantillons à doser, et permettent de déduire la concentration d'azote réactif à la ninhydrine de ceux-ci. L'intensité de la coloration est mesurée à 570 nm sur un spectrophotomètre de marque Milton Roy (Spectronic 501). En admettant que le rapport C/N des micro-organismes est de 6,7 (Shen *et al.*, 1984), la biomasse microbienne azotée (biomasse-N) ou carbonée (biomasse-C) est calculée selon les équations (Amato et Ladd, 1988):

$$\text{biomasse-N} = (\text{Nn de l'échantillon fumigé} - \text{Nn de l'échantillon non fumigé}) \times 3,1$$

$$\text{biomasse-C} = (\text{Nn de l'échantillon fumigé} - \text{Nn de l'échantillon non fumigé}) \times 21$$

Les résultats sont exprimés en $\mu\text{g N/g sol}$ (BM-N) ou en $\mu\text{g C/g sol}$ (BM-C).

6.2.2.3. Résultats

La distribution de la biomasse microbienne (BM-N) dans les quatre faciès est représentée par la figure 21. Dans les horizons superficiels (0-5 et 5-10 cm), la biomasse microbienne azotée est significativement ($P < 0,01$) plus élevée (2 à 5 fois) dans les sols

de forêt (42,69 à 80,97 $\mu\text{g N/g sol}$), que dans ceux de savane (10,43 à 29,76 $\mu\text{g N/g sol}$) (Tableau 21). Aucune différence significative (test S de Scheffe au seuil de 5%) n'est observée entre SA et SL d'une part, et entre FG et FP d'autre part (Tableau 21).

La biomasse microbienne décroît rapidement, et de façon significative, sous forêt (FG + FP). En savane (SA + SL), la distribution de la biomasse microbienne dans le profil du sol ne varie pas de façon significative ($P < 0,01$) avec la profondeur. Dans l'horizon 10-20 cm, la biomasse microbienne ne varie pas de façon significative d'un faciès à l'autre (21,65 et 22,77 $\mu\text{g N/g sol}$ pour FG et FP; 17,24 et 21,86 $\mu\text{g N/g sol}$ pour SL et SA).

La biomasse microbienne azotée (BM-N) représente 3 à 7% de l'azote total sous savane (SA et SL), et 2 à 4% sous forêt (FG et FP); la biomasse microbienne carbonée (BM-C) représente 1 à 3% du carbone organique sous savane, et 2 à 3% sous forêt (Tableau 21).

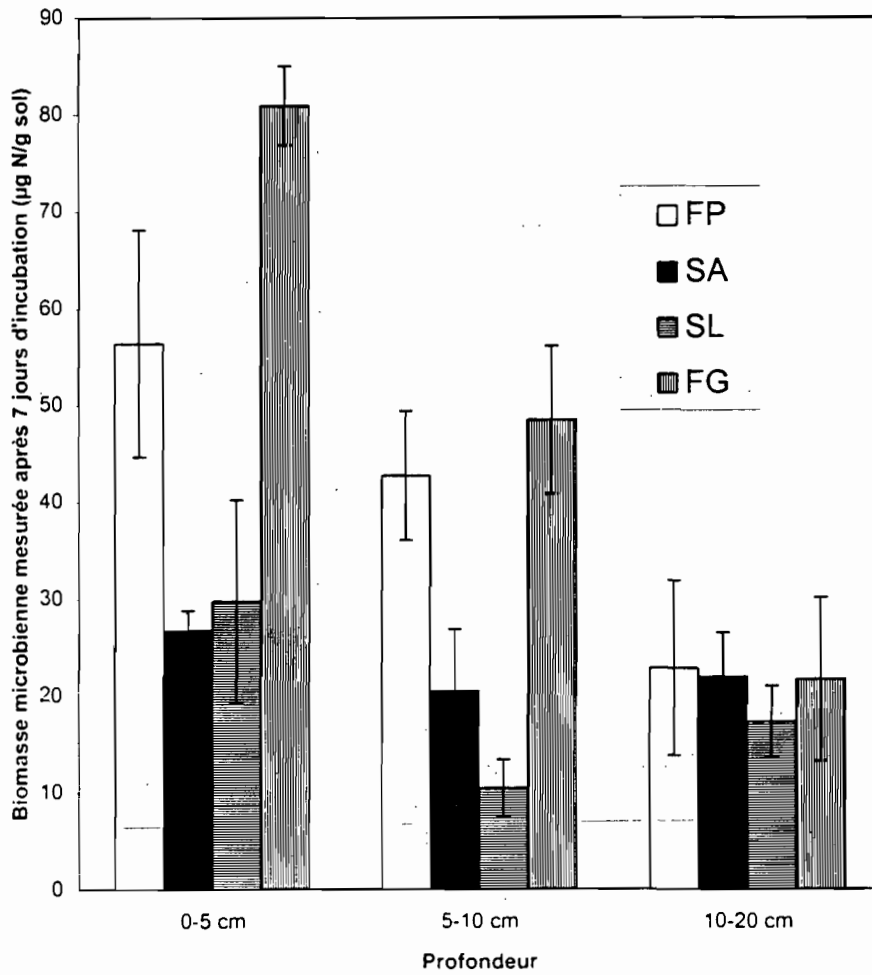


Figure 21: Distribution de la biomasse microbienne (mesurée après 7 jours d'incubation) dans les sols de différents faciès de forêt et de savane.

FP, forêt plateau; SA, savane arbustive; SL, savane à *Loudetia*; FG, forêt galerie.

Tableau 21: Biomasse microbienne azotée (BM-N) et carbonée (BM-C) du profil du sol sous différents faciès de la savane de Lamto. Les mesures ont été faites après une semaine d'incubation en conditions standards. L'écart-type est donné entre parenthèses.*

	BM-N		BM-C	
	µg N/g sol	% N total	µg C/g sol	% C organique
Forêt Plateau				
0-5 cm	56,40 (11,76)	2,47 (0,58)	382,09 (79,63)	1,94 (0,41)
5-10 cm	42,69 (6,67)	3,21 (0,25)	289,19 (45,20)	2,22 (0,35)
10-20 cm	22,77 (9,04)	3,29 (1,72)	154,22 (61,21)	1,89 (0,75)
Savane Arbustive				
0-5 cm	26,74 (2,07)	3,38 (0,43)	181,15 (14,05)	1,55 (0,12)
5-10 cm	20,44 (6,39)	2,89 (1,03)	138,43 (43,30)	1,42 (0,44)
10-20 cm	21,86 (4,60)	3,80 (0,82)	148,06 (31,16)	1,54 (0,32)
Savane à <i>Loudetia</i>				
0-5 cm	29,76 (10,43)	6,86 (1,63)	201,59 (70,64)	2,89 (1,01)
5-10 cm	10,43 (2,90)	3,12 (1,03)	70,62 (19,64)	1,09 (0,30)
10-20 cm	17,24 (3,70)	5,76 (0,49)	116,80 (25,03)	2,12 (0,45)
Forêt Galerie				
0-5 cm	80,97 (4,09)	2,79 (0,38)	548,54 (27,70)	2,02 (0,10)
5-10 cm	48,44 (7,66)	3,48 (1,08)	328,13 (51,88)	2,81 (0,44)
10-20 cm	16,08 (1,33)	4,03 (1,52)	108,91 (9,00)	2,09 (0,23)

*: (n= 3)

6.2.2.4. Discussion: variation spatiale de la biomasse microbienne

Les résultats de la biomasse microbienne sont comparables à ceux publiés dans la littérature pour des sols sableux (Singh *et al.*, 1989; Srivastata, 1992; Ingrid Thomsen, 1993). Ils sont plus faibles que ceux obtenus pour d'autres écosystèmes (Vong *et al.*, 1990) indiquant comme l'avaient suggéré Pochon et Bacvarov (1973), que les micro-organismes sont peu présents dans les sols de Lamto.

La dynamique de l'azote dans le sol est pilotée par les micro-organismes du sol, dont le compartiment est considéré à la fois comme une source et un puits de nutriments dans la plupart des écosystèmes (Anderson et Domsch, 1980; Jenkinson et Ladd, 1981; Hadas *et al.*, 1992). La biomasse microbienne représente en moyenne 2 à 10% de l'azote total et 3 à 5% du carbone organique d'un sol (Paul et Voroney, 1980; Nicolardot *et al.*, 1982). Dans les sols de Lamto, la biomasse microbienne azotée (BM-N) constitue 3 à 7% de l'azote total sous savane (SA et SL), et 2 à 4% sous forêt (FG et FP). La biomasse microbienne carbonée (BM-C) représente 1 à 3% du carbone organique sous savane, et 2 à 3% sous forêt (Tableau 21). Les quantités de carbone et d'azote stockées dans la biomasse microbienne sont importantes, en particulier sous savane, où les teneurs du sol en azote total varient de 0,03 à 0,08% (Tableau 2).

La distribution de la biomasse microbienne dans le profil du sol et le long de la toposéquence sont similaires à celles du carbone organique et de l'azote total. Dans les

sols sableux, la variation de la biomasse microbienne ne dépend pas de la texture du sol (Sparling, 1981; Veremans *et al.*, 1989). Il existerait donc un lien étroit entre la distribution de la matière organique (%C) et la biomasse microbienne du sol (BM-C pour 100 g de sol) (Anderson et Domsch, 1989; Kaiser *et al.*, 1992). Des liaisons positives exprimées par une régression linéaire sont en effet observées (Figure 22):

$$BM-C(\%) = 0,016 (C\%) + 0,005 \quad r = 0,900 \quad n = 12 \quad (0-5 \text{ cm})$$

$$BM-C(\%) = 0,028 (C\%) - 0,010 \quad r = 0,821 \quad n = 12 \quad (5-10 \text{ cm})$$

$$BM-N(\%) = 0,020 (N\%) + 0,002 \quad r = 0,915 \quad n = 12 \quad (0-5 \text{ cm})$$

$$BM-N(\%) = 0,031 (N\%) + 9,5 \cdot 10^{-5} \quad r = 0,880 \quad n = 12 \quad (5-10 \text{ cm})$$

Toutes ces liaisons sont hautement significatives ($P < 0,01$) pour les horizons superficiels (0-5 et 5-10 cm). Pour l'horizon 10-20 cm, les coefficients de corrélation pour une régression multiple faisant intervenir les teneurs en carbone (C %), en argiles et en limons fins (LF+A %) sont meilleurs ($r = 0,622$ pour BM-C et $r = 0,561$ pour BM-N), mais les liaisons ne sont pas significatives au seuil de 5%.

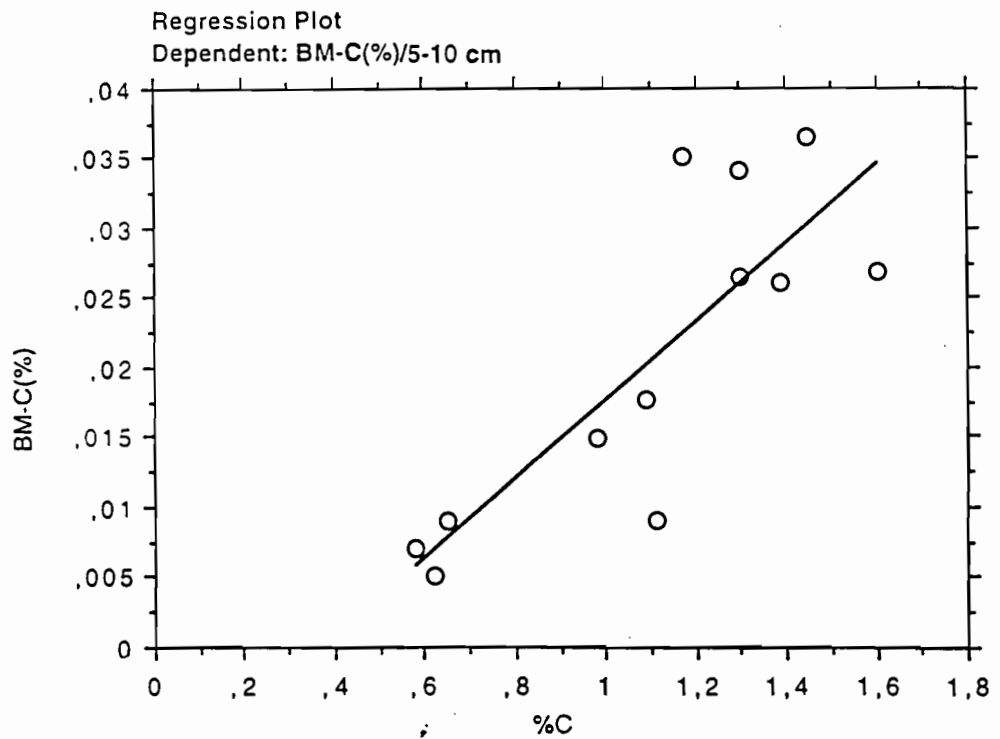
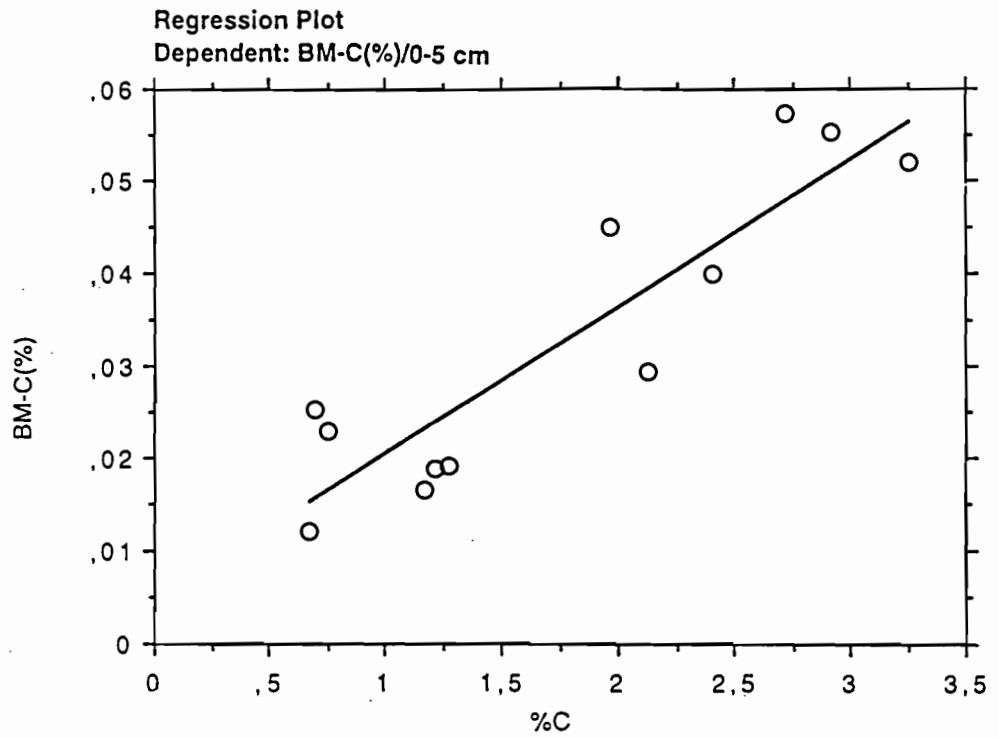


Figure 22a: Relation entre la biomasse microbienne carbonée et la teneur en carbone organique.

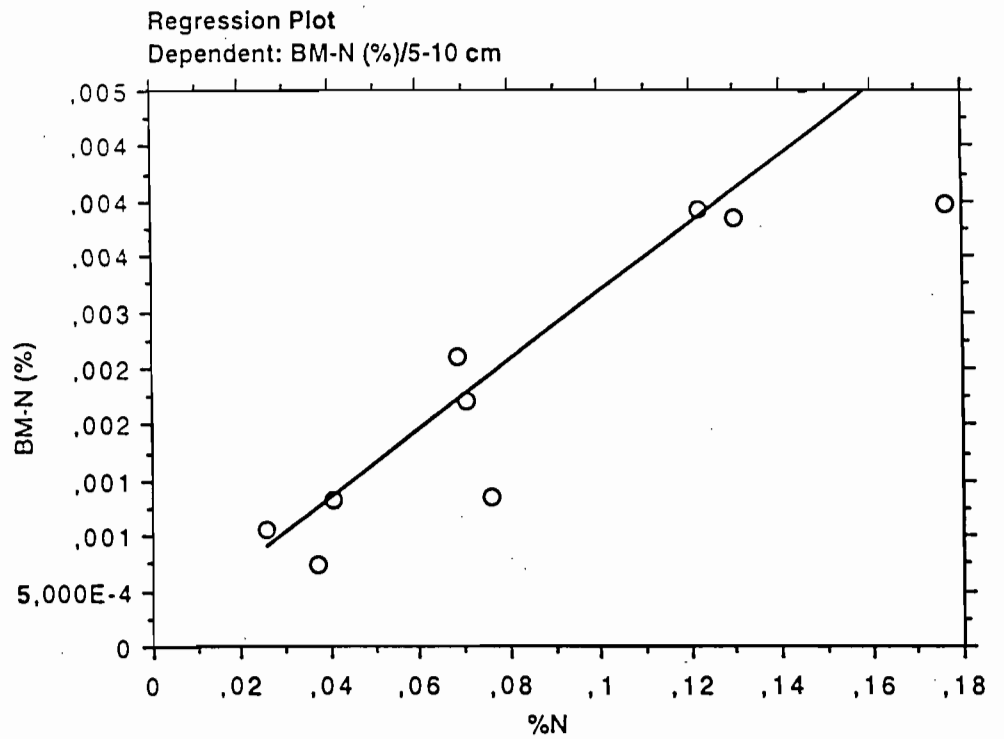
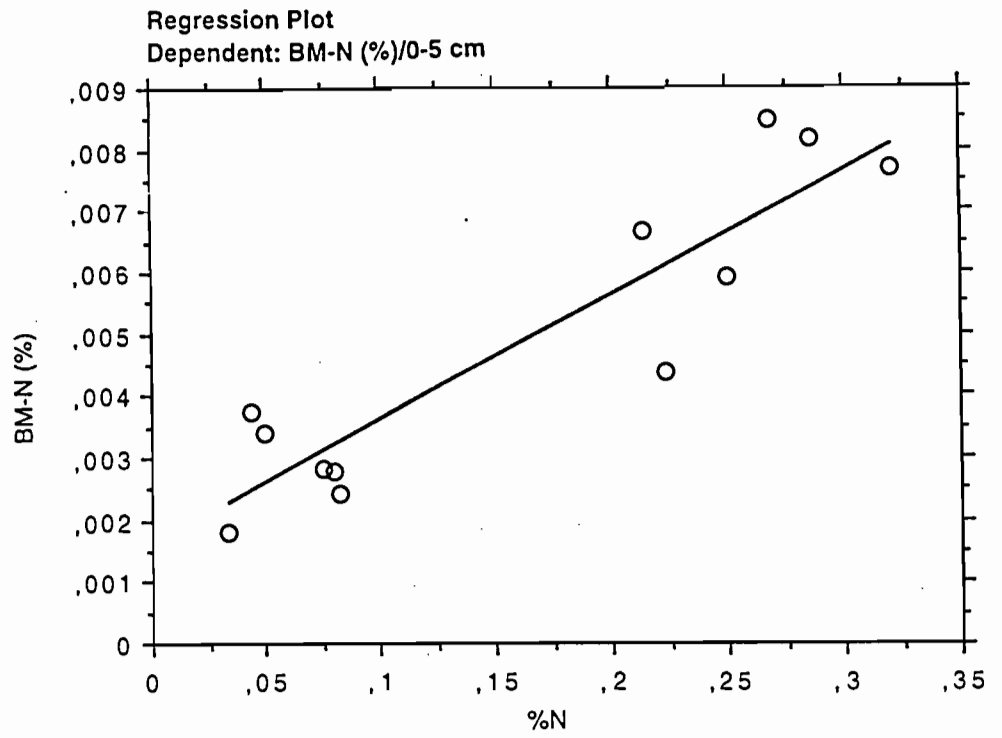


Figure 22b: Relation entre la biomasse microbienne azotée et la teneur en azote total.

L'activité biologique globale du sol est également étroitement liée à la distribution de la biomasse microbienne. En effet, les activités minéralisatrices du carbone (C-CO₂ en µg/100 g sol) et de l'azote (Nm en µg/100 g sol; excepté l'horizon 10-20 cm), sont significativement ($P < 0,05$) corrélées à la biomasse microbienne. On obtient (Figures 23 et 24):

$$C-CO_2 (\%) = 0,867 \text{ BM-C } (\%) + 0,004 \quad r = 0,905 \quad n = 12 \text{ (0-5 cm)}$$

$$C-CO_2 (\%) = 0,588 \text{ BM-C } (\%) + 0,012 \quad r = 0,919 \quad n = 12 \text{ (5-10 cm)}$$

$$C-CO_2 (\%) = 0,845 \text{ BM-C } (\%) + 0,008 \quad r = 0,675 \quad n = 12 \text{ (10-20 cm)}$$

$$Nm (\%) = 0,748 \text{ BM-N } (\%) - 0,001 \quad r = 0,921 \quad n = 12 \text{ (0-5 cm)}$$

$$Nm (\%) = 0,545 \text{ BM-N } (\%) - 3,94 \cdot 10^{-4} \quad r = 0,868 \quad n = 12 \text{ (5-10 cm)}$$

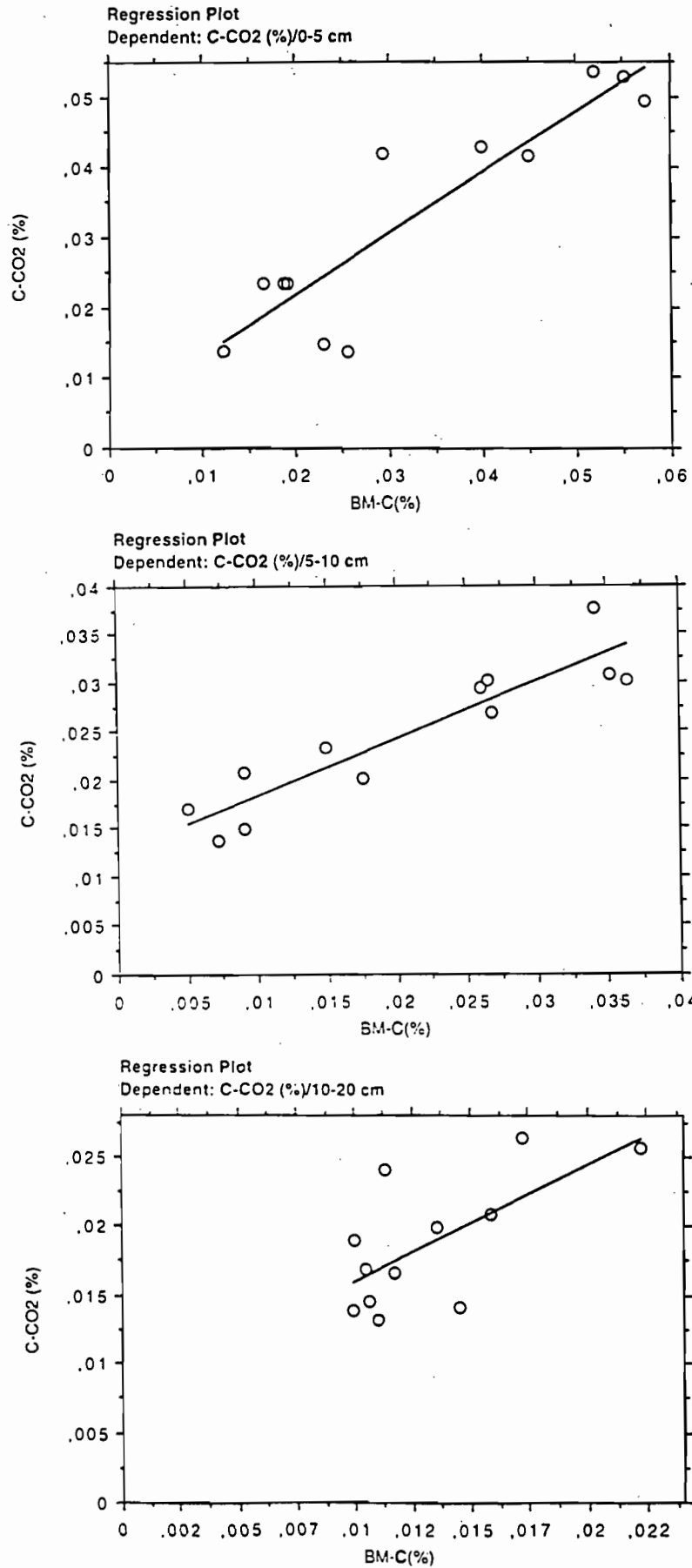


Figure 23: Relation entre le niveau de l'activité minéralisatrice du carbone et la biomasse microbienne carbonée de différents horizons du sol.

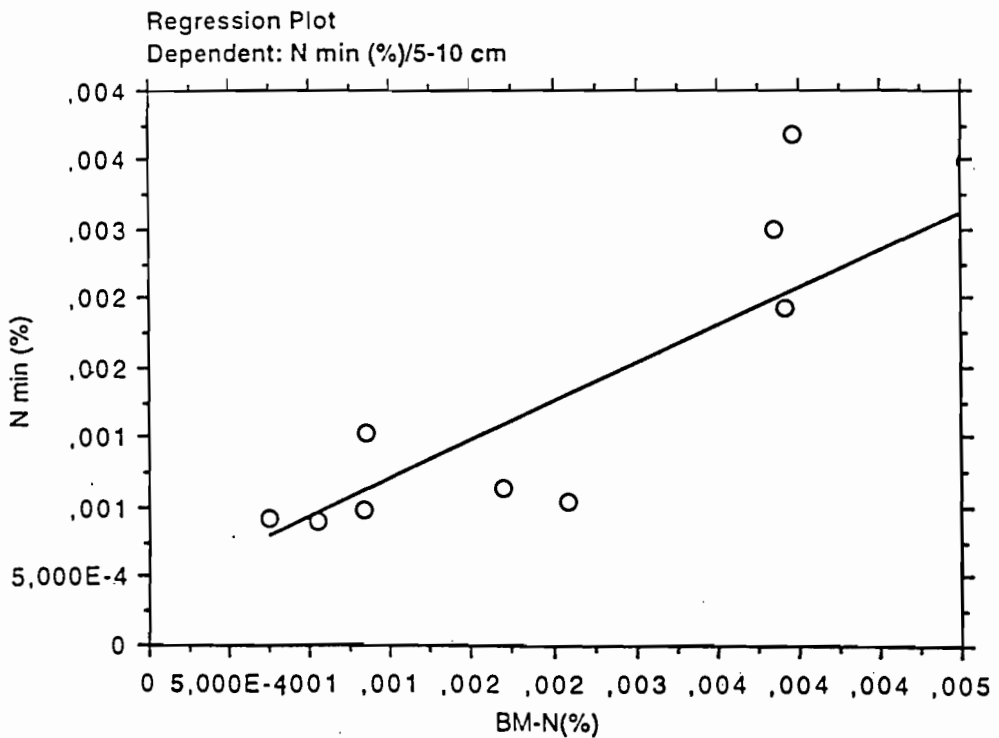
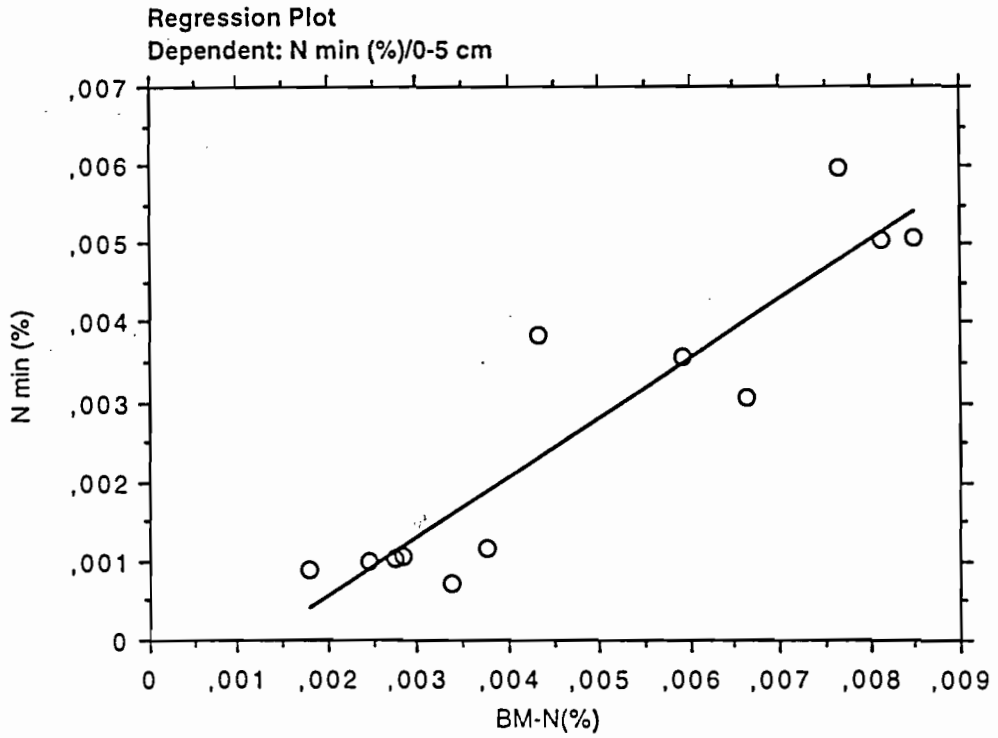


Figure 24: Relation entre la minéralisation de l'azote et la biomasse microbienne azotée de différents horizons du sol.

Ces liens très étroits entre biomasse microbienne et activité biologique globale du sol confirment les conclusions de nombreux auteurs (Ayanaba *et al.*, 1976; Carter et Rennie, 1982; Lynch et Panting, 1982; Ocio *et al.*, 1991a), suggérant que la biomasse microbienne peut être considérée comme un indicateur à court terme des changements du statut organique, et de la fertilité des sols. Ces conclusions ont toutefois été critiquées par de nombreux autres auteurs (Binkley et Hart, 1989; Theng *et al.*, 1989; Mazzarino *et al.*, 1991). Ceux-ci relèvent en effet que l'activité microbienne est fortement influencée par de nombreux facteurs (composition de la population microbienne, qualité de la matière organique, intensité de la prédation etc.). Ils estiment alors qu'à ce titre, la biomasse microbienne ne peut pas être un indicateur pertinent de la fertilité des sols.

Les micro-organismes du sol sont les acteurs de la fertilité du sol puisqu'ils assurent la majorité des processus de minéralisation de la matière organique du sol. Ils en sont également les témoins puisqu'ils sont étroitement liés aux teneurs en carbone organique et en azote total du sol. Ils peuvent donc être considérés comme un indicateur de l'activité biologique potentielle d'un sol, mais à eux seuls ils ne suffisent pas (comme le suggèrent les auteurs cités plus haut) à apprécier la fertilité d'un sol. L'importance relative de la biomasse microbienne vis-à-vis des autres paramètres de la fertilité des sols (conditions climatiques, physico-chimiques du sol, etc.) reste peut être à définir.

6.2.3. Conclusion

L'activité biologique globale du sol (potentiels de minéralisation du carbone et de l'azote) apparaît fortement dépendante de la quantité de matière organique et de la biomasse microbienne présentes. Mais quelle que soit l'origine ligneuse ou herbacée de la matière organique du sol, sa qualité vis-à-vis des micro-organismes du sol (c'est-à-dire son aptitude à la minéralisation) est la même. L'activité biologique du sol n'est donc liée au type de végétation qu'indirectement par le niveau de sa production primaire qui détermine celui du stockage de la matière organique dans le sol.

Toutefois pour nos situations, l'activité biologique du sol n'est pas fortement dépendante du rapport C/N de la matière organique du sol bien que le rapport C/N soit une mesure de la qualité chimique (degré de transformation) de la matière organique (Dommergues et Mangenot, 1970; Feller *et al.*, 1983; Catroux et Schnitzer, 1987; Zhang *et al.* 1988; Elustondo *et al.* 1990). Le rapport C/N donne des indications sur l'état de la matière organique présente dans le sol, et sur "le passé biologique" de celui-ci. Par exemple, un C/N élevé indique la présence de matière organique fraîche, alors qu'un C/N faible indique que la matière organique a déjà subi un certain nombre de transformations (sauf si la végétation est dominée par des espèces à C/N faible, comme les légumineuses).

Mais le rapport C/N ne renseigne pas sur la proportion du carbone facilement minéralisable. C'est pourtant celle-ci qui permet, en toute rigueur, d'apprécier l'accessibilité à court terme de la matière organique par les micro-organismes du sol. Les facteurs d'évolution des états biologiques du milieu comme la biomasse microbienne, et surtout l'aptitude de celle-ci à décomposer la matière organique du sol, nous semblent plus importants à prendre en compte dans l'appréciation de la qualité biologique des sols.

6.3. Activités biologiques dans les fractions granulométriques

6.3.1. Choix de l'approche

Comme nous l'avons vu plus haut (Chapitre 4), le sol est formé d'un ensemble de particules dont l'arrangement spatial crée une porosité dans laquelle la matière organique peut être "emprisonnée" (Figure 25), et ainsi physiquement protégée de l'attaque microbienne (Tisdall et Oades, 1982; Christensen, 1987; Elliot et Coleman, 1988). La porosité crée aussi souvent des microhabitats pour les micro-organismes du sol (Foster, 1988; Paul et Clark, 1989; Jocteur Monrozier *et al.* 1991). L'arrangement spatial des particules a donc une influence importante sur l'activité microbienne du sol et l'accessibilité des décomposeurs aux substrats organiques.

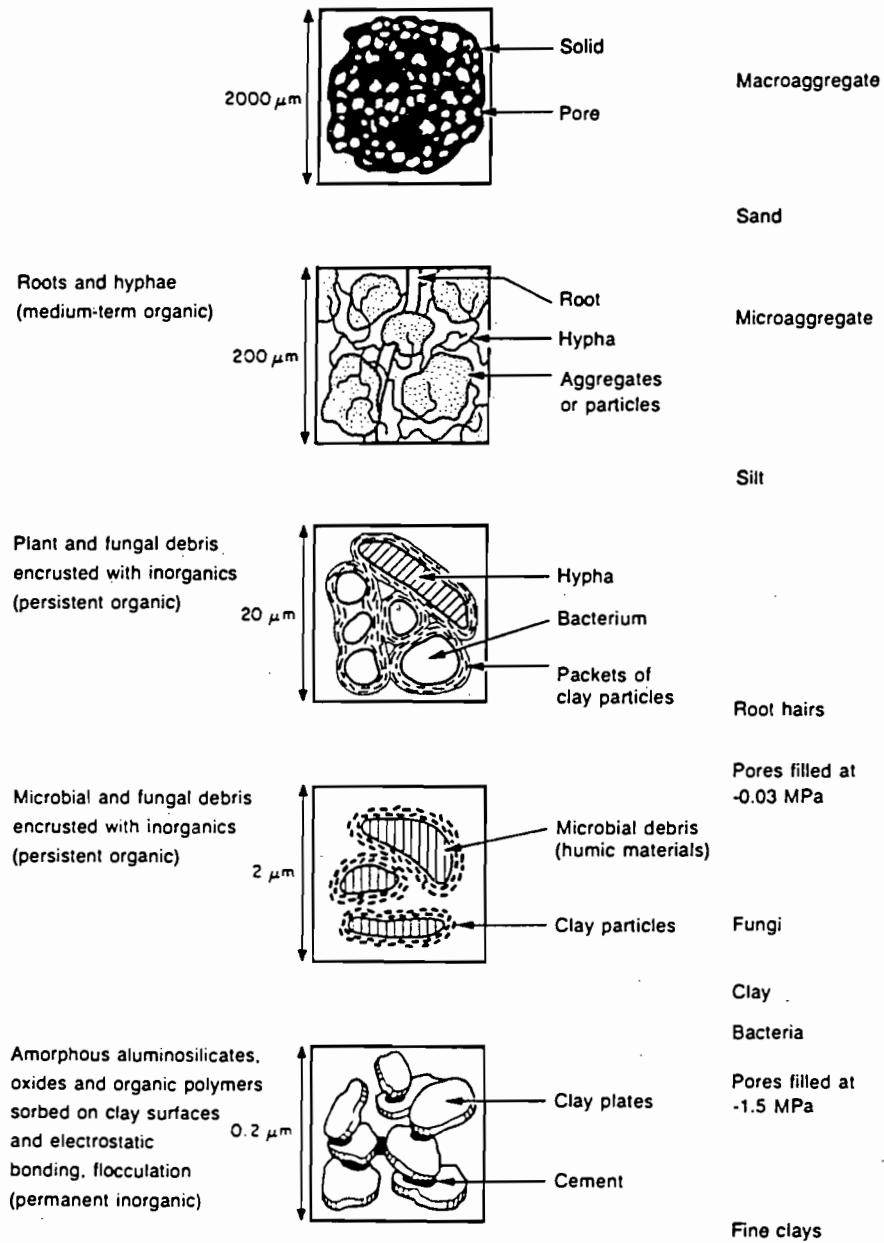


Figure 25: Schémas des modes d'agrégation des particules dans le sol (in Paul et Clark 1989).

La distribution des différentes formes de matière organique (des tissus végétaux et animaux fraîchement incorporés au sol et visibles à l'œil nu, aux composés très anciens fortement polymérisés, à caractère amorphe) est liée à la taille des particules minérales. Les composés d'origine récente, de forme plus ou moins définie, sont associés aux fractions grossières du sol. Mais, plus la matière organique est ancienne, plus elle a subi des transformations, et plus elle est amorphe et associée aux fractions fines du sol (Oades et Ladd, 1977; Bruckert, 1979; Feller *et al.*, 1983, Catroux et Schnitzer, 1987; Feller *et al.*, 1991a). La matière organique du sol peut donc être vue comme un continuum de composés plus ou moins accessibles (physiquement et chimiquement) aux micro-organismes, et contribuant différemment à la production d'éléments minéraux.

Le fractionnement granulométrique est bien indiqué pour étudier la dynamique de la matière organique du sol à l'échelle de la particule. Il intègre en effet les facteurs physiques (arrangement spatial des particules) et chimiques de la distribution et de l'activité des micro-organismes dans le sol (Christensen, 1992). Certains auteurs (Gregorich *et al.*, 1989; Beare *et al.*, 1994b; Cambardella et Elliott, 1994), l'ont utilisé pour étudier, par une destruction progressive des agrégats, l'effet de l'agrégation sur les activités microbiennes.

D'autres (Cameron et Posner, 1979; Lowe et Hinds, 1983; Gupta et Germida, 1988; Christensen et Christensen, 1991; Lensi *et al.*, 1994) ont plutôt utilisé les

possibilités qu'offre le fractionnement granulométrique pour étudier l'effet de la qualité des composés organiques sur les activités microbiennes. Les fractions organo-minérales récupérées (après une destruction aussi complète que possible des agrégats, et sans altération des composés organiques), ont été incubées séparément et les activités microbiennes de minéralisation du carbone et de l'azote, de nitrification ou de dénitrification, mesurées. Une telle approche ne rend cependant compte que de l'activité potentielle d'un groupe trophique dans une classe granulométrique donnée. Elle ne permet pas d'estimer véritablement la contribution de la dite classe à l'activité biologique globale du sol.

En effet, on peut aisément supposer que l'activité microbienne au sein d'une fraction granulométrique dépend des interactions avec les autres fractions, à travers notamment le transfert de substrats solubles. Les conditions d'incubation (par exemple la circulation de l'oxygène et de l'eau), dans une fraction granulométrique isolée, sont certainement très différentes de ce qu'elles auraient été si la dite fraction était associée à d'autres. L'activité minéralisatrice est donc très probablement également différente. C'est pourquoi une approche indirecte, qui vise à limiter les inconvénients ci-dessus mentionnés, a été proposée (Nacro *et al.*, 1996). La contribution de chaque fraction organo-minérale sera estimée par la comparaison de l'activité biologique (minéralisation du carbone, accumulation de l'ammonium, des nitrites + nitrates) d'un sol incomplet

(privé d'une fraction donnée), et de celle d'un sol complet contenant toutes les fractions (sol non fractionné, ou sol entièrement reconstitué après le fractionnement granulométrique).

6.3.2. Minéralisation du carbone.

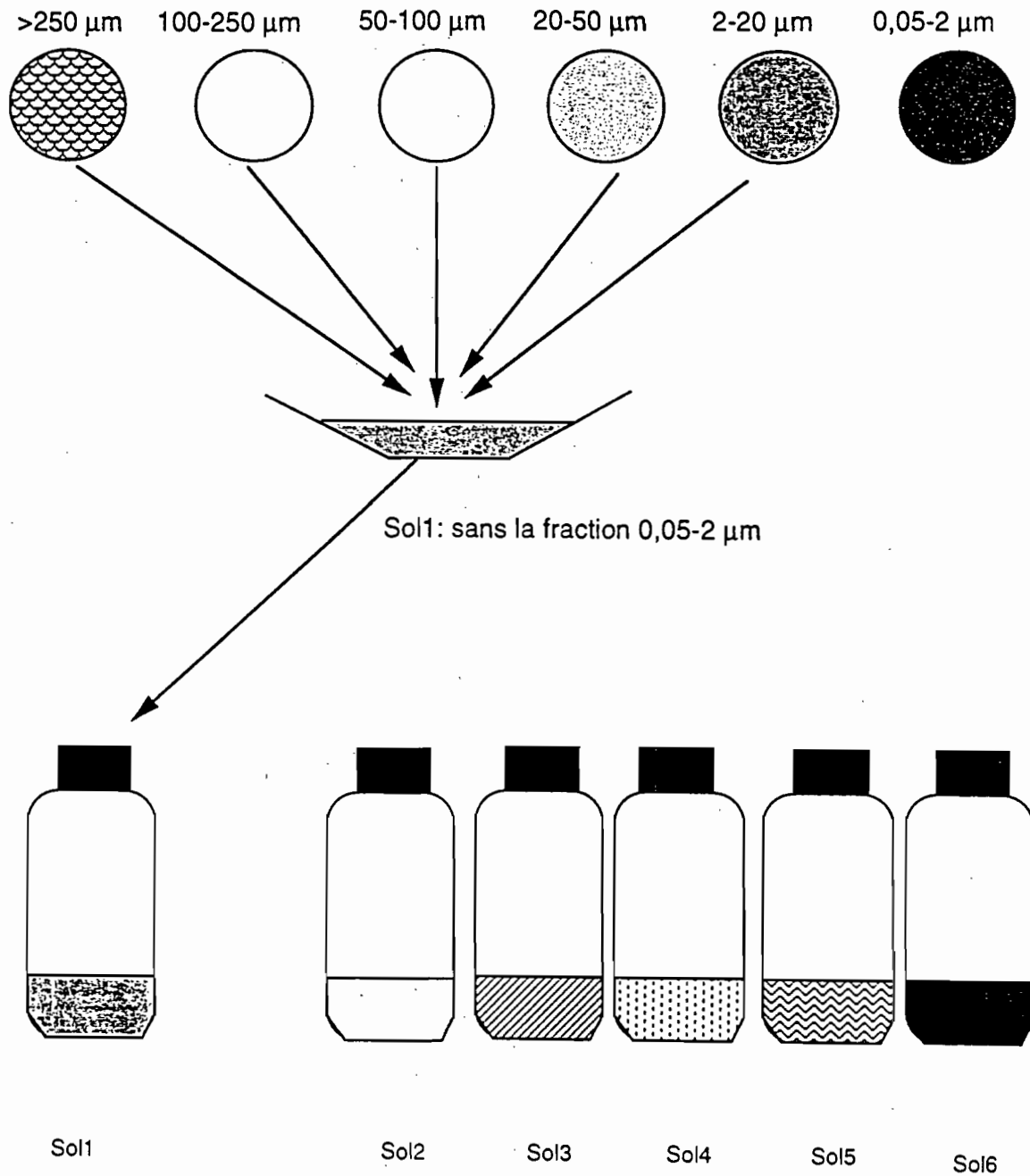
6.3.2.1. Matériel et méthodes

Les sols incomplets sont obtenus selon le procédé suivant (figure 26): après le fractionnement granulométrique, le sol est reconstitué en regroupant les fractions organo-minérales, mais en omettant à chaque fois, une fraction donnée. Celle-ci est remplacée par du sable de laboratoire (sable de Fontainebleau). Le poids de chaque fraction est calculé en fonction de sa masse relative moyenne dans le sol (tableau 4). L'étude de l'activité biologique portera sur huit échantillons de sol diversement reconstitués (4 répétitions):

- ☞ un témoin "normal": sol n'ayant subi aucune modification (TN)
- ☞ un témoin totalement reconstitué, contenant les 6 fractions (TR);
- ☞ un échantillon sans la fraction 0-2 μm (sol₁);
- ☞ un échantillon sans la fraction 2-20 μm (sol₂);
- ☞ un échantillon sans la fraction 20-50 μm (sol₃);

- ☞ un échantillon sans la fraction 50-100 μm (sol₄);
- ☞ un échantillon sans la fraction 100-250 μm (sol₅);
- ☞ un échantillon sans la fraction 250-2000 μm (sol₆).

La minéralisation potentielle du carbone a été mesurée selon le protocole détaillé au point plus haut (6.2.1.1.1.). Les résultats sont exprimés en $\mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol sec.}$



Sol2: privé de la fraction 2-20 μm
 Sol3: privé de la fraction 20-50 μm
 Sol4: privé de la fraction 50-100 μm
 Sol5: privé de la fraction 100-250 μm
 Sol6: privé de la fraction 250-2000 μm

Figure 26: Schéma de la préparation des sols incomplets.

6.3.2.2. *Minéralisation potentielle du carbone*

La cinétique du dégagement de CO₂ dans les différents sols est représentée par la figure 27. Les résultats détaillés sont regroupés en annexe (Annexe 6A). L'activité biologique globale augmente pendant toute la période d'incubation. L'analyse de variance (Anova) montre qu'il y a un effet significatif ($P < 0,01$) du temps, de la "composition du sol", et une interaction significative entre le temps et la composition du sol. La quantité de carbone minéralisée diffère selon l'échantillon de sol; l'intensité de l'activité de la microflore hétérotrophe est significativement différente (test S de Scheffe, $P < 0,05$) pour les deux témoins TN et TR. Tous les sols incomplets montrent une activité biologique nettement moindre que le témoin TN et moindre que le témoin TR. La plus grande baisse d'activité est observée pour le sol privé de la fraction argileuse. Les sols incomplets peuvent être classés de la façon suivante: Sol₁ < Sol₂ < Sol₆ < Sol₃ < Sol₅ < Sol₄.

Comparés au témoin reconstitué (après 3 semaines d'incubation), seuls les sols S₆, S₂ et S₁ ont une activité respirométrique significativement inférieure ($P < 0,05$). La quantité de carbone minéralisée en 21 jours d'incubation dans le témoin reconstitué, est inférieure à celle du témoin normal (Tableau 22). Entre 23% et 27% du CO₂ ont été dégagés en vingt-quatre heures; il s'agit probablement de la décomposition de corps microbiens. Il est donc probable qu'en début d'incubation, on passe par une phase de colonisation microbienne durant laquelle un nouvel équilibre entre les groupes trophiques s'établit.

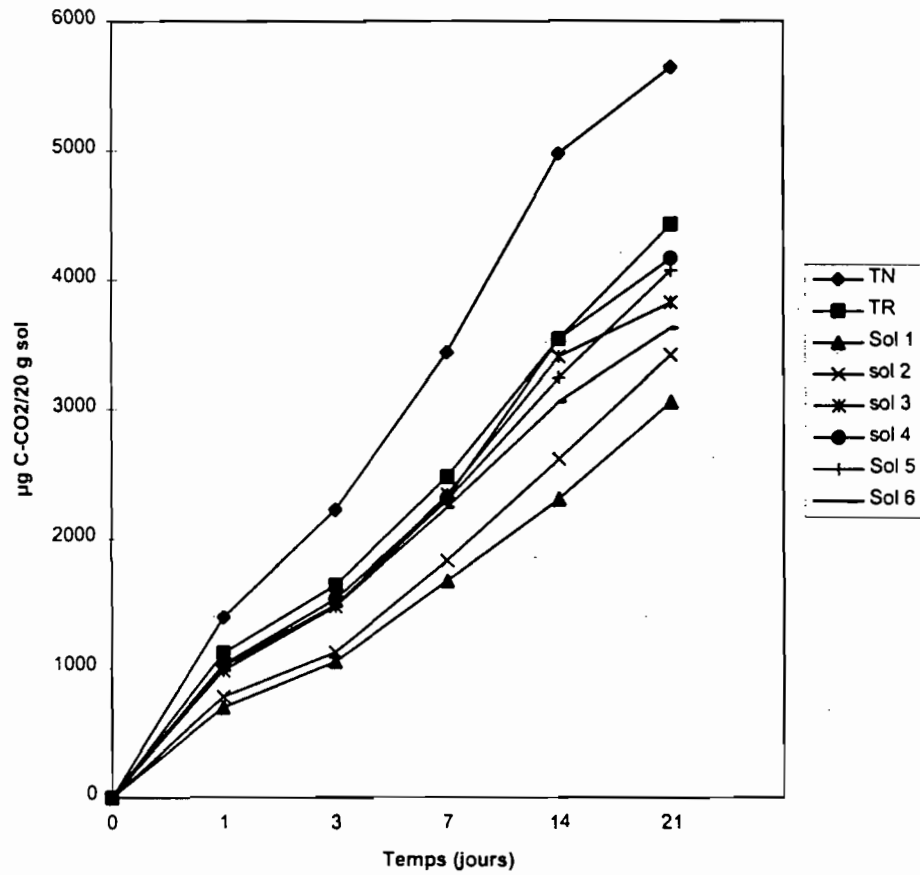


Figure 27: Cinétique de la minéralisation du carbone ($\mu\text{g C}/20 \text{ g sol}$).

TN: témoin normal (sol non fractionné); TR: témoin reconstitué (sol reconstitué après fractionnement); Sol 1: sol privé de la fraction 0,05-2 μm ; Sol 2: sol privé de la fraction 2-20 μm ; Sol 3: sol privé de la fraction 20-50 μm ; Sol 4: sol privé de la fraction 50-100 μm ; Sol 5: sol privé de la fraction 100-250 μm ; Sol 6: sol privé de la fraction 250-2000 μm .

6.3.2.3. Discussions

6.3.2.3.1. Comparaison des deux témoins

Compte tenu de l'importance du choix du témoin, nous comparerons dans ce point tous les résultats concernant le sol non fractionné et le sol reconstitué.

6.3.2.3.1.1. Effet du fractionnement sur la teneur en matière organique

Les teneurs du sol non fractionné (TN) en carbone et en azote (respectivement 8400 $\mu\text{g C}$ et 530 $\mu\text{g N/g sol}$) sont similaires à ceux d'études précédentes (Abbadie et Lensi, 1990; Mordelet, 1993). Ils sont faibles et reflètent la faible capacité de stockage de ce sol et sa faible teneur en éléments fins (Jones, 1973; Greenland et Hayes, 1978). Les teneurs en carbone organique et en azote obtenues directement sur une aliquote du sol fractionné reconstitué (TR) sont respectivement de 7950 $\mu\text{g C}$ et 500 $\mu\text{g N/g sol sec}$. Le fractionnement granulométrique a occasionné une perte en composés organiques (5% du carbone organique et 6% de l'azote total) qui correspond à la fraction hydrosoluble de la matière organique (Feller *et al.*, 1991b; Christensen, 1992) et à la fraction 0-0,05 μm .

La fraction perdue comprend probablement des composés de faible poids moléculaire et de forte valeur énergétique, des composés solubles issus probablement des résidus végétaux (Dalal et Henry, 1988), des polysaccharides bactériens et des colonies bactériennes associées à la fraction 0-0,05 μm (Feller *et al.*, 1991a). La similitude du rapport C/N des 2 témoins (15,85 pour le sol non fractionné, et 15,90 pour le sol reconstitué) nous avait amené à suggérer (Chapitre 4), que le fractionnement granulométrique n'a pas fortement modifié la qualité de la matière organique. Toutefois, bien que quantitativement peu importants, les composés perdus peuvent, du fait de leur fort potentiel énergétique, avoir une influence sur les potentiels de minéralisation.

6.3.2.3.1.2. Bilan de l'activité biologique potentielle

6.3.2.3.1.2.1. Minéralisation du carbone

Comme le montre la figure 28, des composés organiques sont souvent physiquement protégés de la biodégradation, ne serait-ce que par l'arrangement spatial des particules du sol. La destruction des agrégats entraîne la "libération" de ces composés, généralement facilement dégradables (Cabrera et Kissel, 1988; Seech et Beauchamp, 1988; Gregorich *et al.*, 1989; Oades 1989; Van Veen et Kuikman, 1990; Elliott et Cambardella, 1991), et donc normalement une augmentation de l'activité respirométrique.

Il était donc attendu, après dispersion physique des agrégats et reconstitution du sol, une augmentation de l'activité biologique potentielle. Cependant, l'activité respirométrique du sol reconstitué est inférieure à celle du sol non fractionné, et ce, durant toute la période d'incubation (Figure 29). Après 3 semaines d'incubation, le potentiel de minéralisation du carbone du sol reconstitué (4423 $\mu\text{g C-CO}_2$) est de 22% inférieur à celle du sol non fractionné (5643 $\mu\text{g C-CO}_2$) (Tableau 22).

Tableau 22: Evolution de la minéralisation du carbone dans les deux sols témoins ($\mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol sec}$).

Temps d'incubation en jours	J1	J3	J7	J14	J21
Témoin normal	1390,4	2222,0	3431,0	4973,4	5643,0
Témoin reconstitué	1116,0	1638,9	2474,6	3534,4	4423,5

La différence entre les deux témoins est significative au seuil de 5% pour toutes les dates (Test S de Scheffe).

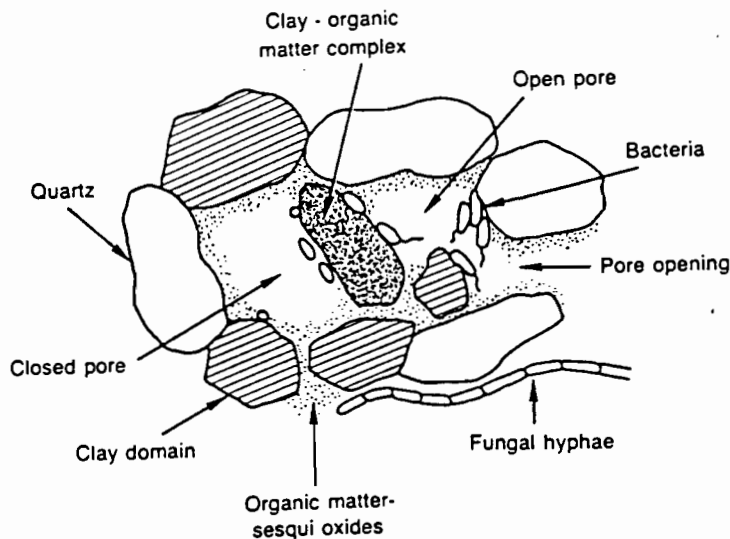


Figure 28: Représentation schématique d'un mode de protection physique de la matière organique du sol (Paul et Clark, 1989).

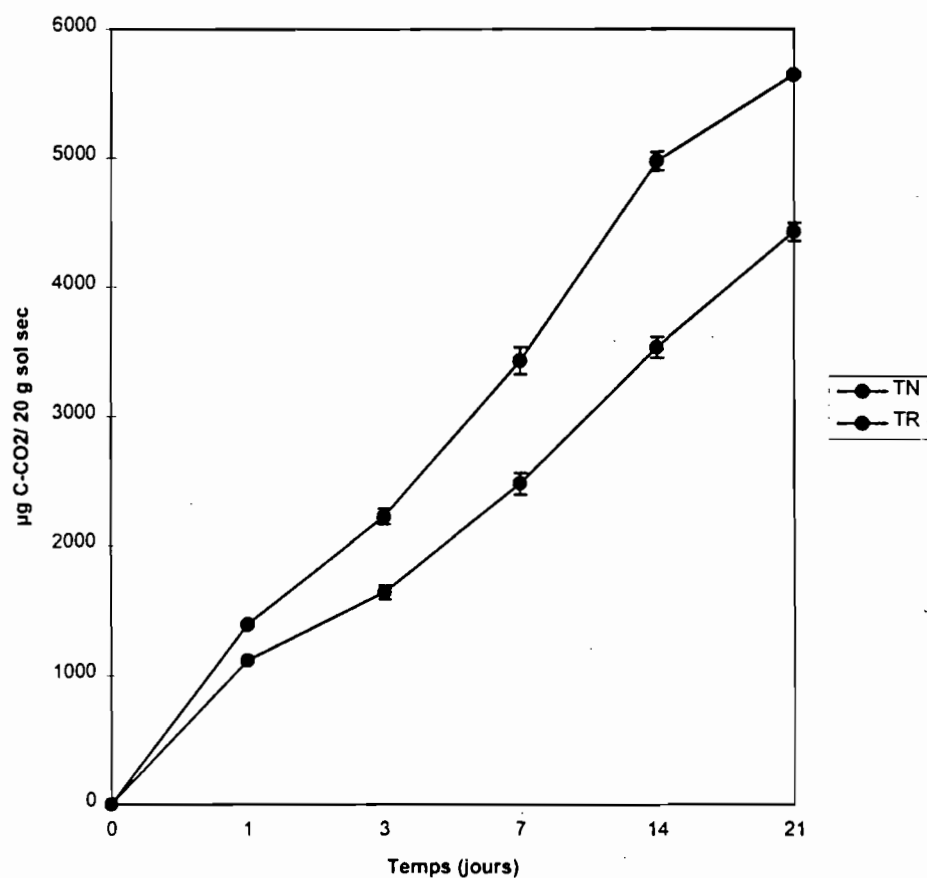


Figure 29: Cinétique de la minéralisation du carbone dans les 2 sols témoins ($\mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol}$).

TN: témoin normal (sol non fractionné); TR: témoin reconstitué (sol reconstitué après fractionnement).

La faible activité observée pour le témoin reconstitué peut avoir deux causes:

• l'absence d'un effet protecteur de l'agrégation vis-à-vis de la minéralisation du carbone (Feller, 1994). Le sol de la savane arbustive est sableux, et caractérisé par une faible micro-agrégation ($< 250 \mu\text{m}$) (10,6 à 16,7%; Blanchart, 1990); la quantité de composés organiques séquestrés dans les micro-agrégats est donc probablement faible. Ces composés peuvent également avoir un C/N bas, conduisant à une faible activité respiratoire. Des résultats contraires sont rapportés dans la littérature (Gregorich *et al.*, 1989; Hassink, 1992; Beare *et al.*, 1994b). Les travaux de Lavelle et Martin (1992) et de Martin (1992) sur les vers de terre de Lamto ont montré, que l'agrégation due à ceux-ci avait un effet protecteur sur la minéralisation du carbone. Une étude préliminaire sur l'agrégation due à un genre de termites champignonnistes abondant à Lamto (Fuhr, 1994) va également dans le même sens. Mais ces résultats qui portent sur l'agrégation faunique ne sont pas étonnants. En effet, dans les turricules de vers de terre et dans les chambres à meule des termites, sont concentrés des composés organiques remaniés, propices aux activités minéralisatrices du carbone et de l'azote (Abbadie et Lepage, 1989; Lavelle et Martin, 1992).

• la perte de composés hydrosolubles et de la fraction 0-0,05 μm . Ceux-ci ne représentent que 5% du carbone organique du sol, mais pourraient avoir occasionné une réduction de 22% de l'activité respirométrique. La perte de ces composés peut avoir masqué l'effet protecteur de l'agrégation sur la minéralisation du

carbone, si celui-ci est moindre. Le carbone organique soluble, bien qu'il ne représente qu'un petit compartiment de la matière organique du sol, semble jouer un rôle important (en tout cas à court terme) dans l'activité respirométrique du sol. Il est une source d'énergie facilement disponible pour les micro-organismes du sol et à ce titre, pourrait influencer le *turnover* de la matière organique (Cook et Allan, 1992). Cependant, très peu d'études ont porté sur le rôle spécifique du compartiment carbone soluble dans l'activité biologique du sol (Cook et Allan, 1992). Les rares travaux (Powlson et Jenkinson, 1976; Burford et Bremner, 1975; Davidson *et al.*, 1987) font cependant état d'une corrélation positive entre la quantité de CO₂ dégagé et la teneur en carbone soluble.

6.3.2.3.1.2.2. Minéralisation de l'azote

Le fractionnement granulométrique a occasionné une perte de matière organique qui a réduit de 22% l'activité respirométrique du sol, mais semble avoir stimulé la production d'azote minéral (Figure 30).

Il y a 3 fois plus d'azote minéral net (ammonium + nitrate+nitrite) accumulé en 21 jours dans le sol reconstitué (464 µg N) que dans le sol non fractionné (151 µg N). L'essentiel de cet azote minéral (95%) est sous forme d'ammonium dans le sol reconstitué, contre seulement 20% dans le sol non fractionné (Tableau 23).

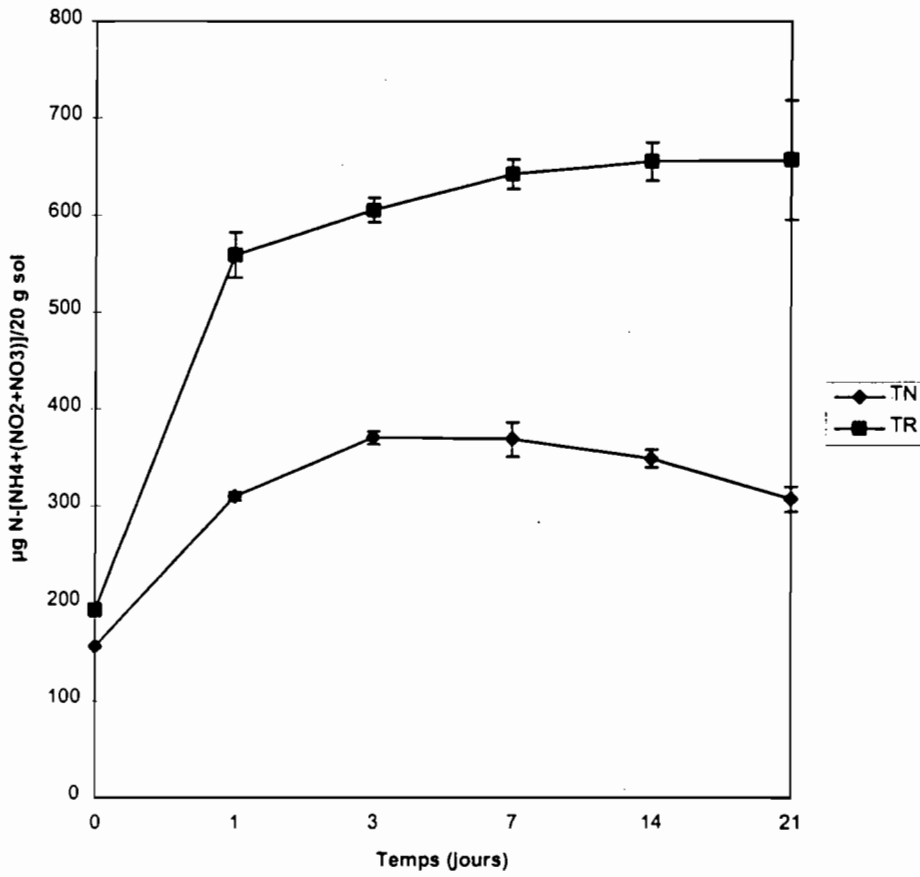


Figure 30: Evolution de l'accumulation de l'azote minéral total. ($\mu\text{g N-NH}_4+(\text{NO}_3+\text{NO}_2)/20 \text{ g sol}$).

TN: témoin normal (sol non fractionné); TR: témoin reconstitué (sol reconstitué après fractionnement).

Tableau 23: Evolution de l'accumulation nette de l'azote minéral dans les deux sols témoins ($\mu\text{g N}/20 \text{ g sol sec}$).

Temps d'incubation en jours	J0	J1	J3	J7	J14	J21
Témoin normal						
NH ₄	133,2	161,8	215,6	192,2	108,4	30,4
NO ₃ /NO ₂	22,8	-8,4	-2,0	19,8	84,0	120,2
Azote minéral total	156,0	153,4	213,6	212,0	192,4	150,6
Témoin reconstitué						
NH ₄	70,6	445,6	493,4	528,8	499,4	441,4
NO ₃ /NO ₂	122,4	-80,0	-81,4	-79,4	-37,0	22,5
Azote minéral total	193,0	365,6	412,0	449,4	462,4	463,9

Les différences entre les deux témoins sont significatives pour toutes les dates, au seuil de 5% (Test S de Scheffe).

La mesure de l'azote minéral initial présent dans le sol non fractionné, et celle estimée par calcul pour le sol reconstitué, indiquent une augmentation de 24% due au fractionnement granulométrique. Contrairement à ce qui est observé à la fin de la période d'incubation, 85% de l'azote minéral initial est sous forme d'ammonium dans le sol non fractionné (TN), contre 36% dans le sol fractionné (TR). Il est fort probable qu'une nitrification se soit produite pendant le temps de séchage des fractions granulométriques.

L'augmentation de la quantité d'azote minéralisé pourrait être due à la libération d'ammonium préalablement fixé sur les argiles et les limons (Christensen, 1992; Feller *et al.*, 1992). Mais compte tenu de la nature des argiles (kaolinite), seulement une petite

quantité a pu être libérée de cette façon. Deux autres sources possibles sont à prendre en compte:

• la libération, suite à la dispersion des micro-agrégats, d'une matière organique à C/N bas (Hassink *et al.*, 1993) préalablement liée à la fraction fine du sol, et propice à la minéralisation de l'azote entraînant en conséquence une augmentation de l'accumulation d'azote minéral. Les composés à C/N bas n'induisent qu'une faible activité respiratoire. Par contre, l'apport d'un substrat à C/N bas (reflet de la richesse en azote total) favorise considérablement la minéralisation brute de l'azote par rapport à l'immobilisation brute, de sorte qu'il y a accumulation d'azote minéral dans le sol (Dommergues et Mangenot, 1970; Cameron et Posner, 1979; Lowe et Hinds, 1983). Dans ces conditions, on comprend alors le faible dégagement de CO₂ et la forte accumulation d'azote minéral dans TR, comparativement à TN. Les résultats de la littérature sur l'effet protecteur de l'agrégation vis-à-vis de la minéralisation de l'azote sont, toutefois, également controversés.

• la réorganisation de l'azote minéral dans le sol non fractionné. On observe en effet (Tableau 23) que, entre le 3^e et le 21^e jour d'incubation, il y a une immobilisation continue de l'azote minéral (29%) dans le témoin normal. Or pendant ce même intervalle de temps, la quantité d'azote minéral net accumulé dans le témoin reconstitué a augmenté de 11%. Cette hypothèse va dans le même sens que la précédente, la

disponibilité de "nouveaux substrats" à C/N bas pouvant expliquer l'absence de la réorganisation de l'azote ou plutôt la minéralisation plus forte de l'azote dans le témoin reconstitué.

Les rapports C/N du sol non fractionné et du sol reconstitué sont identiques (respectivement 15,8 et 15,9); les conditions stoechiométriques de la minéralisation de l'azote ne sont donc pas modifiées par le processus de fractionnement. On peut donc penser que l'augmentation de l'accumulation d'azote minéral dans TR est due à la minéralisation de composés à C/N bas libérés par la dispersion physique du sol. Contrairement à ce qui a été observé pour le carbone, la perte des hydrosolubles ne semble pas avoir une influence négative majeure sur la quantité d'azote minéralisé. Ceci est en accord avec les travaux de (Cook et Allan, 1992), qui ont observé une corrélation positive entre la quantité d'hydrosolubles et celle du CO₂ dégagée, mais pas pour l'accumulation d'azote minéral.

Les résultats obtenus ne permettent pas de juger objectivement de l'effet de l'agrégation sur la minéralisation du carbone et de l'azote, sujet encore discuté et controversé (voir Feller, 1994). Du reste, cela n'était pas notre objectif. Toutefois, nous avons observé des modifications de la qualité du sol dû au fractionnement granulométrique: perte de 5% des composés organiques, réduction de 22% de l'activité respirométrique et une augmentation de 67% du potentiel de minéralisation de l'azote dans le sol fractionné (témoin reconstitué). Dans ces conditions, il nous semble qu'il ne

serait pas objectif d'apprécier les fonctions biologiques des différentes fractions organo-minérales par rapport à celles du témoin normal. Le témoin reconstitué, qui est un sol entièrement reconstitué après le fractionnement granulométrique, nous paraît donc être le témoin indiqué. Il a subi le même traitement que les sols incomplets, et peut donc être une meilleure référence.

6.3.2.3.2. Minéralisation potentielle du carbone organique des fractions granulométriques du sol

La cinétique de la minéralisation du carbone est représentée par la figure 31. Les résultats détaillés sont présentés en annexe (Annexe 6B). Tous les sols incomplets ont une activité respirométrique inférieure au témoin, et différente les unes des autres. Elle est plus élevée pour les sols contenant les fractions fines ($< 20 \mu\text{m}$); l'absence de celles-ci (sols 1 et 2) entraîne une baisse de l'activité respirométrique. Ces résultats indiquent que l'activité respirométrique est différente selon la fraction organo-minérale considérée.

La quantité totale de carbone minéralisé en 21 jours pour chaque type de sol est reportée dans le tableau 24. L'absence des fractions fines a entraîné une baisse du potentiel de minéralisation du carbone de 23 à 31%. Le retrait des fractions grossières a occasionné une baisse plus faible (de 6 à 18%).

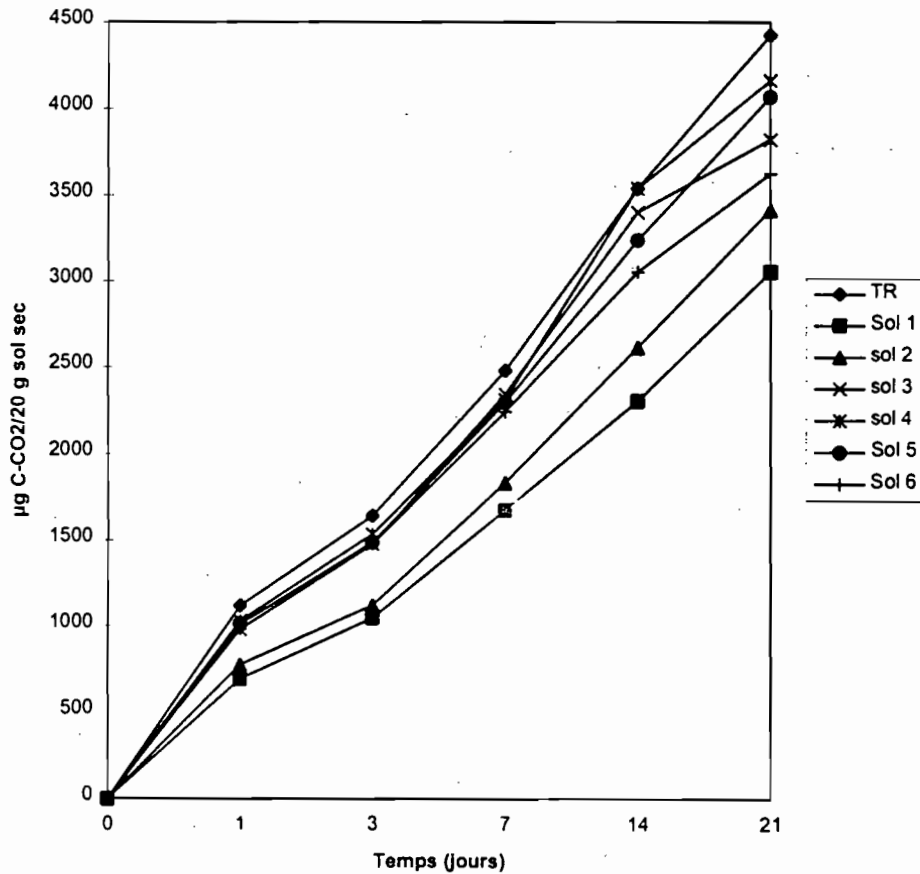


Figure 31: Cinétique de la minéralisation du carbone dans les sols incomplets et dans le témoin reconstitué ($\mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol}$).

TR: Témoin (sol) reconstitué Sol 1: sol privé de la fraction 0,05-2 μm ; Sol 2: sol privé de la fraction 2-20 μm ; Sol 3: sol privé de la fraction 20-50 μm ; Sol 4: sol privé de la fraction 50-100 μm ; Sol 5: sol privé de la fraction 100-250 μm ; Sol 6: sol privé de la fraction 250-2000 μm .

Tableau 24: Carbone minéralisé en 21 jours ($\mu\text{g C}/20 \text{ g sol sec}$) dans les différents sols.

	sol 1	sol 2 ^a	sol 3 ^{b,c}	sol 4 ^{d,e}	sol 5 ^{e,d}	sol 6 ^{a,b}	TR ^c	TN
C-CO ₂	3048,9	3411,3	3817,9	4158,5	4064,0	3620,1	4423,5	5643,0

Les sols portant une même lettre ne sont pas significativement différents au seuil de 5% (Test S de Scheffe). (TR: témoin reconstitué; TN: témoin normal).

La plupart des micro-organismes du sol étant hétérotrophes au carbone, le (CO₂) dégagé peut être considéré comme un flux brut. On peut alors estimer la contribution d'une classe granulométrique donnée à la minéralisation du carbone, selon l'équation:

$$C_{mfi} = C_{mT} - C_{mi} \quad \text{où:}$$

C_{mfi} est la contribution de la fraction i à la quantité totale de carbone minéralisé;

C_{mT} , la quantité totale du carbone minéralisé dans le sol témoin reconstitué, et

C_{mi} , la quantité de carbone minéralisé dans le sol incomplet où la fraction i est absente (S₁ à S₆).

Les résultats pour le jour 21 sont reportés dans le tableau 25. Les résultats détaillés de l'évolution des contributions de chaque fraction (pour toute la période d'incubation) sont présentés en annexe (Annexe 6B).

Tableau 25: Contributions relatives calculées (21 jours) des différentes fractions à la minéralisation potentielle du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol}$), et coefficients de minéralisation du carbone (% du carbone organique de la fraction).

Fractions	$\mu\text{g C-CO}_2^*$	% sol TR	$\frac{\text{C-CO}_2}{\text{C}}$ (%)
0,05-2 μm	1374,6	31,1	2,3
2-20 μm	1012,2	22,9	2,0
20-50 μm	605,7	13,7	6,3
50-100 μm	265,0	6,0	3,8
100-250 μm	359,5	8,1	5,1
250-2000 μm	803,4	18,2	7,1
Somme	4420.4	100,0	-
TR	4423.5	100,0	2,8
TN	5643,0	-	3,3

TR: témoin reconstitué; TN: témoin normal.

*: résultat de l'équation TR-Si (avec Si= Sol 1 à Sol 6)

Ces résultats montrent que la contribution à l'activité respirométrique du sol décroît de la fraction 0,05-2 μm à la fraction 50-100 μm , puis augmente légèrement dans les fractions 100-250 et 250-2000 μm . Les coefficients de minéralisation du carbone des fractions fines sont plus faibles: leur forte contribution à l'activité respirométrique est donc le reflet de leur forte teneur en carbone organique.

Globalement, les fractions grossières ($> 20 \mu\text{m}$) et les fractions fines ($< 20 \mu\text{m}$) ont la même importance vis-à-vis de la minéralisation du carbone. En effet, 54% de cette activité sont assurés par les fractions fines (argiles + limons fins), et 46% par les fractions grossières. Des résultats de travaux portant sur un sol sableux tropical indiquent sur une période d'incubation de 28 jours, une contribution plus élevée (84%) pour les fractions grossières (Feller, 1993).

La somme des contributions potentielles des 6 fractions ($4420 \mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol sec}$) est égale à la quantité de carbone minéralisé dans le témoin reconstitué ($4423 \mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol sec}$). Ce résultat suggère que les conditions d'incubation d'une fraction dans le sol incomplet ne sont pas différentes de ce qu'elles auraient été dans le sol complet, en tout cas en ce qui concerne l'activité respirométrique. Le processus de minéralisation du carbone dans chaque fraction granulométrique s'opère indépendamment de ce qui se passe dans le reste du sol, et il n'y a ni antagonisme ni synergie entre les populations microbiennes associées aux différentes fractions. Ceci confirme donc notre hypothèse initiale qui nous a conduit à ce choix méthodologique (sol appauvri de chaque fraction) pour l'étude de la minéralisation du carbone des fractions.

Une égalité entre la somme des activités minéralisatrices du carbone des différentes fractions et celle du sol total a également été obtenue par Christensen (1987). Mais comme nous l'avons signalé plus haut, les résultats de la littérature, sur l'effet

protecteur de l'agrégation vis-à-vis de la minéralisation de la matière organique, sont controversés. Les résultats de Gregorich *et al.* (1989) montrent que la somme des activités des fractions est inférieure à celle du sol total, tandis que ceux de Christensen et Christensen (1991) indiquent plutôt un bilan positif (somme des fractions supérieure au sol total). Plus récemment, Feller (1994) a observé un bilan négatif pour un sol tropical sableux d'Afrique de l'Ouest (Sénégal). Les résultats obtenus ici auraient présenté un bilan négatif (déficit de 22%) si le sol non fractionné (TN) avait été choisi comme témoin. Des résultats aussi contradictoires sont probablement dus à la variabilité des conditions expérimentales, mais posent surtout le problème du choix du témoin approprié.

La quantité totale de CO₂ dégagé au bout d'un temps donné dépend de la quantité de matière organique (comme nous l'avons vu avec les résultats de l'analyse de régression CO₂ *versus* %C, pour la toposéquence), mais également de sa qualité (degré de transformation), de son accessibilité, et des conditions du milieu (température, humidité, etc.). En conditions optimales de température et d'humidité, le coefficient de minéralisation du carbone (Dommergues, 1960) permet d'évaluer le poids relatif des deux paramètres quantité et qualité. Il est obtenu par l'équation suivante:

$$\frac{C - CO_2 (\mu g / g \text{ fraction})}{C (\mu g / g \text{ fraction})} \times 100$$

Après 3 semaines d'incubation, il est compris entre 2 et 7% (Tableau 25); il est plus élevé pour les fractions grossières (3,8 à 7,1) que pour les fractions fines (2,0 à 2,3). Les différentes fractions organo-minérales peuvent être classées de la façon suivante: 250-2000 μm > 20-50 μm > 100-250 μm > 50-100 μm > 0,05-2 μm > 2-20 μm . La matière organique associée aux fractions grossières est d'une biodégradabilité plus élevée que celle des fractions fines, comme l'ont montré de nombreux travaux (Feller, 1994; Christensen, 1992). L'aptitude à la biodégradation de la matière organique liée à la fraction 0,05-2 μm est 3 fois inférieure à celle de la fraction 250-2000 μm , mais elle contribue pratiquement deux fois plus à la minéralisation du carbone CO_2 (31 contre 18 %). Mais il faut noter qu'elle renferme également quatre fois plus de carbone organique (Figure 32); la contribution d'une fraction à la respiration totale du sol est donc liée à la quantité de carbone organique qui y est stockée (Bachelier, 1968; Perraud, 1971; Feller, 1994).

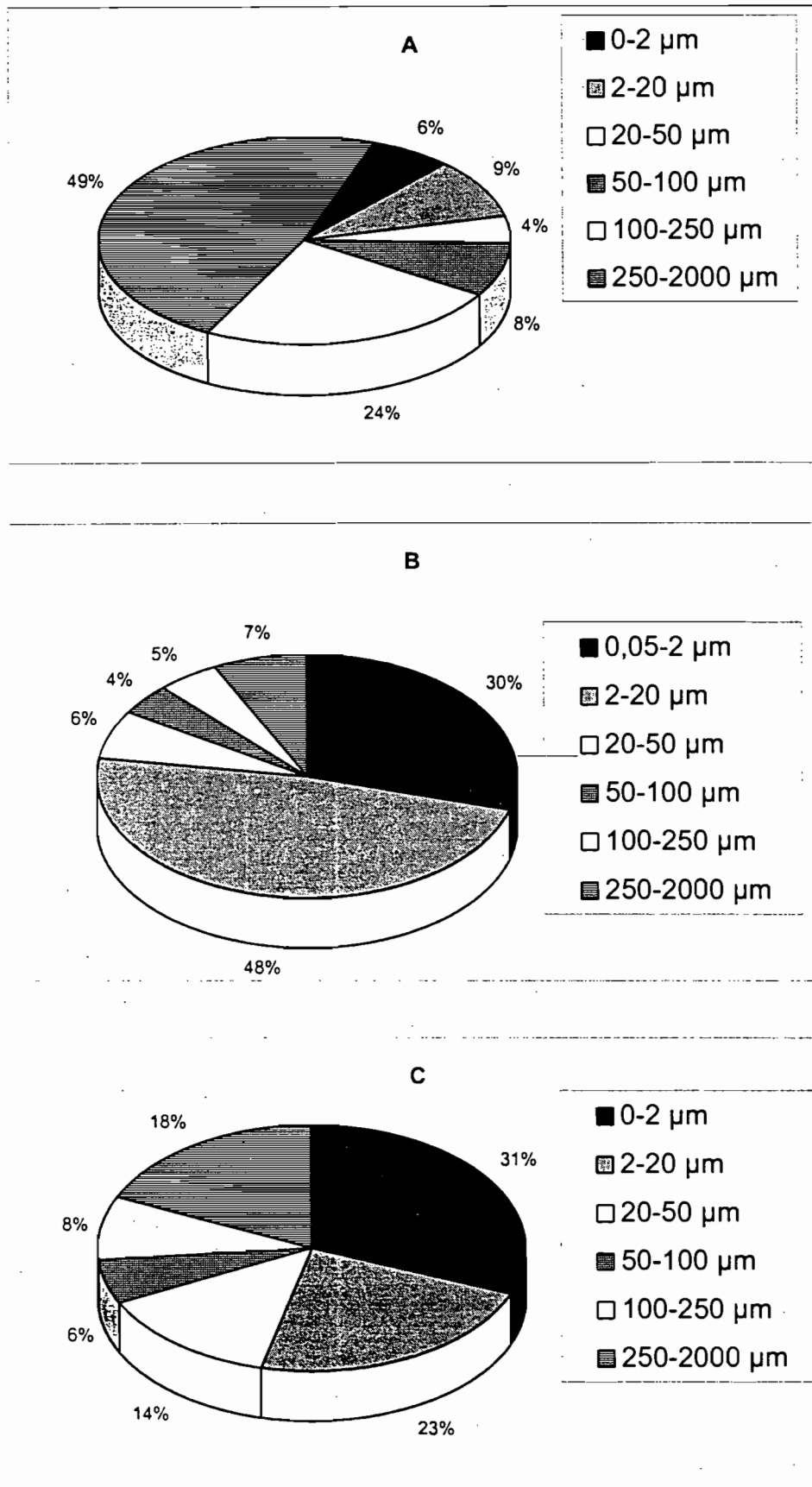


Figure 32: Masses relatives des différentes fractions (A), distribution du carbone (B) et contributions relatives des différentes fractions à l'activité respiratoire du sol (C).

6.3.3. Minéralisation de l'azote.

6.3.3.1. Matériel et méthodes

Après la mesure du CO₂ dégagé, l'azote minéral accumulé est déplacé et extrait selon la procédure décrite plus haut (6.2.1.1.2.). Les résultats sont exprimés en µg N-NH₄ et µg N-(NO₂⁻ + NO₃⁻)/20 g de sol sec, g sol ou g fraction.

6.3.3.2. Minéralisation potentielle de l'azote des fractions granulométriques

Les teneurs initiales en azote minéral sont relativement élevées dans les fractions organo-minérales (Tableau 26). L'azote minéral initial est surtout concentré dans les fractions fines (argiles et limons fins), essentiellement sous la forme nitrate+nitrite. La forte concentration en azote minéral des fractions fines pourrait s'expliquer par leur capacité d'échange cationique, la destruction des micro-agrégats du sol et par une nitrification (incontrôlée) qui se serait produite pendant le séchage des fractions.

Tableau 26: Concentrations initiales en ammonium et nitrates+nitrites des différentes fractions organo-minérales ($\mu\text{g N-g fraction}$).

	NH_4	NO_3+NO_2	N minéral total
	$\mu\text{g/g fraction}$		
0,05-2 μm	16,83	43,50	60,33
2-20 μm	8,42	12,33	20,75
20-50 μm	8,25	2,58	10,83
50-100 μm	4,58	6,83	11,41
100-250 μm	1,42	0,42	1,84
250-2000 μm	1,00	1,67	2,67

Les teneurs initiales en azote minéral des sols incomplets (Tableau 27) ont été calculées par addition des teneurs initiales des fractions individuelles. Elles sont plus faibles pour les échantillons de sol auxquels les fractions fines ont été retirées. Les quantités d'azote minéral accumulé au cours de la période d'incubation sont présentées en annexe (Annexe 7A). La quantité totale d'azote minéral net accumulé (Annexe 7B) a été calculée en soustrayant à la quantité totale accumulée, les quantités initiales d'ammonium et de nitrates+nitrites. Les résultats concernant le jour 21 sont présentés dans le tableau 28.

Tableau 27: Concentrations initiales en azote minéral ($\mu\text{g N}/20\text{ g sol}$) des sols incomplets. Elles ont été obtenues par addition des teneurs initiales des fractions qui les composent.

Sols	NH ₄	NO ₂ -NO ₃	N minéral total
sol 1	42,06	48,59	90,65
sol 2	59,91	106,74	166,65
sol 3	63,89	120,34	184,23
sol 4	62,31	110,03	172,34
sol 5	64,24	120,56	184,80
sol 6	60,79	105,99	166,78
Témoin reconstitué	70,64	122,45	193,09
Témoin normal	133,20	22,80	156,00

Tableau 28: Azote minéral net accumulé en 21 jours ($\mu\text{g N}/20\text{ g sol sec}$) dans les différents sols.

	sol 1	sol 2	sol 3	sol 4	sol 5	sol 6	TR	TN
NH ₄	138,1	186,3	367,1	391,3	392,96	406,4	441,4	30,4
NO ₂ -NO ₃	12,8	100,1	55,7	39,8	30,0	48,0	22,5	120,2
N minéral total	150,9 ^a	286,4	422,8 ^b	431,1 ^b	421,9 ^b	454,4 ^b	463,9 ^b	150,6 ^a

Les sols (N minéral total) portant une même lettre ne sont pas significativement différents au seuil de 5% (Test S de Scheffe). (TR: témoin reconstitué; TN: témoin normal).

La figure 33 présente les variations de l'azote minéral total accumulé dans les différents sols. L'analyse de variance montre qu'il y a un effet significatif ($P < 0,01$) du temps, de la composition du sol, et une interaction significative entre le temps et la composition du sol. La quantité totale d'azote minéral net accumulé en 21 jours dans chaque sol incomplet est inférieure à celle du témoin reconstitué (Tableau 28).

On observe pour tous les sols fractionnés (sol 1 à sol 6, et TR) deux phases: la première indique une minéralisation rapide jusqu'à la fin de la première ou de la deuxième semaine d'incubation; pendant la seconde, on observe une légère diminution de l'accumulation d'azote minéral sans doute consécutive à une immobilisation. L'essentiel de l'azote minéralisé est sous forme d'ammonium (Tableau 28), ce qui est conforme aux résultats obtenus sur les sols de Lamto (Abbadie et Lensi, 1990). La figure 34 permet d'observer qu'il y a, en début d'incubation, une forte ammonification. Après la première semaine, voire les 3 premiers jours, l'accumulation de l'ammonium est réduite, puis on assiste à une timide augmentation de la nitrification (Figure 35).

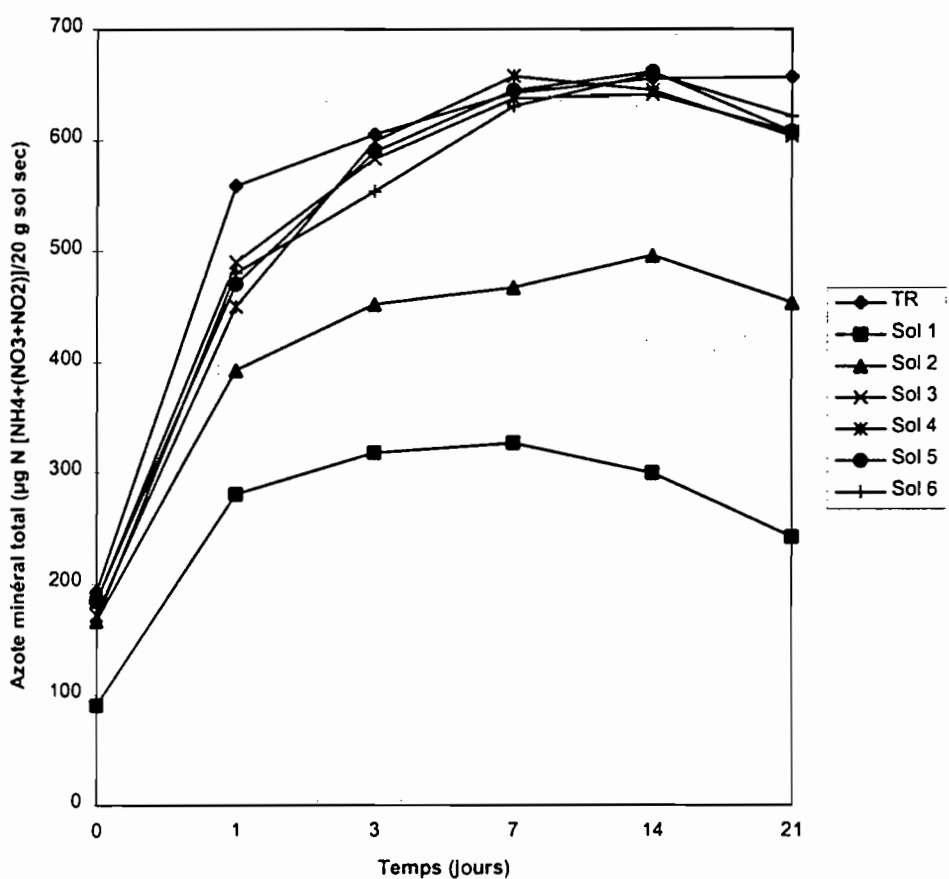


Figure 33: Evolution de l'accumulation de l'azote minéral total ($\mu\text{g N-NH}_4+(\text{NO}_3+\text{NO}_2)/20 \text{ g sol}$) dans le sol reconstitué et dans les sols témoins.

TR: Témoin (sol) reconstitué Sol 1: sol privé de la fraction 0,05-2 μm ; Sol 2: sol privé de la fraction 2-20 μm ; Sol 3: sol privé de la fraction 20-50 μm ; Sol 4: sol privé de la fraction 50-100 μm ; Sol 5: sol privé de la fraction 100-250 μm ; Sol 6: sol privé de la fraction 250-2000 μm .

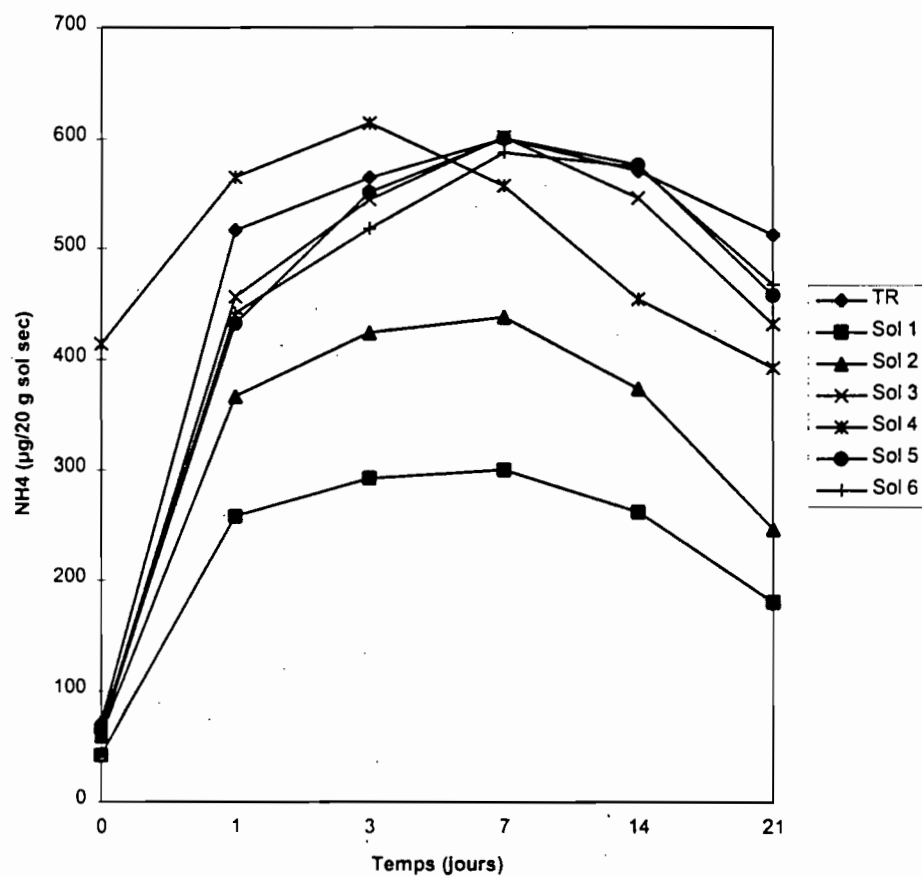


Figure 34: Evolution de l'accumulation brute de l'ammonium ($\mu\text{g N-NH}_4/20 \text{ g sol}$) dans le sol reconstitué et dans les sols témoins.

TR: Témoin (sol) reconstitué Sol 1: sol privé de la fraction 0,05-2 μm ; Sol 2: sol privé de la fraction 2-20 μm ; Sol 3: sol privé de la fraction 20-50 μm ; Sol 4: sol privé de la fraction 50-100 μm ; Sol 5: sol privé de la fraction 100-250 μm ; Sol 6: sol privé de la fraction 250-2000 μm .

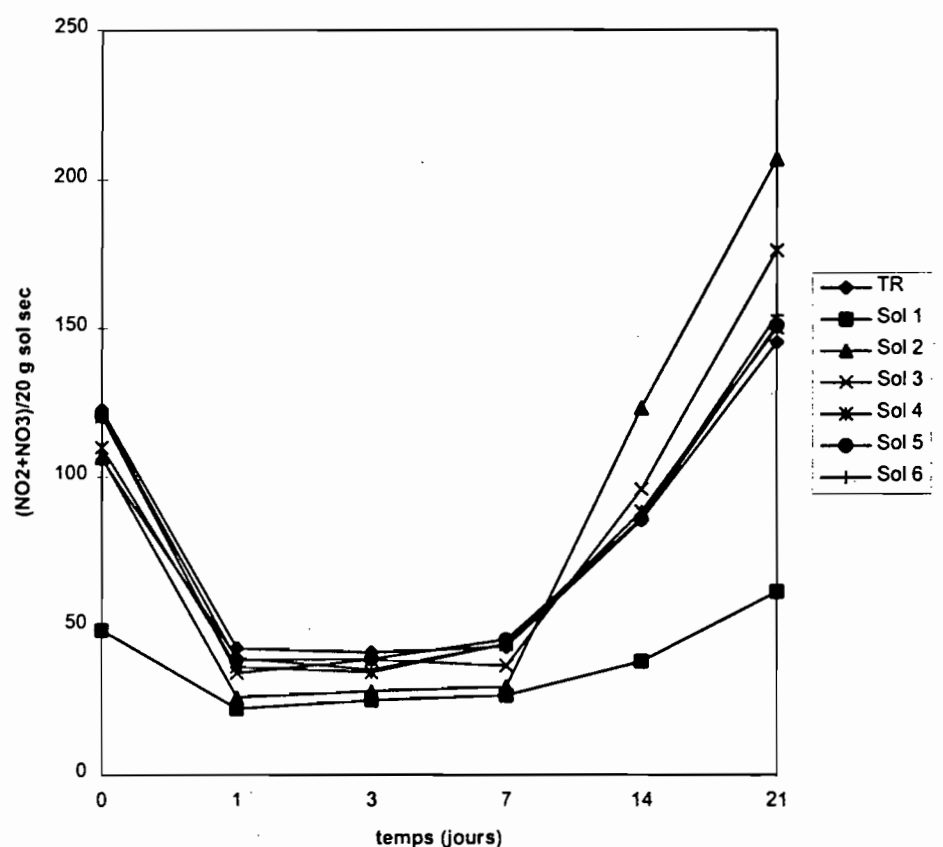


Figure 35: Evolution de l'accumulation brute des nitrates + nitrites [$\mu\text{g N}-(\text{NO}_3+\text{NO}_2)/20 \text{ g sol}$] dans le sol reconstitué et dans les sols témoins.

TR: Témoin (sol) reconstitué Sol 1: sol privé de la fraction 0,05-2 μm ; Sol 2: sol privé de la fraction 2-20 μm ; Sol 3: sol privé de la fraction 20-50 μm ; Sol 4: sol privé de la fraction 50-100 μm ; Sol 5: sol privé de la fraction 100-250 μm ; Sol 6: sol privé de la fraction 250-2000 μm .

6.3.3.3. Discussions

Les contributions potentielles des fractions organo-minérales à la minéralisation nette de l'azote (après déduction de l'azote minéral initial) ont été estimées selon l'équation:

$$N_{mfi} = N_{mT} - N_{mi} \quad \text{où:}$$

N_{mfi} est la contribution de la fraction i à la quantité d'azote total minéralisé;

N_{mT} , la quantité d'azote minéral total accumulé dans le sol témoin reconstitué, et

N_{mi} , la quantité d'azote minéral total accumulé dans le sol incomplet où la fraction i est absente (S_1 à S_6).

Les contributions de chaque fraction à l'accumulation de l'azote minéral total (jour 21) sont présentées dans le tableau 29. Les résultats détaillés de l'évolution des contributions respectives sont regroupés en annexe (Annexe 8).

Tableau 29: Contributions à 21 jours des différentes fractions* à la minéralisation nette de l'azote ($\mu\text{g N}/20\text{ g sol}$).

	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000	Total	TR	TN
	μm								
$\mu\text{g N}/20\text{ g sol}$	313,0	177,6	41,1	32,8	40,9	9,5	614,9	463,9	150,1
% Somme	50,9	28,9	6,7	5,3	6,6	1,5	132,5	100,0	-

(TR: témoin reconstitué; TN: témoin normal)

*: TR - Si (avec Si= Sol 1 à Sol 6)

On observe, après 3 semaines d'incubation, que les plus fortes contributions sont celles des fractions 0,05-2 μm (313 $\mu\text{g N}$) et 2-20 μm (177 $\mu\text{g N}$), et la plus basse, celle de la fraction 250-2000 μm (9 $\mu\text{g N}$). La somme des contributions potentielles des six fractions organo-minérales (615 $\mu\text{g N}$) est nettement supérieure à la quantité d'azote minérale totale accumulée (en 21 jours) dans le témoin reconstitué (464 $\mu\text{g N}$). Dans les sols de Lamto, les pertes d'ammonium par volatilisation sont négligeables à cause de l'acidité des sols et de nombreuses études ont montré que le potentiel de dénitrification est très bas (Abbadie et Lensi, 1990; Lensi *et al.*, 1992; Le Roux *et al.*, 1995b). Dans ces conditions, l'accumulation d'azote minéral dépend uniquement de l'ammonification, de la nitrification, et de l'immobilisation microbienne.

On peut alors supposer que, dans une fraction organo-minérale isolée, l'immobilisation est nécessairement limitée par la production brute d'azote minéral de cette fraction. Mais lorsque plusieurs fractions sont associées, l'ammonium immobilisé dans une fraction donnée peut provenir des autres fractions *via* la solution du sol (Killham *et al.*, 1993). Ceci montre l'importance de l'eau du sol comme véhicule de transport des nutriments, en particulier dans les sols de Lamto. En effet, le climat de Lamto est caractérisé par une succession de périodes sèches et de périodes humides (donc de dessiccation-humectation du sol), sur de petits intervalles de temps. La circulation des nutriments après une pluie, par exemple, déterminera l'intensité de l'activité microbienne.

La quantité d'azote potentiellement immobilisable étant donc plus faible dans les sols incomplets que dans le sol complet reconstitué, la réorganisation de l'azote minéral sera plus importante dans le témoin reconstitué. Dans les sols incomplets, la partie de l'azote de la fraction manquante, qui aurait été immobilisée, est comptabilisée comme contribution de la fraction manquante à la production d'azote minéral: cette contribution est donc probablement "surestimée". Ainsi, la somme des contributions des fractions organo-minérales est-elle (comme nous l'avons observé) supérieure à la quantité accumulée dans le témoin reconstitué.

Les résultats de la littérature portant sur des fractions incubées séparément sont contradictoires. Chichester (1970) et Catroux et Schnitzer (1987) ont obtenu une

similarité entre la quantité d'azote minérale accumulée dans le sol total et la somme des contributions des fractions. Mais plus récemment, Christensen et Christensen (1991) et Feller (1994) ont plutôt observé un bilan négatif. La variabilité des conditions expérimentales, l'importance du transfert de l'azote entre les différentes fractions du sol comme nous l'avons montré plus haut, l'absence ou la présence d'un effet protecteur de l'agrégation vis-à-vis de la minéralisation de l'azote, pourraient expliquer ces résultats contradictoires.

L'importance de la minéralisation de l'azote est fonction de la disponibilité du substrat et de son rapport C/N. Par exemple, lorsque le C/N est élevé, comme c'est le cas pour la matière organique associée aux fractions grossières (C/N de 17 à 26), les besoins azotés des micro-organismes sont grands. La biodégradation de la matière organique entraîne alors une "faim d'azote" pour les micro-organismes du sol. Ceux-ci satisfont leurs besoins azotés en utilisant l'azote minéral présent et/ou venant d'autres compartiments, en particulier des fractions fines.

A contrario, les fractions fines riches en substrats azotés à C/N bas (10 à 16) ont une aptitude plus grande à la minéralisation de l'azote (Cameron et Posner, 1979; Lowe et Hinds, 1983); leur contribution à la minéralisation de l'azote est donc plus grande. C'est ce qui est observé ici, avec une contribution des fractions fines à la minéralisation de l'azote d'environ 80%. La contribution des fractions grossières est faible (20%), et inférieure aux valeurs données dans la littérature concernant des sols sableux (Bernhard-

Reversat, 1981; Lowe et Hinds, 1983; Catroux et Schnitzer, 1987; Feller, 1993). Mais la teneur en azote organique observée ici pour les fractions grossières est également plus faible (cf. Chapitre 4); elle pourrait expliquer la contribution relativement faible des fractions grossières, à la minéralisation nette de l'azote.

L'aptitude à la minéralisation de l'azote a également été appréciée par le coefficient minéralisation nette de l'azote (Tableau 30), calculé à partir du rapport suivant:

$$\frac{N_{\text{minéral}} (\mu\text{g} / \text{g fraction})}{N_{\text{total}} (\mu\text{g} / \text{g fraction})} \times 100$$

Tableau 30: Coefficients de minéralisation nette de l'azote et du carbone calculés à 21 jours (% de l'azote et du carbone de la fraction), et rapports carbone minéralisé/azote minéralisé des différentes fractions et des sols témoins.

	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000	TR	TN
	μm							
$\frac{N_{\text{min}}}{N}$ (%)	5,4	5,7	7,9	8,2	15,1	1,7	4,6	1,4
$\frac{C-CO_2}{C}$ (%)	2,3	2,0	6,3	3,8	5,1	7,1	2,8	3,3
$\frac{C-CO_2}{N_{\text{min}}}$	4,4	5,7	14,8	8,1	8,8	84,6	9,5	37,6

(TR: témoin reconstitue; TN: témoin normal)

Exceptées les fractions 20-50 μm (dont le coefficient de minéralisation du carbone est particulièrement élevé) et 250-2000 μm (dont le coefficient de minéralisation nette de l'azote est très faible), les coefficients de minéralisation nette de l'azote montrent des variations globalement similaires à celles du carbone. Les fractions grossières présentent des coefficients de minéralisation nette de l'azote plus élevées (1,7 à 15,1) que les fractions fines (5,4 à 5,7). Ces résultats confirment l'aptitude à la minéralisation de la matière organique des fractions grossières, la "faim d'azote" qu'elle entraîne, et l'importance du transfert de l'azote. En effet, le rapport carbone minéralisé/azote minéralisé (Tableau 30) diminue des fractions grossières aux fractions fines, indiquant une très forte production d'azote minéral dans les fractions fines. Ces dernières semblent jouer un rôle important dans le processus de minéralisation de l'azote, notamment par le contrôle de l'ammonification.

En effet, la matière organique associée aux fractions 0,05-2 μm et 2-20 μm possède un C/N bas favorisant normalement l'ammonification. Le retrait de ces fractions (sols 1 et 2), donc le retrait de sources importantes d'ammonification potentielle, entraîne une faible accumulation nette d'ammonium (Tableau 28). Mais, lorsque ces fractions sont présentes (sols 3 à 6), la quantité d'ammonium accumulée est beaucoup plus forte, et ne varie pas fortement d'un sol à l'autre. Les particules fines seraient donc le siège principal de l'ammonification, la contribution des fractions grossières ($> 20 \mu\text{m}$) étant négligeable.

Alors qu'au 3^e ou 7^e jour d'incubation, il y a réduction de la concentration en ammonium, celle des nitrates commence à augmenter (Figures 34 et 35). Au bout de la 3^e semaine d'incubation, une nitrification nette est observée pour tous les sols, excepté le sol 1, privé de la fraction 0,05-2 μm (Figure 35). Les micro-organismes nitrifiants (autotrophes vis-à-vis du carbone) tirent leur énergie de l'oxydation de l'ammonium. Nous pouvons supposer que dans les fractions fines, la micro-agrégation rend l'oxygène plutôt rare; la majorité des micro-organismes nitrifiants est donc probablement associée aux fractions organo-minérales grossières, où la pression partielle de l'oxygène est normalement élevée.

Par contre, l'ammonium est rare dans les fractions grossières à cause de leur C/N élevé comme nous l'avons montré plus haut. L'activité des micro-organismes nitrifiants est donc contrôlée dans les fractions grossières par l'ammonium, issu des fractions fines. Soustraire la fraction 0,05-2 μm , par exemple, reviendrait à retirer la source principale d'ammonium, donc de substrat azoté oxydable. La nitrification s'en trouve alors limitée comme nous l'avons observé pour le sol 1 (Tableau 28). Dans les autres sols, la principale source de "l'ammonium-substrat" c'est-à-dire la fraction 0,05-2 μm est présente, et la nitrification n'est par conséquent que peu ou pas limitée. Les quantités de nitrates+nitrites accumulés sont alors plus élevées que dans le sol 1.

6.3.4. Conclusion

Les fractions organo-minérales influencent de façon différente la minéralisation du carbone et de l'azote. Le processus de minéralisation du carbone dans le sol est en fait une somme de processus de minéralisation se déroulant dans chacune des fractions organo-minérales. Le degré de l'activité respirométrique des micro-organismes dépend uniquement des micro-conditions physiques (micro-agrégation, pression partielle d'oxygène, etc.) et de l'accessibilité aux substrats organiques. Les hydrosolubles qui peuvent être d'origine végétale ou des produits de la décomposition microbienne (Martin, 1975; Cronan, 1985) semblent être un facteur important de l'activité biologique du sol. Cependant, aucun moyen ne permet aujourd'hui d'isoler pour chaque fraction ce "pool" de matière organique.

Par contre, la quantité d'azote minéral disponible dans le sol ne dépend pas seulement des facteurs environnementaux immédiats, mais aussi des substrats azotés produits ailleurs. L'azote minéralisé par certaines bactéries est utilisé par d'autres pour leurs synthèses protéiques. Par exemple, l'azote minéral produit dans les fractions fines (où la matière organique a un C/N bas) pourrait être utilisé *via* la solution du sol par les micro-organismes présents dans les fractions grossières. Les micro-organismes auraient toujours plus ou moins accès à une source d'azote; par conséquent, c'est la disponibilité du carbone qui contrôlerait essentiellement l'activité biologique globale du sol.

QUARTIEME PARTIE



REPONSES DES

MICRO-ORGANISMES

MINERALISATEURS A

L'APPORT DE SUBSTRATS



DIVERS



CHAPITRE VII



**REPONSES DES
MICRO-ORGANISMES
DU SOL A L'APPORT
IN VITRO DE RESIDUS
VEGETAUX**

VII. REPONSE DES MICRO-ORGANISMES DU SOL A L'APPORT *IN VITRO* DE RESIDUS VEGETAUX

7.1. Introduction

Les résultats de l'activité biologique des sols (chapitre 6) ont montré que les potentiels de minéralisation du carbone et de l'azote, étaient faibles pour les sols de Lamto. Trois hypothèses pourraient être avancées pour expliquer le faible fonctionnement de la microflore tant en condition naturelle (*in situ*) qu'en situation optimale de température et d'humidité (minéralisation potentielle):

é l'absence d'un ou plusieurs groupes fonctionnels de la flore microbienne; mais il a été montré que tous les groupes fonctionnels sont représentés dans les sols de Lamto, quoique souvent en faible densité (Pochon et Bacvarov, 1973).

è l'inhibition de l'activité minéralisatrice d'un groupe fonctionnel donné. Ceci a été vérifié par des travaux récents, qui ont montré que les racines d'une graminée de la famille des Andropogonées (*Hyparrhenia diplandra*) bloqueraient par un mécanisme encore inconnu l'activité des populations de bactéries nitrifiantes (Lensi *et al.*, 1992).

✎ enfin, l'activité microbienne globale pourrait être limitée par le manque de substrats carbonés énergétiques (Schaefer, 1974; Darici, 1978).

En conditions optimales, l'activité des micro-organismes du sol est déterminée par trois principaux facteurs: la quantité de matière organique disponible dans le sol, sa qualité chimique et son degré de protection physique. Les liaisons entre activités microbiennes et quantités de matière organique ont été étudiées au chapitre 6. L'importance de la protection physique et la qualité chimique de la matière organique du sol (composition des carbohydrates, composition isotopique) ont également été discutées (Chapitres 5 et 6).

La qualité de la matière organique dépend à la fois de la composition chimique des végétaux enfouis, et des modalités de l'action microbienne. La décomposition des végétaux morts (litière) est un processus essentiel agissant sur la production de nutriments assimilables, et à terme sur la variation du stock de la matière organique du sol. Dans les études visant à comprendre la dynamique de la matière organique du sol, en particulier dans une optique de modélisation, il est important de pouvoir préciser les facteurs qui contrôlent les activités des micro-organismes du sol, et la vitesse de leur réponse. Pour élucider ces mécanismes qui président à la biodégradation des substrats, nous avons donc effectué une série d'expériences afin d'étudier la réaction des micro-organismes du sol:

✓ en réponse à un apport de substrats végétaux d'origine et de nature diverses (feuilles, litière, racines), et

✓ en réponse à un apport de molécules organiques et minérales, chimiquement pures (glucose, urée, leucine, ammonium nitrate, gélatine, lignine, tanin et cellulose).

7.2. Biodégradabilité in vitro de divers substrats végétaux

L'essentiel de l'énergie absorbée par les végétaux chlorophylliens est transféré dans le sol *via* la matière organique. Dans les savanes de Lamto, comme dans tous les écosystèmes terrestres, la matière organique du sol est essentiellement d'origine végétale. La litière végétale et la biomasse racinaire constituent la source principale de nutriments et d'énergie pour les micro-organismes du sol. En situation naturelle, la décomposition du matériel végétal dépend de sa composition chimique, et des conditions environnementales (conditions pédoclimatiques, actions de la faune et de la microflore telluriques). La faune du sol joue un rôle important dans le processus de décomposition du matériel végétal. Elle décompose les résidus végétaux améliorant ainsi leur accessibilité par les micro-organismes du sol.

La décomposition d'un substrat végétal résulte de processus divers: fragmentation par la faune du sol, lessivage des sels, catabolisme (Swift *et al.*, 1979). Ce

dernier mécanisme est la transformation par les micro-organismes du sol de composés organiques complexes en molécules simples, organiques ou minérales. Les composés non transformés (difficilement dégradables) et des composés nouveaux issus des synthèses microbiennes constitueront l'humus (*sensu stricto*) du sol. Les teneurs en azote et en lignine sont les principaux éléments de la composition chimique d'un substrat qui déterminent sa biodégradabilité (Meetenmeyer, 1978; Parton *et al.*, 1987; Taylor *et al.*, 1989). La quantification des produits de l'activité microbienne (CO₂, NH₄, etc.) permet d'apprécier la biodégradabilité d'un substrat donné, et donc l'effet de sa qualité chimique vis-à-vis des micro-organismes du sol.

Des études sur la décomposition des herbacées tropicales sont disponibles (Gupta et Singh, 1981; Morris *et al.*, 1982; Robbins *et al.*, 1989; Palm et Sanchez, 1990; Kachaka *et al.*, 1993; Thomas et Asakawa, 1993), mais très peu (Kachaka *et al.*, 1993) ont abordé de façon simultanée les activités minéralisatrices du carbone, de l'azote, et la variation de la biomasse microbienne. Les effets stimulants ou inhibiteurs de la fertilisation minérale et organique sur les processus de minéralisation et de fixation de l'azote atmosphérique sont bien connus (Broadbent, 1965; Haynes et Knowles, 1980; Ghani Nugroho et Kuwatsuka, 1990). En revanche, très peu d'études ont porté sur la dynamique de la biomasse microbienne en liaison avec les divers processus de minéralisation (Ghani Nugroho et Kuwatsuka, 1992), en particulier après un apport de

substrats végétaux. Cette question préoccupe cependant de plus en plus (notamment ces dernières années) les biologistes et les microbiologistes du sol (Aoyama et Nozawa, 1993; Mary *et al.*, 1993; Wu *et al.*, 1993a; Zagal et Persson, 1994).

Classiquement, la dégradabilité du matériel végétal est étudiée *in situ* en enfouissant dans le sol des sacs contenant des organes végétaux dont on suit la décomposition *via* la perte de poids, la respiration du sol, ou la variation de la composition chimique au cours du temps (Waksman et Tenney, 1928; Gupta et Singh, 1981; Melillo *et al.*, 1982; Thomas et Asakawa, 1993). L'enfouissement des sacs dans le sol est une approche qui présente l'avantage de tenir compte de l'influence des paramètres physico-chimiques du milieu sur la décomposition de la matière organique. Cette méthode est tout de même sujette à caution (Singh et Gupta, 1977). En particulier, les "contaminations" par d'autres résidus présents dans le sol sont difficiles à éviter, et la généralisation des résultats quasiment impossible. Nous avons choisi une approche expérimentale simple, pour comprendre les mécanismes de fonctionnement à court terme des micro-organismes du sol en ayant directement accès aux produits de leur métabolisme.

7.2.1. Matériels et méthodes

7.2.1.1. Prélèvement du matériel végétal

Sous cinq individus de quatre principales espèces ligneuses (*Piliostigma thonningii*, *Bridelia ferruginea*, *Cussonia barteri* et *Crossopteryx febrifuga*), les feuilles ont été ramassées au début de leur période de chute (Novembre, 1993). Les feuilles mortes d'une légumineuse, *Indigofera polysphaera* ont été prélevées avant leur chute sur 10 individus. A la même époque, la litière est collectée sous *Loudetia simplex* et *Andropogon schirensis* dans 5 placettes de 1 m². Des échantillons de sol (n= 10) sont prélevés au hasard (0-10 cm) sous les touffes de *Loudetia* et de *Andropogon*; le sol est lavé sous eau et les racines récupérées. Tout le matériel végétal a été séché à l'étuve (80°C), puis broyées légèrement (1 mm) afin d'éviter de réduire fortement les différences de qualité physique des divers substrats (Edwards et Harris, 1977).

7.2.1.2. Préparation des échantillons

La teneur en azote dans le sol de la savane arbustive de Lamto est d'environ 0,05%. On estime que seulement 10% de cet azote est facilement minéralisable. Sur cette base nous avons calculé la quantité de substrat à apporter de façon à doubler la quantité d'azote facilement minéralisable, soit 50 µg N/g de sol sec. La composition des

différents substrats (carbone, azote, constituants pariétaux), et les quantités de carbone apporté, sont présentés dans le tableau 31. Les teneurs en carbone et en azote ont été dosées selon les protocoles décrits au chapitre 3. La détermination des constituants pariétaux a été effectuée par le laboratoire du CIRAD-GERDAT de Montpellier. La cellulose a été déterminée selon la méthode de WENDE, par attaques successives d'HCl et de NaOH dilués. La lignocellulose a été obtenue par attaque aux détergents acides (ADF), et la lignine (ADL), par hydrolyse avec l'acide sulfurique concentré.

7.2.1.3. Mesures des potentiels de minéralisation du carbone et de l'azote

Les sols amendés sont incubés dans les conditions définies au chapitre (20 g de sol, 24 répétitions pour chaque substrat). A intervalle régulier (1 jour, 3, 7 et 14 jours), 3 flacons sont sacrifiés pour les mesures du dégagement de CO₂ et de l'accumulation de l'azote minéral, selon le protocole défini au chapitre 6. Les résultats bruts de la minéralisation du carbone et de l'azote sont exprimés en µg C-CO₂/20g sol, et en µg N/20g sol.

7.2.1.4. *Mesure de la biomasse microbienne*

La biomasse microbienne a été mesurée selon la méthode dite de fumigation-extraction, proposée par (Amato et Ladd, 1988), et décrite au chapitre 6. Elle se prête bien au suivi de la variation de la biomasse microbienne après un apport récent de résidus végétaux au sol (Ocio et Brookes, 1990). Les résultats sont exprimés en μg biomasse-N/g sol et en μg biomasse-C/g sol.

7.2.2. Résultats

7.2.2.1. *Composition chimique des substrats végétaux*

Les résultats de l'analyse des teneurs en carbone organique, en azote, et celles des constituants pariétaux sont présentés dans le tableau 31.

La légumineuse *Indigofera polysphaera* est plus riche en azote (2 à 5 fois) que les autres substrats. Son rapport C/N est en conséquence plus faible. Les rapports C/N de la litière des graminées (89,4 pour *Loudetia* et 96,5 pour *Andropogon*) sont quasiment identiques à ceux de leurs racines (respectivement 88,8 et 90,3). Les valeurs des rapports C/N des feuilles de ligneux sont beaucoup plus bas à cause de leur forte teneur en azote. La lignine et la lignocellulose ont tendance à être plus élevées chez les

ligneux que chez les herbacées. Par contre, les herbacées sont plus riches en cellulose (15 à 48%) que les ligneux (respectivement 16 à 30%). Chez les herbacées, la litière des feuilles contient légèrement moins de cellulose et de lignine que les racines.

Tableau 31: Composition des substrats végétaux, et quantités de carbone apportées (mg/20 g de sol).

Substrats	A	L	RA	RL	In	B	Cr	Cu	P
C (%)	37,64	42,03	41,56	48,86	42,73	45,10	47,63	45,84	47,64
N (%)	0,39	0,47	0,46	0,55	1,97	0,85	0,92	0,60	0,72
C/N	96,51	89,42	90,35	88,84	21,69	53,06	51,77	76,40	66,17
C apporté (mg/20 g sol)	97,11	88,68	90,60	88,44	21,79	53,22	51,44	76,55	66,22
Cellulose brute*	35,19	32,90	36,15	48,50	14,59	23,43	21,94	16,24	30,22
Lignocellulose (ADF)*	43,43	41,21	40,99	51,44	42,42	50,95	49,13	28,62	54,22
Lignine (ADL)*	10,35	12,18	16,88	19,54	26,68	37,45	41,64	21,05	35,44

A: litière de *Andropogon schirensis*; L: litière de *Loudetia simplex*; RA: racines de *Andropogon schirensis*; RL: racines de *Loudetia simplex*; B: feuilles de *Bridelia ferruginea*; Cr: feuilles de *Crossopteryx febrifuga*; Cu: feuilles de *Cussonia barteri*; In: feuilles de *Indigofera polysphaera*; P: feuilles de *Piliostigma thonningii*

*: g/100 g de matière brute

Les teneurs en cellulose, en lignocellulose et en lignine sont comparables aux valeurs généralement données dans la littérature (Dommergues et Mangenot, 1970; Gupta et Singh, 1981; Paul et Clark, 1989; Thomas et Asakawa, 1993; Naumov et Naumova, 1994). Toutefois, les teneurs en cellulose et en lignine de *Loudetia simplex* sont différentes des valeurs trouvées par Zaidi (1985), sur des feuilles fraîches (récoltées

au mois d'Août, pendant la petite saison sèche). Les teneurs en cellulose et en lignine obtenues dans cette étude sont respectivement plus élevées et plus basses. La litière a été ramassée au sol au début de la grande saison sèche (au mois de Novembre). La variabilité des conditions expérimentales et analytiques (période de prélèvement et de dosage des constituants pariétaux) expliquent sans doute les différences de résultats.

7.2.2.2. Substrats végétaux et activités des micro-organismes du sol

7.2.2.2.1. La minéralisation du carbone

La minéralisation des substrats végétaux est estimée par la différence entre la quantité de CO₂ dégagée par les sols amendés et le sol témoin selon l'équation:

$$C_{nti} = C_{msi} - C_{ms} \quad (1) \text{ où:}$$

- ✓ C_{nti} représente la quantité totale de carbone minéralisée, "due" à l'apport du substrat i ;
- ✓ C_{msi} , la quantité totale de carbone minéralisée dans le sol amendé (minéralisation du carbone organique du sol + minéralisation du substrat), et
- ✓ C_{ms} , la quantité de carbone minéralisée dans le sol non amendé (sol témoin).

Une telle approche présente cependant deux limites principales:

¶ elle suppose d'une part, qu'il n'y a pas de *priming effect* c'est-à-dire une stimulation sur la minéralisation de la matière organique du sol suite à l'apport d'une nouvelle source de carbone et d'énergie. Les raisons et l'interprétation de ce *priming effect* dont la première description est attribuée à Löhnis (1926; Mary *et al.*, 1993) sont controversées. Pour les uns, il s'agit d'une minéralisation de la matière organique du sol due à la stimulation des micro-organismes à la suite d'un apport de carbone ou d'azote (Löhnis, 1926; Bingeman *et al.*, 1953; Westerman et Kurtz, 1973). Par contre, pour les autres, il s'agit tout simplement de la minéralisation de cadavres bactériens (Dalenberg et Jager, 1981; Dalenberg et Jager, 1989; Mary *et al.*, 1993). Tous les auteurs s'accordent cependant sur le fait qu'il peut y avoir augmentation de l'activité microbienne, suite à l'apport de substrats carbonés ou azotés. De ce point de vue, la biodégradabilité attribuée à tel ou tel substrat (équation 1) peut donc être surestimée. Toutefois, les travaux de Wu *et al.* (1993a) ont montré que le *priming effect* induit par un apport de résidus végétaux est faible sur une courte période d'incubation (0 à 30 jours). Le résultat de l'équation (1) pourrait donc être considéré comme une bonne indication de la minéralisation potentielle de chaque substrat (Wu *et al.*, 1993b).

¶ et d'autre part, elle ne permet pas une comparaison rigoureuse des différents substrats. En effet, la quantité de carbone apportée varie selon les substrats; or, comme nous l'avons montré dans le chapitre, la quantité de CO₂ dégagée est

proportionnelle à la quantité de carbone présente. Nous avons donc exprimé la minéralisation du carbone en fonction de la quantité de carbone apportée par chaque substrat, selon la formule:

$$C_{mi} = \frac{C_{mti} (\mu\text{g} / \text{g substrat})}{C_i (\mu\text{g} / \text{g substrat})} \times 100 \quad (2) \text{ où:}$$

- ✓ C_{mti} est le résultat de l'équation (1);
- ✓ C_i la quantité de carbone apporté par le substrat, et
- ✓ C_{mi} la proportion de carbone minéralisée.

L'équation (2) permet d'apprécier l'aptitude "réelle" d'un substrat à la biodégradation; elle correspond, en fait, au coefficient de minéralisation du carbone de Dommergues (1960).

Les résultats sont représentés dans les figures 36 et 37. Pour une simple raison de lisibilité des graphiques, nous avons séparé les plantes de type C3 de celles du type C4, mais les potentiels de minéralisation des substrats sont comparables les uns aux autres car tous les sols amendés ont été incubés ensemble, et avec le même échantillon témoin.

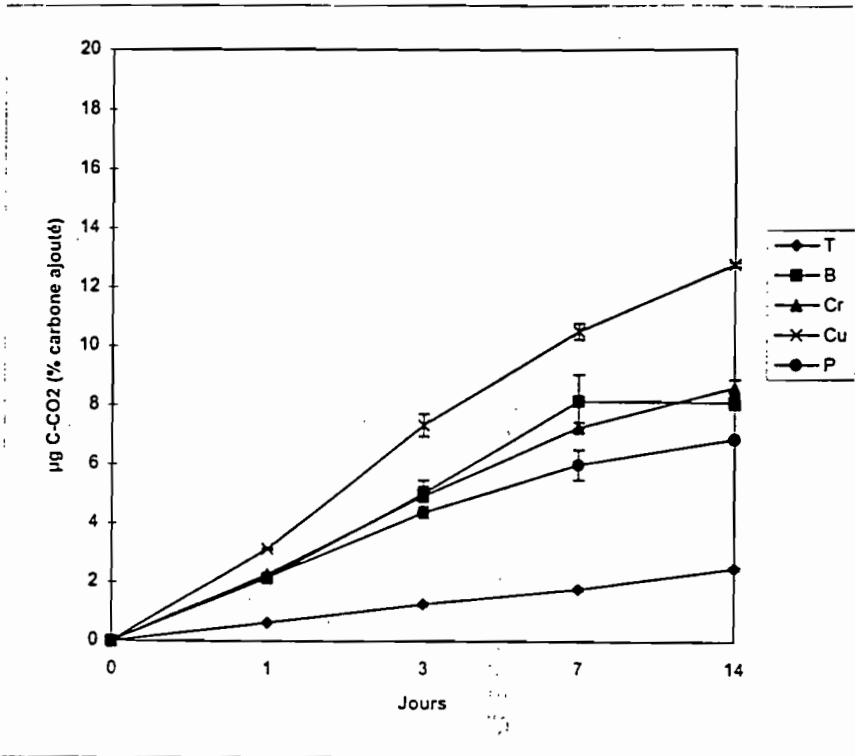


Figure 36: Cinétique de la minéralisation du carbone de divers substrats végétaux (% C apporté).

T: témoin (matière organique du sol); B: *Bridelia ferruginea*, Cr: *Crossopteryx febrifuga*; Cu: *Cussonia barteri*; P: *Piliostigma thonningii*.

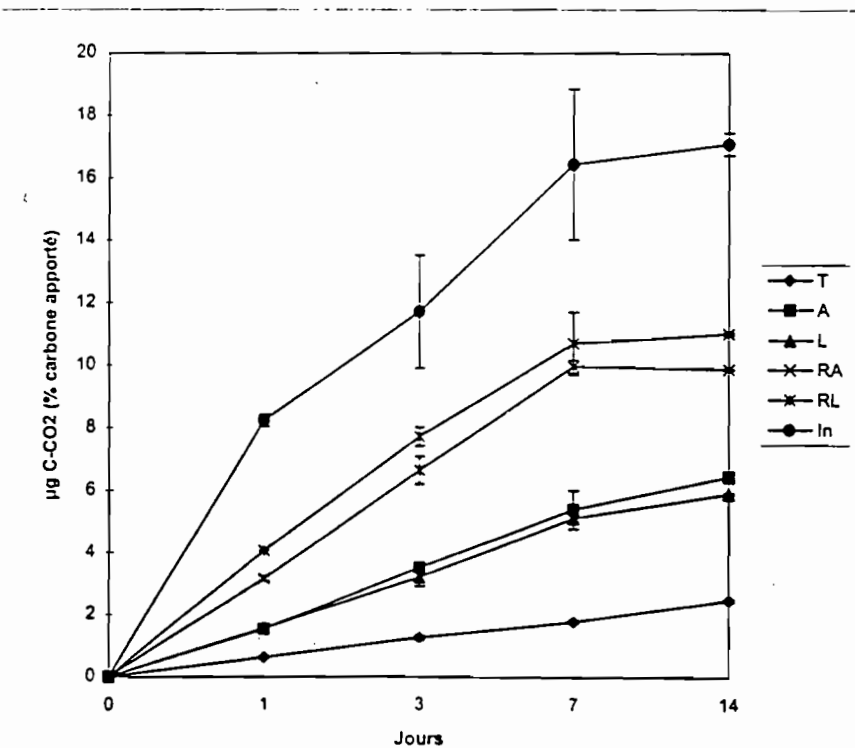


Figure 37: Cinétique de la minéralisation du carbone de divers substrats végétaux (% C apporté).

T: témoin (matière organique du sol); A: *Andropogon schirensis*, L: *Loudetia simplex*; RA: racines de *Andropogon schirensis*; RL: racines de *Loudetia simplex*; In: *Indigofera polysphaera*.

L'analyse de variance a montré qu'il y a un effet substrat significatif ($P < 0,01$) vis-à-vis de la minéralisation du carbone. Tous les substrats s'avèrent plus facilement dégradables que la matière organique native du sol (sol témoin). La légumineuse *Indigofera polysphaera* est très rapidement et facilement décomposable par les micro-organismes hétérotrophes (8,2% de carbone minéralisé en vingt-quatre heures, contre 0,6% pour la matière organique native du sol). *Indigofera* est suivi par les racines des graminées *Andropogon* et *Loudetia* (3 et 4%), puis par les ligneuses *Cussonia* (3%), *Crossopteryx*, *Piliostigma* et *Bridelia* (2% chacun), et enfin par les litières de feuilles de *Andropogon* et de *Loudetia* (1%). Après 2 semaines d'incubation, les coefficients de minéralisation des substrats varient de 5,9 à 17,1% contre 2,5 pour le sol témoin (Tableau 32).

Tableau 32 : Variation des coefficients de minéralisation du carbone de divers substrats végétaux, et de la matière organique du sol (SA, 0-10 cm).*

Jours	SOM	A	L	RA	RL	In	B	Cr	Cu	P
1	0,62	1,53 ^a	1,55 ^a	3,16 ^c	4,06	8,24	2,13 ^b	2,26 ^b	3,12 ^c	2,16 ^b
3	1,25	3,51 ^{a,b}	3,20 ^a	6,65 ^{d,c}	7,73 ^c	11,72	5,01 ^{c,d}	4,92 ^c	7,32 ^c	4,36 ^{b,c}
7	1,77	5,40 ^a	5,12 ^a	9,98 ^d	10,72 ^d	16,45	8,13 ^{c,d}	7,24 ^{b,c}	10,49 ^d	5,98 ^{a,b}
14	2,48	6,46 ^a	5,91	9,89	11,03	17,11	8,09 ^b	8,59 ^b	12,76	6,85 ^a

*: n=3; Les valeurs portant une même lettre (par ligne) ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% (Test de Scheffe).

SOM: matière organique native du sol; A: litière de *Andropogon schirensis*; L: litière de *Loudetia simplex*; RA: racines de *Andropogon schirensis*; RL: racines de *Loudetia simplex*; B: feuilles de *Bridelia ferruginea*; Cr: feuilles de *Crossopteryx febrifuga*; Cu: feuilles de *Cussonia barteri*; In: feuilles de *Indigofera polysphaera*; P: feuilles de *Piliostigma thonningii*.

7.2.2.2.2. La production de l'azote minéral

La quantité d'azote minéral total, accumulée dans les sols amendés, est toujours significativement inférieure ($P < 0,01$) à celle du témoin, sauf au 14^e jour où la minéralisation nette est plus élevée dans le sol + racines de *Loudetia* (Figure 38). Les résultats bruts sont présentés en annexe (Annexe 9). Seul l'apport des racines de graminées (*Andropogon* et *Loudetia*) entraîne une phase d'accumulation d'azote minéral après quelques jours d'incubations. Avec les autres substrats on observe plutôt avec le temps, une réduction de la quantité d'azote accumulée. La minéralisation nette due à chaque substrat a été calculée selon l'équation:

$$N_{mi} = N_{msi} - N_{ms} \quad (3) \text{ où:}$$

- ✓ N_{mi} représente la quantité d'azote minéral total nette, due au substrat i ;
- ✓ N_{msi} , la quantité totale d'azote minéralisé dans le sol amendé (minéralisation du l'azote total du sol + minéralisation de l'azote du substrat), et
- ✓ N_{ms} la quantité d'azote minéralisée dans le sol non amendé (sol témoin).

Les résultats sont présentés dans le tableau 33. Ils sont négatifs, indiquant une réorganisation de l'azote. La quantité d'azote immobilisée varie très peu en fonction du substrat apporté. Au jour 14, elle est plus faible pour les racines de *Andropogon*, témoignant probablement d'une inversion de l'équilibre minéralisation-immobilisation.

Tableau 33: Variation de la minéralisation nette de l'azote suite à l'apport de différents substrats végétaux ($[\mu\text{g NH}_4+(\text{NO}_2+\text{NO}_3)/20 \text{ g sol}]$).

Temps d'incubation (Jours)	A	L	RA	RL	B	Cr	Cu	In	P
1	-74,6	-74,6	-78,0	-76,4	-74,8	-76,6	-74,2	-74,4	-77,0
3	-86,2	-88,0	-84,2	-80,6	-87,2	-87,2	-85,0	-88,2	-89,8
7	-74,0	-69,4	-63,2	-41,8	-75,9	-74,4	-72,0	-73,0	-74,0
14	-75,2	-71,8	-48,0	+51,4	-74,8	-74,2	-71,8	-74,4	-75,0

A: litière de *Andropogon schirensis*; L: litière de *Loudetia simplex*; RA: racines de *Andropogon schirensis*; RL: racines de *Loudetia simplex*; B: feuilles de *Bridelia ferruginea*; Cr: feuilles de *Crossopteryx febrifuga*; Cu: feuilles de *Cussonia barteri*; In: feuilles de *Indigofera polysphaera*; P: feuilles de *Piliostigma thonningii*

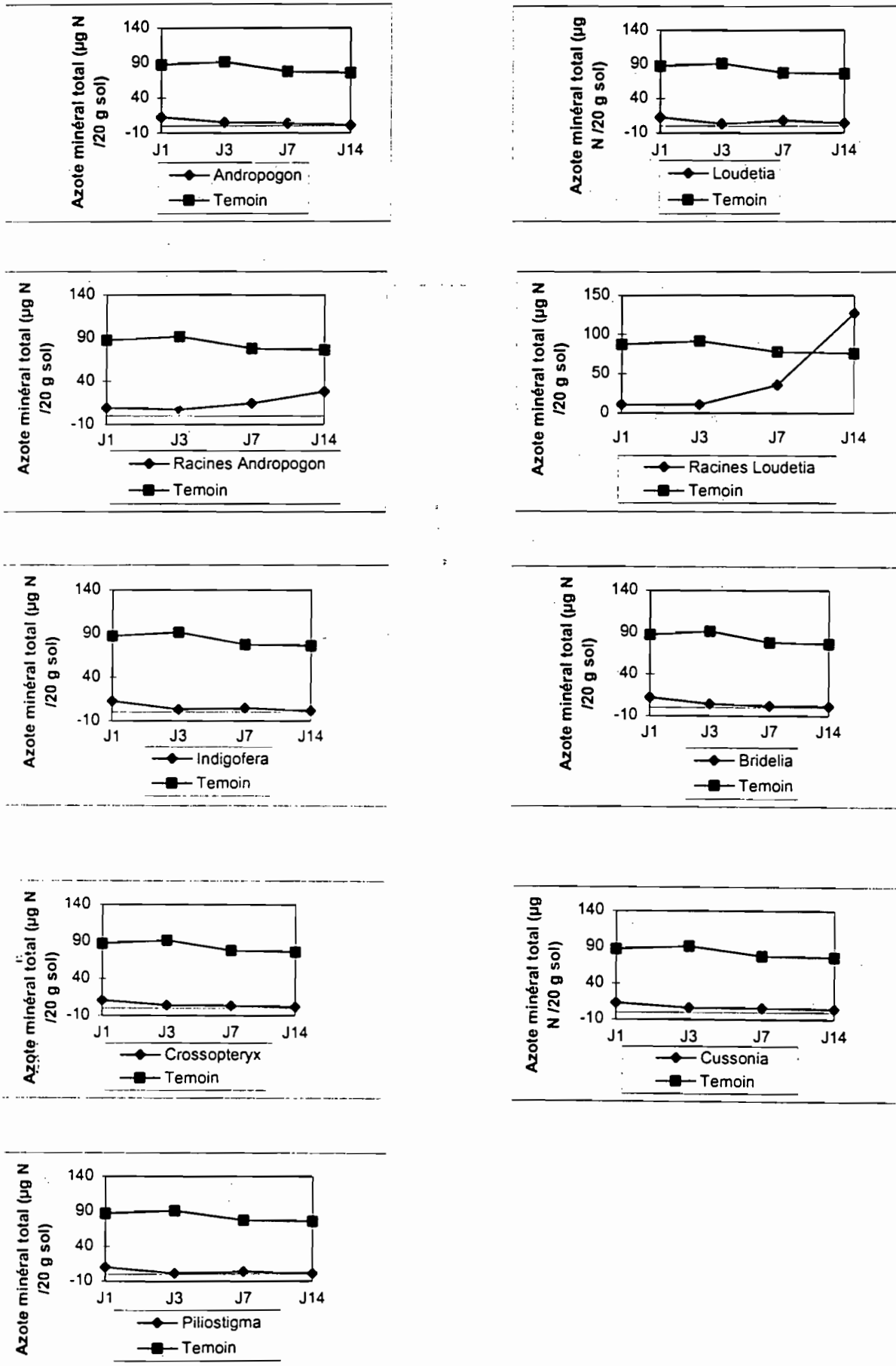


Figure 38: Cinétique de l'accumulation de l'azote minéral dans le sol après apport de divers substrats végétaux (Témoin: sol témoin).

7.2.2.3. Effet de divers substrats végétaux sur la variation de la biomasse microbienne

L'évolution de la biomasse microbienne au cours de la période d'incubation est représentée dans les figures 39 et 40. Les résultats détaillés sont présentés dans les tableaux 34 et 35. Durant les 24 premières heures de l'incubation, il y a une augmentation sensible de la biomasse microbienne azotée dans le sol témoin (de 9,91 μg biomasse-N/g sol au temps 0 à 14,73 μg biomasse-N/g sol au jour 1). La biomasse microbienne est ensuite quasiment constante tout au long de la période d'incubation. L'apport de substrats végétaux a entraîné une augmentation brute, forte et rapide dans tous les sols amendés, excepté celui avec les feuilles de *Crossopteryx*, où une légère baisse est observée.

Tableau 34: Variation de la biomasse microbienne azotée (BM-N) suite à l'apport de divers substrats végétaux. L'écart-type est donné entre parenthèse (n= 3).

Temps d'incubation (jours)	µg N/g sol			
	1	3	7	14
Sol témoin	14,73 (2,96)	15,07 (1,69)	13,90 (1,87)	19,16 (4,89)
<i>Andropogon</i>	21,48 (0,48)	20,85 (1,46)	17,19 (2,71)	22,83 (2,74)
<i>Loudetia</i>	23,91 (5,85)	14,15 (2,86)	17,74 (0,91)	24,48 (0,86)
<i>Racines Andropogon</i>	32,18 (0,84)	32,68 (0,91)	23,99 (0,72)	27,86 (1,99)
<i>Racines Loudetia</i>	34,36 (1,55)	33,78 (2,67)	28,39 (1,16)	19,81 (1,39)
<i>Indigofera</i>	20,22 (0,72)	19,54 (1,77)	14,49 (1,61)	22,50 (0,60)
<i>Bridelia</i>	13,59 (0,79)	13,31 (2,16)	10,77 (1,71)	19,08 (0,96)
<i>Crossopteryx</i>	8,73 (1,21)	14,03 (0,33)	8,11 (1,32)	17,27 (1,11)
<i>Cussonia</i>	15,77 (1,58)	21,65 (2,68)	11,57 (0,15)	17,75 (0,63)
<i>Piliostigma</i>	14,85 (1,70)	22,66 (0,95)	10,73 (0,74)	18,04 (1,01)

Tableau 35: Variation de la biomasse microbienne carbonée (BM-C) suite à l'apport de divers substrats végétaux. L'écart-type est donné entre parenthèse (n= 3).

Temps d'incubation (jours)	µg C/g sol			
	1	3	7	14
Sol témoin	99,75 (10,05)	102,09 (11,43)	94,15 (12,66)	129,81 (15,14)
<i>Andropogon</i>	145,51 (3,23)	141,23 (9,87)	116,47 (18,34)	154,63 (18,59)
<i>Loudetia</i>	161,99 (9,65)	106,56 (7,87)	120,19 (6,19)	165,81 (5,80)
<i>Racines Andropogon</i>	217,98 (5,68)	221,41 (6,19)	162,54 (4,88)	188,72 (13,50)
<i>Racines Loudetia</i>	232,76 (10,48)	228,83 (8,08)	192,30 (7,87)	134,18 (9,44)
<i>Indigofera</i>	136,86 (10,73)	132,39 (11,99)	98,15 (10,90)	152,45 (4,04)
<i>Bridelia</i>	92,08 (5,32)	90,16 (4,63)	72,97 (7,61)	129,27 (7,50)
<i>Crossopteryx</i>	59,11 (8,19)	95,01 (2,26)	54,94 (8,96)	117,00 (7,50)
<i>Cussonia</i>	106,86 (10,73)	146,65 (18,14)	78,41 (0,99)	120,27 (4,25)
<i>Piliostigma</i>	100,61 (11,53)	153,50 (6,42)	72,68 (5,03)	122,18 (6,81)

La variation nette de la biomasse microbienne, due à l'apport de chaque substrat, a été calculée selon l'équation (la biomasse microbienne carbonée a été également calculée sur le même principe):

$$BM-Ni = BM-Nsi - BM-Ns \quad \text{où:}$$

$BM-Ni$ représente la biomasse microbienne azotée, due au substrat i ;

$BM-Nsi$, la biomasse microbienne brute mesurée dans le sol amendé avec le substrat i , et

$BM-Ns$, la biomasse microbienne mesurée dans le sol témoin.

Les résultats sont présentés dans le tableau 36.

Tableau 36: Variation nette de la biomasse microbienne (μg biomasse-N/g sol) consécutive à l'apport de divers substrats végétaux*.

Jours	A	L	RA	RL	In	B	Cr	Cu	P
1	6,75	9,18	17,45	19,63	5,49	-1,14	-6,0	1,04	0,12
3	5,78	-0,92	16,61	18,71	4,47	-1,76	-1,04	6,58	7,59
7	3,29	3,84	10,09	14,49	0,59	-3,13	-5,79	-2,33	-3,17
14	3,67	5,32	8,70	0,65	3,34	-0,08	-1,89	-1,41	-1,12

*: résultats de l'équation: $BM-Ni = BM-Nsi - BM-Ns$ (voir page pour détails)

A: litière de *Andropogon schirensis*; L: litière de *Loudetia simplex*; RA: racines de *Andropogon schirensis*; RL: racines de *Loudetia simplex*; B: feuilles de *Bridelia ferruginea*; Cr: feuilles de *Crossopteryx febrifuga*; Cu: feuilles de *Cussonia barteri*; In: feuilles de *Indigofera polysphaera*; P: feuilles de *Piliostigma thonningii*.

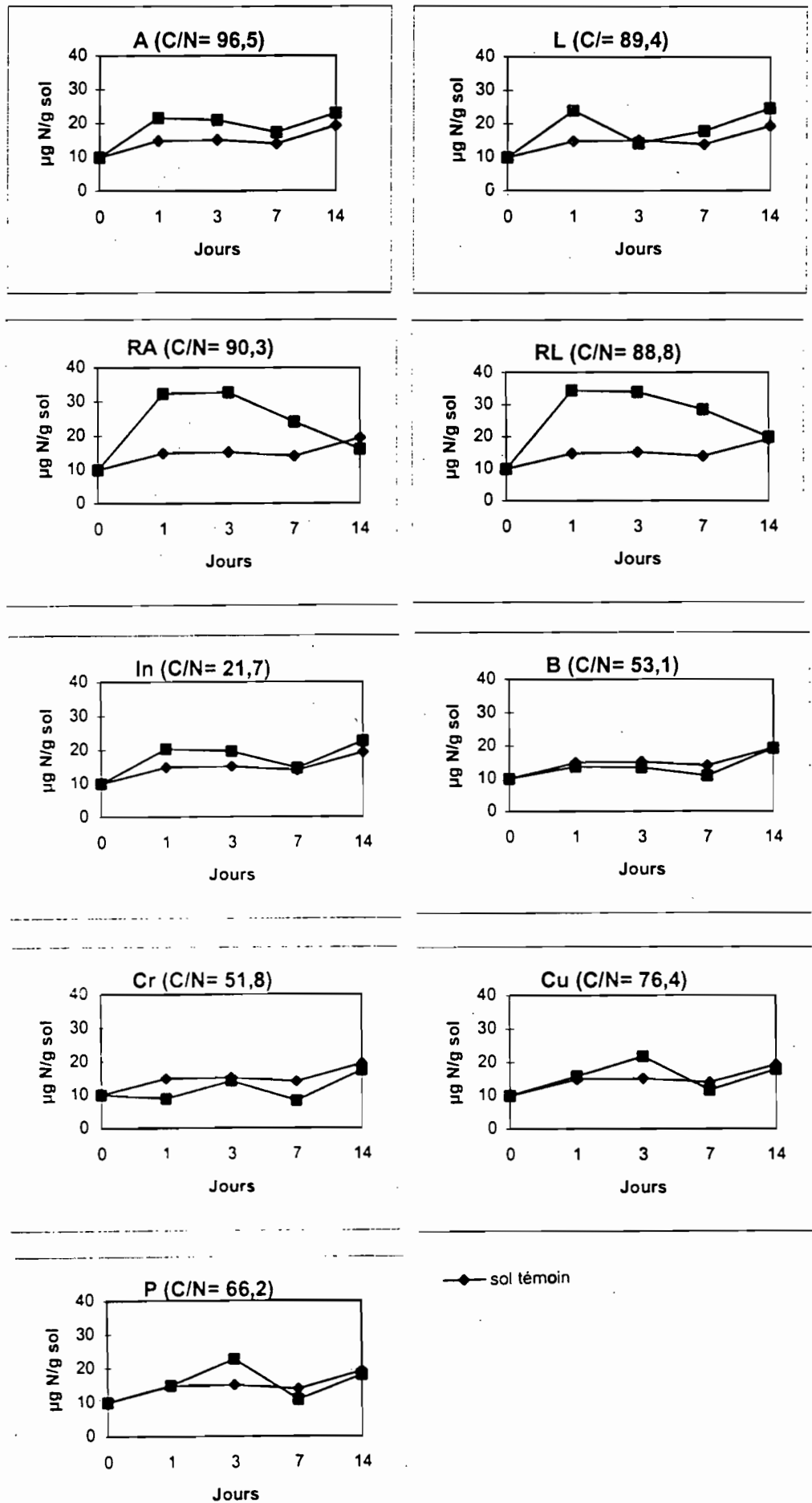


Figure 39: Evolution de la biomasse microbienne azotée ($\mu\text{g N/g sol}$) dans le sol après apport de substrats végétaux divers.

A: *Andropogon*; L: *Loudetia*; RA: racines *Andropogon*; RL: racines *Loudetia*; In: *Indigofera*; B: *Bridelia*; Cr; *Crossopteryx*; Cu: *Cussonia*; P: *Piliostigma*.

On observe que l'apport de racines de graminées entraîne une augmentation considérable de la biomasse microbienne. Elle représente, en vingt-quatre heures, quasiment deux fois la quantité initialement présente dans le sol (17,45 et 19,63 μg biomasse-N/g sol respectivement pour RA et RL, contre 9,91 μg biomasse-N/g sol pour le sol témoin avant incubation). La biomasse microbienne diminue ensuite régulièrement jusqu'à la fin de la période d'incubation. De façon générale, tous les substrats herbacés entraînent une augmentation de la biomasse microbienne. Par contre, en ce qui concerne les ligneux, seuls *Cussonia* et *Piliostigma* entraînent dans les 3 premiers jours d'incubation, une augmentation de la biomasse (Tableau 36).

7.2.3. Discussions

7.2.3.1. Apport de substrats et minéralisation potentielle du carbone

L'apport d'une source de carbone (matériel végétal sous forme de poudre) a entraîné une forte augmentation de l'activité respirométrique du sol et, comme il fallait s'y attendre (Nicolardot, 1988; Mary *et al.*, 1993; Zagal et Persson, 1994), une forte réorganisation de l'azote minéral du sol (Tableau 33). A Lamto, les pertes d'azote par volatilisation d'ammonium sont négligeables (le pH du sol est légèrement acide) et le potentiel de dénitrification très bas (Abbadie and Lensi 1990; Lensi *et al.*, 1992; Le

Roux *et al.*, 1995b). La réduction de l'accumulation brute d'azote minéral peut donc être attribuée entièrement à une immobilisation microbienne.

Les coefficients de minéralisation du carbone (calculés à 7 jours) de différents faciès de la savane de Lamto (forêts diverses, savanes arbustive et herbeuse) ont indiqué que l'origine, ligneuse ou herbacée de la matière organique du sol, ne semble pas avoir à court terme, une influence majeure sur sa biodégradabilité (Chapitre 6). La biodégradabilité intrinsèque,³ évaluée par la minéralisation du carbone de divers substrats herbacés et ligneux pour le même pas de temps (7 jours), va dans le même sens comme le montrent les données du tableau 32. Par exemple, aucune différence significative ($P < 0,05$) n'est observée entre l'aptitude à la minéralisation du carbone des racines de graminées (*Loudetia simplex* et *Andropogon schirensis*), et des feuilles d'arbres (*Bridelia ferruginea* et *Cussonia barteri*). On peut aussi remarquer qu'après deux semaines d'incubation, une telle similitude est encore observée entre la litière de *Andropogon schirensis* et les feuilles de *Piliostigma thonningii*.

La définition d'un meilleur indicateur du taux de décomposition (teneur en azote, rapports C/N, lignine/carbone, etc.) des substrats organiques ne fait pas

³Il faudrait relativiser la notion de biodégradabilité intrinsèque, car la méthode utilisée ici (amendement du sol avec de la poudre végétale) ne tient pas compte par exemple, du rôle qu'auraient joué la méso- et la macrofaune du sol dans le processus de décomposition de ces substrats (Verhoef et Brussaard, 1990; Lepage *et al.*, 1993). De même, la composition chimique des organes végétaux varie selon le stade de développement de la plante (Keith *et al.*, 1986; Xu et Juma, 1993). Les échantillons ont été récoltés en Novembre, au début de la grande saison sèche. Cette période correspond à un état de développement bien avancée pour les organes des herbacées pérennes et des ligneux.

l'unanimité (Thomas et Asakawa, 1993). Classiquement, pour prévoir l'importance de la décomposition d'un substrat organique incorporé au sol, donc pour apprécier sa qualité, on a recours à la valeur du rapport C/N ou lignine/N. On admet qu'un C/N bas (en général inférieur à 25), stimule la biodégradation (Dommergues et Mangenot, 1970; Parr et Papendick, 1978; Janzen et Kucey, 1988). Des travaux récents (Ghani Nugroho et Kuwatssuka, 1990; Levi-Minzi *et al.*, 1990) ont cependant relevé l'absence d'une corrélation entre le taux de décomposition de divers substrats organiques, et leur rapport C/N.

Une telle analyse de corrélation ne donne pas, dans cette étude, des résultats significatifs. Mais le nombre très limité (1) de substrats à C/N faible et le faible écart entre les autres valeurs C/N des substrats étudiés ne nous permet pas d'apprécier de façon rigoureuse la liaison entre le taux de décomposition d'un substrat et son rapport C/N. Nous observons que la légumineuse *Indigofera polysphaera* à C/N bas (21,7) présente un taux de décomposition beaucoup plus élevé que celui des autres substrats, dont le C/N est souvent supérieur à 90. Il est toutefois difficile d'attribuer les variations des taux de décomposition, uniquement liées aux rapports C/N des différents substrats. En effet, des résultats montrant des cinétiques de minéralisation du carbone différentes pour des résidus végétaux présentant le même rapport C/N, sont rapportés dans la littérature (Néel, 1996).

Il a également été montré que les constituants des tissus végétaux (teneurs en lignine, cellulose, fibres) ou leurs rapports (lignine/carbone, lignine/azote) déterminent leur vitesse de décomposition (Melillo *et al.*, 1982; Parton *et al.*, 1987; Levi-Minzi *et al.*, 1990; Fox *et al.*, 1990; Tian *et al.*, 1992; Kachaka *et al.*, 1993). Toutefois, aucune corrélation significative n'a été mise en évidence dans notre étude entre le taux de décomposition des substrats et les différents paramètres cités plus haut (résultats non présentés).

La composition chimique des racines de graminées (*Andropogon schirensis* et *Loudetia simplex*) se rapproche de celle de leurs parties aériennes, du point de vue de leurs teneurs en cellulose (pour *Andropogon*), en lignocellulose, et de leur rapport C/N (Tableau 31). Par contre, ils se distinguent par leur teneur en lignine (les racines sont plus riches), composé normalement difficilement dégradable. On observe cependant que les racines se décomposent plus rapidement et plus fortement que les parties aériennes (Tableau 32). La forte proportion de carbone soluble dans les racines (Singh et Gupta, 1977; Mary *et al.*, 1992) pourrait expliquer leur fort taux de décomposition. Il a en effet été montré (Amato *et al.*, 1984; Reinertsen *et al.*, 1984), que la proportion de carbone soluble présent dans les résidus végétaux joue un rôle déterminant à court terme, sur leur décomposition dans le sol.

7.2.3.2. Effets de l'apport de substrats végétaux sur la variation de la biomasse microbienne

La décomposition de substrats végétaux incorporés au sol fournit une source de carbone et d'énergie, qui entraîne en général une augmentation rapide de la biomasse microbienne (Brookes *et al.*, 1990). Cette augmentation est observable si l'activité d'assimilation du carbone ou de l'azote du substrat par les micro-organismes du sol est supérieure à leur catabolisme, c'est-à-dire à leur activité de dégradation des composés organiques. La variation de la biomasse microbienne du sol est donc fonction, à la fois de l'importance des besoins en nutriments et en énergie des micro-organismes, et de la disponibilité du substrat (coût énergétique et/ou enzymatique de la dépolymérisation des composés). Nous avons donc également déterminé la biomasse microbienne carbonée (selon la méthode décrite au Chapitre 6) afin de mieux prendre en compte ces deux paramètres, catabolisme et assimilation. Les résultats ont été présentés dans le tableau 35.

En terme de variation nette de la biomasse microbienne (sol amendé - sol témoin), seuls les résidus de végétaux herbacés (à l'exception de *Cussonia* et *Piliostigma* aux jours 1 et 3) entraînent une croissance microbienne. A l'évidence, les ligneux ne semblent pas avoir un effet stimulant sur la croissance microbienne. Les résultats de l'activité respirométrique ont montré que les coefficients de minéralisation du carbone des résidus ligneux sont relativement élevés: 2 à 11% contre 0,6 à 2% pour

la matière organique native du sol (Tableau 32). Dans le cas d'un apport de résidus végétaux ligneux, le catabolisme est donc supérieur à l'assimilation (anabolisme).

La croissance microbienne représente dans les trois premiers jours d'incubation 0,8 à 2,9% du carbone apporté. Cette proportion baisse ensuite et ne varie plus que de 0,5 à 2,1% au jour 14. A titre de comparaison, des travaux récents ont montré que 3,1% du carbone de la paille de blé marqué (^{13}C) apporté *in situ* (Aita, 1996) ont été retrouvés dans la biomasse microbienne au bout de 17 jours. Wu *et al.* (1993a) rapportent que 19% du carbone de la paille de seigle (apportée *in vitro*) sont retrouvés dans la biomasse microbienne au bout de 20 jours.

La diminution de la proportion de carbone stocké dans la biomasse microbienne indique clairement qu'une partie du carbone assimilé a été minéralisée. La biomasse microbienne a donc d'abord fonctionné comme un puits, puis, comme une source de carbone. La fonction de puits semble moins importante pour le carbone issu des résidus végétaux ligneux, comme le montrent les variations négatives de la biomasse microbienne (Tableau 37).

Tableau 37: Variation nette de la biomasse microbienne (μg biomasse-C/g sol) consécutive à l'apport de divers substrats végétaux*.

Jours	A	L	RA	RL	In	B	Cr	Cu	P
1	45,76	62,24	118,23	133,01	37,23	-7,67	-40,64	7,11	0,85
3	39,15	-6,22	119,32	126,74	30,30	-11,93	-7,08	44,57	51,41
7	22,32	26,04	68,39	98,15	4,01	-21,18	-39,20	-15,74	-21,46
14	24,82	36,0	58,91	4,36	22,64	-0,55	-12,82	-9,55	-7,64

*: résultats de l'équation: $BM-C_i = BM-C_{si} - BM-C_s$ (voir page pour détails)

A: litière de *Andropogon schirensis*; L: litière de *Loudetia simplex*; RA: racines de *Andropogon schirensis*; RL: racines de *Loudetia simplex*; B: feuilles de *Bridelia ferruginea*; Cr: feuilles de *Crossopteryx febrifuga*; Cu: feuilles de *Cussonia barteri*; In: feuilles de *Indigofera polysphaera*; P: feuilles de *Piliostigma thonningii*.

On observe qu'à très court terme (vingt-quatre heures) la biomasse microbienne azotée est beaucoup plus élevée dans les sols amendés avec des résidus herbacés que dans ceux amendés avec des résidus ligneux. Elle est en effet trois fois plus élevée dans le cas d'un apport de racines de graminées (RA et RL), deux fois dans celui de leur litière et de la litière de *Indigofera* (A, L et In), et de 1,4 à 1,6 pour les ligneux. Dans le sol témoin, la biomasse microbienne au jour 1 est seulement 1,5 fois plus élevée que celle initialement présente dans le sol.

Dans le cas des herbacées, l'augmentation de la biomasse microbienne azotée en vingt-quatre heures (10,57 à 24,45 μg biomasse-N/g sol) est supérieure à la quantité d'azote minéral initialement présent dans le sol (7,8 μg N/g sol). Cet azote ayant été très

vite immobilisé (Figure 38), les micro-organismes ont donc eu accès à une autre source d'azote: l'azote organique du sol et/ou celui des substrats apportés (Clarholm, 1985; Drury *et al.*, 1991; Ocio *et al.*, 1991a; Aoyama et Nozawa, 1993). Les micro-organismes du sol sont en effet capables d'assimiler l'azote à la fois sous forme minérale et organique (Jansson, 1958), en particulier les composé azotés de faible poids moléculaire (acides aminés, peptides).

Ce "pool" d'azote organique facilement assimilable par les micro-organismes du sol peut représenter une proportion significative de l'azote stocké dans la biomasse microbienne (Mary *et al.*, 1993). Il est de plus en plus pris en compte dans les modèles sur la dynamique du carbone et de l'azote dans les sols (McGill *et al.*, 1975; Drury *et al.*, 1991). La proportion d'azote organique facilement assimilable par les micro-organismes du sol serait dans notre étude, plus importante dans les racines de graminées. On observe, en effet (Figure 39), une augmentation plus forte et rapide (la valeur maximale est atteinte en vingt-quatre heures) de la biomasse azotée après un apport de racines. Les autres substrats (feuilles d'herbacées et de ligneux) entraînent une augmentation plus lente et progressive (l'augmentation est plus rapide pour la litière de feuilles de graminée).

Des travaux récents (Ocio *et al.*, 1991b) ont montré que 30% de l'azote organique de résidus végétaux sont ainsi assimilés en cinq jours par les micro-organismes du sol. Ce taux varierait, ici, de 2 à 39% avec des valeurs plus fortes pour

les graminées (35 et 39% pour les racines de *Andropogon* et de *Loudetia*; 13 et 18% respectivement pour la litière de leurs feuilles. Mais ces résultats sont bien sûr probablement surestimés, du fait de la possible assimilation directe de l'azote organique "natif" du sol. Seule l'utilisation de substrats marqués (azote isotopique ^{15}N , par exemple) permettrait d'apprécier de façon rigoureuse, l'origine et la proportion de l'azote assimilé. C'est ainsi que des études par marquage (^{14}C et ^{15}N) au laboratoire (Ingrid Thomsen, 1993), et *in situ* (Aita, 1996) de résidus végétaux, ont montré que 15 à 21% de l'azote organique apporté ont été directement assimilés par les micro-organismes du sol pour des périodes de temps variant de 2 à 7 semaines.

On observe que les espèces ligneuses *Cussonia* et *Piliostigma*, et les graminées, ont en commun des rapports C/N élevés (> 66), et une augmentation nette de la biomasse microbienne (Tableaux 31, 36 et 37). On pourrait alors penser qu'il existe à court terme, à l'échelle de quelques jours à quelques semaines, un seuil critique du rapport C/N au-dessus duquel on observerait une augmentation sensible de la biomasse microbienne du sol (Aoyama et Nozawa, 1993). Mais cette hypothèse est contredite par le fait que les variations de la biomasse microbienne, après un apport de *Indigofera* à C/N faible (21,69) et de *Andropogon* à C/N élevé (96), sont quasiment similaires.

7.2.3.2. Effet de l'apport de substrats végétaux sur l'accumulation d'azote minéral dans le sol

La décomposition de résidus végétaux riches en carbone entraîne en général une réorganisation de l'azote minéral du sol (Watkins et Barraclough, 1996). En effet, la quantité d'azote minéral accumulé dans les sols amendés est inférieure à celle accumulée dans le sol témoin, indiquant une forte immobilisation de l'azote. La quantité d'azote immobilisé est quasiment identique pour tous les substrats. Toutefois, les racines de graminées entraînent une immobilisation de l'azote plus faible dans la deuxième semaine d'incubation.

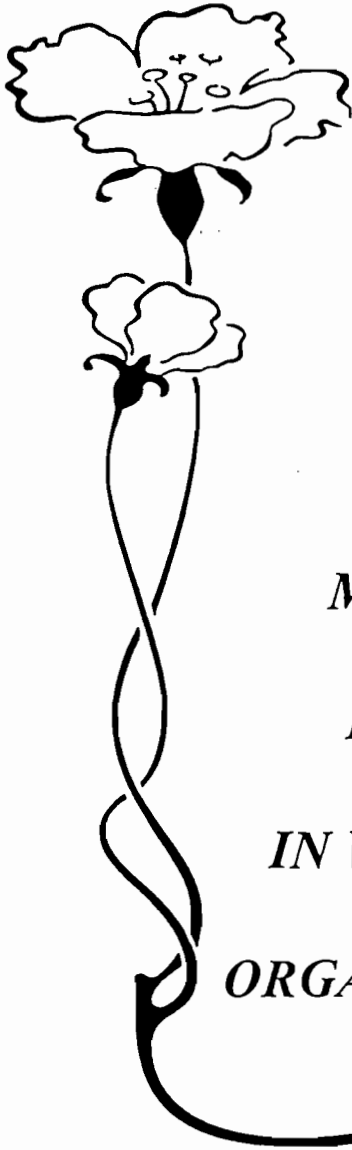
De façon générale, on observe une augmentation de l'accumulation d'azote minéral dans les sols où ont été apportées des racines de graminées. Par contre, pour les autres substrats, on observe une augmentation progressive de l'immobilisation: les besoins azotés des micro-organismes s'accroissent donc au fur et à mesure de la décomposition de ces résidus. Il a été montré que cette réorganisation coïncide en général avec une augmentation de la biomasse microbienne (Ocio *et al.*, 1991a; Wu *et al.*, 1993b). Cette tendance est globalement observée ici, mais elle n'est significative ($P < 0,05$) que dans le cas des racines de *Loudetia*.

7.2.3. Conclusion

Les résultats de l'activité biologique de sols prélevés sous différentes couvertures végétales (Chapitre 6) ont indiqué que la biodégradabilité de la matière organique (à court terme) ne dépend pas de son origine ligneuse ou herbacée. Cette hypothèse semble confirmée par l'étude de la décomposition dans le sol (évaluée *in vitro* au travers de la minéralisation du carbone) de substrats végétaux divers (racines, feuilles) d'origines ligneuse et herbacée. Il apparaît toutefois que pour une même origine végétale donnée (herbacée en l'occurrence), la décomposition du substrat est différente selon qu'il s'agisse de racines ou de feuilles.

L'apport de racines de graminées a entraîné une augmentation progressive de l'accumulation d'azote minéral dans le sol. Par contre, une réorganisation de l'azote minéral est observée pour les autres substrats d'origine épigée (litière de feuilles d'herbacées et feuilles de ligneux). Les racines de graminées sont donc à court terme "producteurs" d'azote minéral. Cette observation prend toute son importance quand on se souvient que le passage annuel des feux détruit la quasi-totalité de la biomasse épigée dans les savanes de Lamto. Une grande partie des composés organiques qui auraient entraîné une forte réorganisation de l'azote du sol est retirée "du circuit". Ainsi, les plantes et les micro-organismes qui décomposent la litière se trouveraient très peu en compétition pour l'azote.

Seule l'addition de résidus végétaux d'origine herbacée a entraîné une croissance microbienne tout au long de la période d'incubation. Les fonctions de puits ou de source pour le carbone ou l'azote exercées par la biomasse microbienne ont été vérifiées ici sur un pas de temps court (14 jours). La voie de l'assimilation directe de l'azote organique par les micro-organismes du sol a été mise en évidence ici. Elle semble importante en particulier pour les racines de graminée. Des travaux récents (Aita, 1996; Néel, 1996) ont montré que la non prise en compte de ce mécanisme dans les modèles de simulation pouvait entraîner une surestimation des flux bruts d'azote, confirmant l'importance de cette assimilation directe dans la dynamique de la matière organique du sol.



CHAPITRE VIII



*REPONSES DES
MICRO-ORGANISMES
DU SOL A L'APPORT
IN VITRO DE MOLECULES
ORGANIQUES ET MINERALES*

VIII. Réponse des micro-organismes du sol à l'apport *in vitro* de molécules organiques et minérales

Les liens entre la qualité de la matière organique du sol et l'activité microbienne potentielle qui en découle, ont été étudiés afin de rechercher des indicateurs de la qualité de la matière organique qui contrôlent le niveau des activités microbiennes. Dans le chapitre précédent nous avons suivi la biodégradation à court terme de résidus végétaux divers, afin d'étudier la réaction des micro-organismes du sol à l'apport de matière organique fraîche. Dans ce chapitre nous présentons les résultats d'une expérience similaire portant sur la dégradation de molécules minérales et organiques chimiquement pures, contenant des éléments potentiellement limitants de l'activité microbienne (carbone et/ou azote).

8.1. Matériel et méthodes

Huit substrats organiques et minéraux chimiquement purs ont été apportés au sol (SA 0-10 cm) afin d'étudier leurs effets sur les activités microbiennes: Cellulose, Gélatine, Glucose, Leucine, Lignine, Tanin, Urée, et Ammonium nitrate. Compte tenu du nombre de substrats à étudier, l'expérience a été conduite en deux étapes: la première expérience a concerné l'ammonium nitrate, le glucose, la leucine et l'urée. Dans la deuxième, ont été étudiés la cellulose, la gélatine, la lignine et le tanin.

Les quantités à ajouter au sol ont été calculées de façon à ce que les apports de carbone (cellulose, gélatine, glucose, leucine, lignine, tanin et urée) et d'azote (ammonium nitrate) soient respectivement de 500 et 50 $\mu\text{g/g}$ sol. Pour les substrats contenant à la fois du carbone et de l'azote, c'est le carbone qui a été privilégié; ainsi la gélatine, la leucine et l'urée ont apporté respectivement 79, 97 et 1081 $\mu\text{g N/g}$ sol. Les conditions d'incubation et de mesure des potentiels de minéralisation du carbone et de l'azote (3 répétitions par substrat) sont identiques à celles définies au chapitre 6.

8.2. Dégradation des substrats et minéralisation potentielle du carbone

Les variations de l'activité respirométrique après un apport de molécules chimiques diverses sont données dans les tableaux 38 et 39. L'apport de molécules carbonées a entraîné une augmentation de l'activité respirométrique plus ou moins forte selon les substrats. La quantité totale de carbone minéralisée au bout de deux semaines ($\mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol}$), est deux fois plus forte dans les sols amendés avec le glucose et la leucine, et de 1 à 1,5 fois dans les autres sols ayant reçu des substrats carbonés. Par contre, l'apport d'azote sous forme minérale (ammonium nitrate) ne produit aucune activité respirométrique supplémentaire; une légère baisse de l'activité respirométrique des micro-organismes du sol (17%) est même observée (Tableau 38).

Expérience 1.**Tableau 38:** Evolution du dégagement de CO₂ (µg C-CO₂/20g sol) dans le sol témoin, et dans les sols amendés avec différents substrats. L'écart-type est donné entre parenthèses (n= 3).

Jours	1	3	7	14
Sol témoin	834,42 ^a (9,20)	1683,40 ^a (55,91)	2290,51 ^a (44,86)	3795,05 ^a (31,78)
Ammonium nitrate	823,03 ^a (61,18)	1443,70 ^a (54,15)	2092,67 ^a (39,47)	3128,64 ^a (37,68)
Glucose-C	2963,96 (70,32)	6070,12 (134,20)	7638,32 ^b (338,92)	8673,85 ^b (210,58)
Leucine-C	1206,73 (32,55)	5539,51 (210,05)	7741,97 ^b (257,60)	8056,03 ^b (909,12)
Urée-C	2186,08 (74,42)	2792,16 (24,05)	4491,96 (235,58)	5684,56 (260,94)

Les valeurs portant une même lettre (par colonne) ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% (Test S de Scheffe).

Expérience 2.**Tableau 39:** Evolution du dégagement de CO₂ (µg C-CO₂/20g sol) dans le sol témoin, et dans les sols amendés avec différents substrats. L'écart-type est donné entre parenthèses (n= 3).

Jours	1	3	7	14
Sol témoin	967,26 ^a (35,60)	1886,79 ^a (60,60)	2868,73 (67,05)	4045,33 (139,14)
Cellulose	1078,78 ^b (15,97)	2063,79 ^{a,b} (139,72)	3805,04 ^a (84,93)	5644,95 ^b (222,35)
Gélatine	1444,25 (34,08)	2751,32 (90,23)	3708,67 ^a (54,84)	5206,13 ^{a,b} (40,25)
Lignine	1319,15 (16,41)	2552,05 (29,86)	3714,66 ^a (59,15)	5035,58 ^a (22,83)
Tanin	1021,31 ^{a,b} (41,07)	2173,74 ^b (49,80)	3471,76 (22,29)	4569,08 (210,56)

Les valeurs portant une même lettre (par colonne) ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% (Test S de Scheffe).

Le potentiel de minéralisation du carbone apporté par chaque substrat a été estimé selon l'équation (2) définie plus haut (page); les résultats (exprimés en pourcent de la quantité de carbone apporté) sont représentés dans les figures 40 et 41. L'analyse de variance indique un effet substrat très significatif ($P < 0,01$) sur l'intensité de la minéralisation potentielle du carbone. La proportion de carbone minéralisée varie en fonction du substrat; le maximum est atteint au septième jour pour la leucine (54%), le glucose (53%), l'urée (22%) et le tanin (6%), et au quatorzième jour, pour la cellulose (15%), la gélatine (12%), et la lignine (10%) (Annexes 10A et 10B).

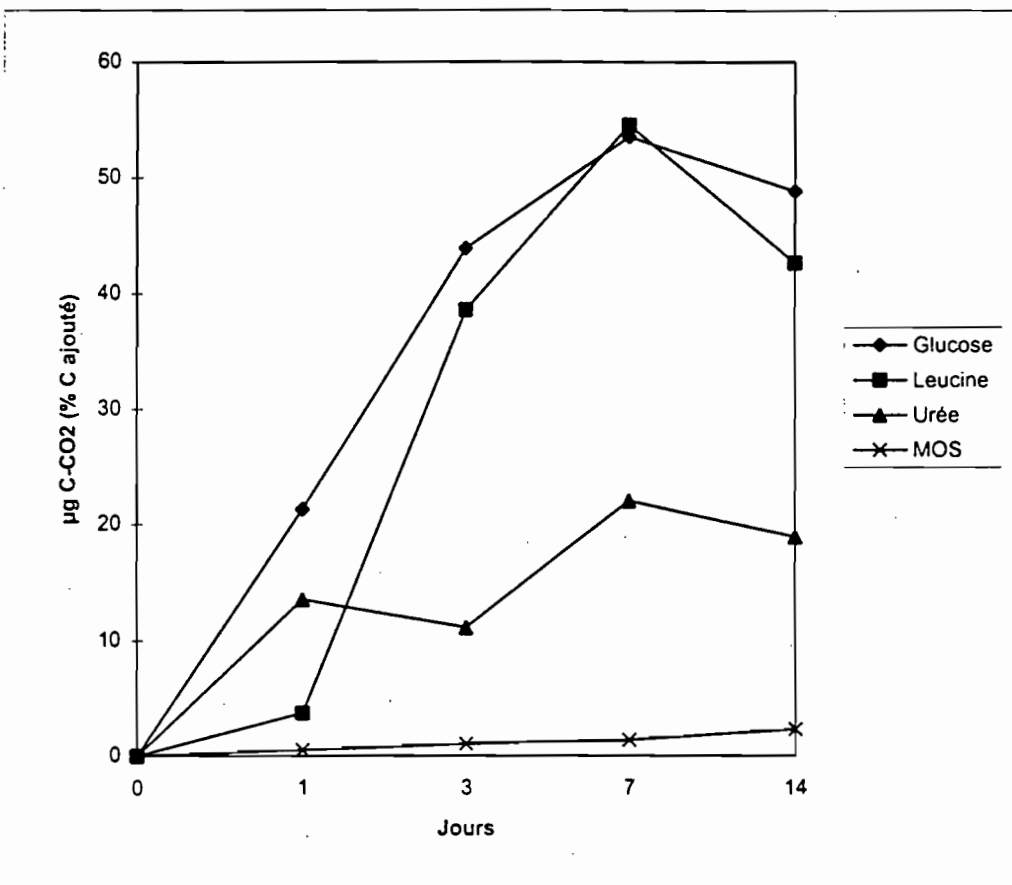


Figure 40: Cinétique de la minéralisation du carbone de divers substrats chimiques carbonés (% carbone ajouté). MOS: matière organique du sol.

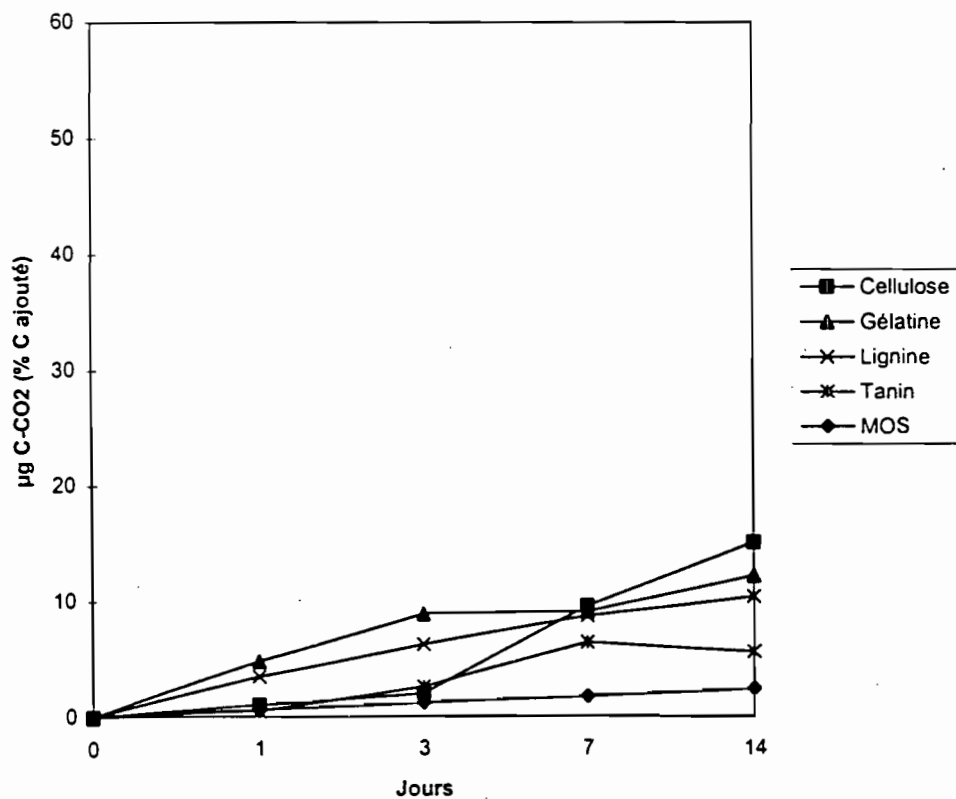


Figure 41: Cinétique de la minéralisation du carbone de divers substrats chimiques carbonés (% carbone ajouté). MOS: matière organique du sol.

8.3. Dégradation des substrats et minéralisation potentielle de l'azote

La variation de l'accumulation de l'azote minéral total dans les différents sols amendés est présentée dans les tableaux 40 et 41. On observe que la quantité d'azote total minéral accumulé dans les sols auxquels l'urée, la leucine l'ammonium nitrate et la gélatine ont été apportés, est toujours supérieure à celle du témoin. Par contre, les apports de glucose, de cellulose, de lignine et de tanin n'ont entraîné qu'une faible accumulation d'azote minéral (inférieure à celle du témoin). La baisse de l'activité minéralisatrice de l'azote est très forte dans le cas du glucose (sur toute la période d'incubation; Tableau 40), de la cellulose et de la lignine (dernière semaine d'incubation; Tableau 41).

Expérience 1.

Tableau 40: Evolution de l'accumulation de l'azote minéral total ($\mu\text{g N}/20\text{g sol}$) dans le sol témoin, et dans les sols amendés avec différents substrats. L'écart-type est donné entre parenthèses ($n=3$).

Jours	0	1	3	7	14
Sol témoin	2,92 (0,30)	157,2 (4,8)	198,6 (16,3)	131,2 (2,4)	111,6 (6,3)
Ammonium nitrate	1002,92	411,8 (15,7)	1222,2 (38,7)	1261,8 (264,0)	1453,6 (506,0)
Glucose	2,92 (0,30)	29,6 (0,9)	48,0 (1,6)	45,0 (0,6)	44,0 (1,2)
Leucine	2,92 (0,30)	746,8 (12,4)	1262,2 (413,0)	1320,2 (238,3)	1331,4 (91,8)
Urée	2,92 (0,30)	10320,8 (1544,6)	22419,8 (4716,4)	23275,6 (4278,2)	21724,6 (3528,3)

Expérience 2**Tableau 41:** Evolution de l'accumulation de l'azote minéral total ($\mu\text{g N}/20\text{g sol}$) dans le sol témoin, et dans les sols amendés avec différents substrats. L'écart-type est donné entre parenthèses ($n=3$).

Jours	0	1	3	7	14
Sol témoin	2,92 (0,30)	223,2 (27,2)	240,4 (11,3)	184,4 (7,3)	172,4 (15,9)
Cellulose	2,92 (0,30)	218,4 (18,4)	174,4 (26,2)	n.d.	46,2 (1,)
Gélatine	2,92 (0,30)	468,4 (30,5)	610,6 (15,2)	620,6 (10,8)	676,6 (68,7)
Lignine	2,92 (0,30)	166,8 (3,9)	147,2 (22,2)	95,6 (6,1)	80,4 (7,3)
Tanin	2,92 (0,30)	189,6 (18,3)	161,0 (9,3)	119,2 (9,7)	106,0 (6,1)

n.d.: non déterminé

L'accumulation nette de l'azote minéral due à l'apport d'un substrat a été estimée selon l'équation (3) définie plus haut (page); elle est ensuite exprimée en pourcent de la quantité d'azote apportée. Il faut rappeler que les résultats peuvent être surestimés car ils ne tiennent pas compte d'un éventuel *priming effect*. Les résultats (expérience 1) sont représentés dans la figure 42.

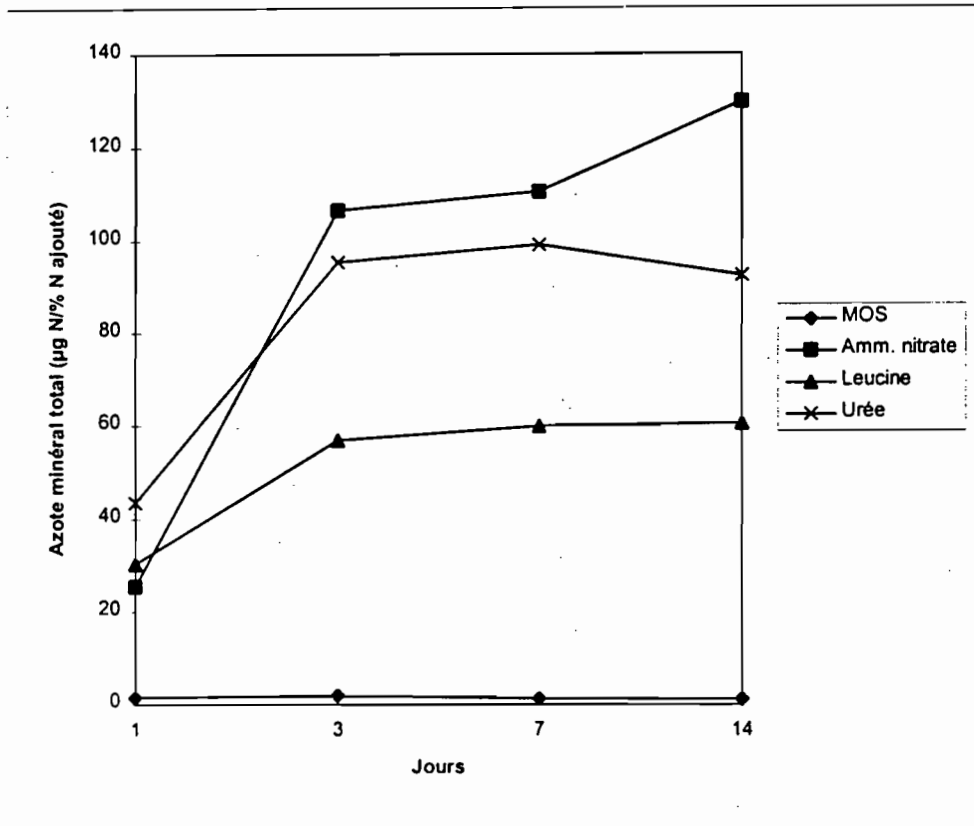


Figure 42: Evolution des quantités d'azote présent dans le sol sous forme minérale ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) après apport de divers substrats azotés (% de l'azote ajouté).

Amm. Nitrate: ammonium nitrate; MOS: matière organique du sol.

L'azote apporté par l'urée est très rapidement minéralisé: 43% en vingt-quatre heures, et 99% en sept jours. La quantité d'azote minéralisé à partir de la leucine est également importante en vingt-quatre heures (30%); elle augmente ensuite puis se stabilise au tour de 60% au jour 7 (Annexe 11). Les quantités d'azote minéralisé à partir de la gélatine (seul substrat azoté de l'expérience 2) sont moins importantes que celles des autres substrats organiques azotés: 15, 23, 28 et 32% respectivement aux jours 1, 3, 7 et 14.

L'azote minéral apporté sous forme d'ammonium nitrate est très rapidement (et fortement) immobilisé; seulement 25% de la quantité apportée est encore présente dans le sol au bout de vingt-quatre heures (Annexe 11). Mais dès le troisième jour, la quantité d'azote minéral présent dans le sol dépasse les 100% de l'azote apporté.

8.4. Discussion

8.4.1. Efficacité de l'utilisation des substrats carbonés par les micro-organismes du sol

Les besoins énergétiques sont les besoins les plus importants des micro-organismes hétérotrophes (Swift, *et al.*, 1979). Toutefois, les micro-organismes du sol ne réagissent pas de la même manière vis à vis des différentes sources de carbone. Les

"taux de décomposition" des différents substrats carbonés varient en effet plus ou moins fortement selon la nature du substrat (Annexes 10A et 10B).

La cellulose, la gélatine, la lignine, le tanin et l'urée sont faiblement dégradés (6 à 19% du carbone est minéralisé en quatorze jours), comparativement au glucose et à la leucine (respectivement 49 et 43%). Deux facteurs qui sont en fait liés, peuvent expliquer les faibles taux de décomposition (à court terme) observés: la structure des molécules et la composition de la population microbienne (Swift *et al.*, 1979). Par exemple, la cellulose est d'abord transformée (rupture des liaisons glucosidiques qui unit l'ensemble des polysides constituant la cellulose) sous forme de sucres: glucose, cellobiose et oligosaccharides (White, 1982). Ceux-ci sont ensuite utilisés par les micro-organismes comme substrats énergétiques et/ou pour la synthèse des constituants des cellulaires. L'expression de la décomposition de la cellulose sous forme de CO₂ dégagé peut donc, être peu visible à court terme.

Les organismes cellulotiques se rencontrent dans de nombreux groupes de micro-organismes (bactéries, champignons, protozoaires), mais l'aptitude à dégrader la cellulose est limitée à un petit nombre d'espèces, voire à certaines souches seulement (Dommergues et Mangenot, 1970). De même, très peu de micro-organismes (essentiellement des champignons) sont capables de dégrader la lignine et le tanin (Dommergues et Mangenot, 1970; Swift *et al.*, 1979).

Mais si la cellulose, la gélatine, la lignine, le tanin et l'urée sont nettement plus faiblement dégradés que le glucose et la leucine, le carbone minéralisé à partir de ces substrats (jour 14) est nettement supérieur à celui de la matière organique du sol (Annenes 10A et 10B). Les taux de décomposition de la cellulose et de la lignine (respectivement 15 et 10% en deux semaines, soit quatre à six fois celui de la matière organique du sol) sont particulièrement surprenant compte tenu du nombre limité de micro-organismes capables de dégrader ces produits. Nous n'avons pas trouvé dans la littérature des résultats portant sur l'activité à court terme, de minéralisation du carbone de ces substrats. Mais il est rapporté qu'en cultures pures, les bactéries peuvent dégrader 50 à 60% de la cellulose en deux à trois semaines, et les champignons, 3 à 66% de la lignine en six mois (Dommergues et Mangenot, 1970). On sait que les différents groupes fonctionnels de la flore microbienne sont représentés dans les sols de Lamto (Pochon et Bacvarov, 1973); mais le poids relatif des champignons vis-à-vis des activités minéralisatrices reste à étudier.

Le glucose est plus rapidement biodégradé que les autres substrats (21% en vingt-quatre heures et 44% en soixante-douze heures). Ces résultats sont similaires à ceux obtenus en vingt-quatre heures par Ladd et coauteurs (1992) sur sols argileux d'Australie (19 et 22%), et en soixante-douze heures (42%) par Bremer et Kuikman (1994) sur sol sableux (Hollande). Des taux de décomposition plus élevés (36 à 37% en vingt-quatre heures), sont rapportés (Oades et Wagner, 1971; Voroney et Paul, 1984; Mary *et al.*, 1993). La décomposition du glucose et de la leucine augmente rapidement,

et atteint son maximum en une semaine: respectivement 53 et 54%. Ces valeurs correspondent à celles généralement données (40-60%), comme taux maximum de décomposition d'un substrat (Paynes, 1970; Coody *et al.*, 1986), et communément utilisé (50-60%) dans les modèles de simulation du cycle du carbone (Paul et Van Veen, 1978; Parton *et al.*, 1987).

Il a été montré (Darici, 1978; Schaefer, 1974) que l'activité biologique dans les sols de Lamto est limitée par le manque de carbone assimilable. Il était donc attendu des taux de décomposition (en particulier pour le glucose, source d'énergie facilement utilisable par les micro-organismes du sol) plus élevés. Une partie du carbone apporté (qu'il serait intéressant de quantifier en utilisant des substrats marqués) a probablement été utilisée pour la croissance et donc stockée dans la biomasse microbienne (Bremer et Van Kessel, 1990; Gregorich *et al.*, 1991; Wu *et al.*, 1993a).

L'apport d'azote minéral (NH_4NO_3) n'a entraîné aucune activité respirométrique supplémentaire (Tableau 38), semblant indiquer que l'azote n'est pas un facteur limitant de l'activité microbienne. Des travaux antérieurs (Abbadie, 1990) portant sur l'horizon 10-20 cm de la savane arbustive ont donné des résultats similaires. Des observations similaires sont rapportées dans la littérature (Fog, 1988). Dans une étude récente Clay et Clapp (1990) ont observé une réduction de la minéralisation du carbone (60 jours d'incubation) suite à un apport d'ammonium pur (NH_4^+ à raison de 103 $\mu\text{g/g}$ sol, soit le

double de la quantité d'ammonium nitrate apporté dans cette étude). Ils ont par contre observé à plus long terme (120 jours), une nette augmentation du taux de minéralisation du carbone.

L'azote minéral aurait-il un effet dépréciateur sur l'activité respirométrique à court terme ? Différents auteurs cités par Clay et Clapp (1990) attribuent l'effet négatif de l'ammonium sur l'activité microbienne à sa toxicité ou à son pouvoir inhibiteur sur la production de certaines enzymes. Mais d'après les travaux de Abbadie (1990), ce sont plutôt les nitrates qui auraient un effet dépréciateur sur l'activité respirométrique. On y observe en effet que l'utilisation de l'ammonium nitrate entraîne une baisse du dégagement de CO₂ de 29%, contre 16% pour l'ammonium seul. Des travaux complémentaires sur l'activité biologique de sols prélevés dans les zones nitrifiantes (Leroux *et al.*, 1995b) et non nitrifiantes, et une étude plus serrée de la réaction des micro-organismes du sol à l'apport d'ammonium et de nitrates, sont nécessaires pour mieux apprécier l'effet de l'azote minéral sur l'activité respirométrique.

8.4.2. Effet de l'apport de substrats sur le processus de minéralisation-immobilisation de l'azote

Les équilibres entre les processus de minéralisation et d'immobilisation de l'azote du sol dépendent de la disponibilité de la source de carbone (Waksman, 1924). Par exemple, en présence d'une source d'énergie facilement disponible comme le

glucose, il y a une "faim" d'azote qui entraîne une immobilisation plus ou moins rapide de l'azote minéral du sol. On observe que la quantité d'azote immobilisé ((sol+substrat) - sol témoin) vingt-quatre heures après l'apport du glucose, représente 81% de l'azote minéral accumulé dans le sol témoin (Tableau 40). Pour les autres substrats carbonés (Tableau 41) l'immobilisation est plus faible: cellulose (2%), lignine (25%), tanin (15%). L'importante immobilisation de l'azote dans le cas du glucose correspond à une forte activité respirométrique (Figure 40).

On observe cependant très rapidement (soixante-douze heures) que la phase d'immobilisation de l'azote due à la décomposition du glucose est suivie d'une (re)minéralisation de l'azote. En effet, la proportion d'azote réorganisé décroît régulièrement (76, 66 et 60% respectivement aux jours 3, 7 et 14), alors qu'elle augmente pour les autres substrats. Il y a donc eu dans le cas du glucose, un *priming effect* ou une reminéralisation de 5 à 21% de l'azote immobilisé au cours des premières heures d'incubation. Le processus d'immobilisation-reminéralisation de l'azote après un apport de glucose a déjà été observé par de nombreux auteurs (Azam *et al.*, 1988; Bjarnason, 1987; Nicolardot, 1988; Mary *et al.*, 1993; Zagal et Persson, 1994), mais après une période d'immobilisation plus longue (7 à 21 jours).

L'azote organique apporté sous forme de leucine et d'urée est très rapidement minéralisé: respectivement 30 et 43% en vingt-quatre heures, avec un maximum de 60 et 99% en sept jours. La minéralisation de l'azote est plus faible dans le cas de la

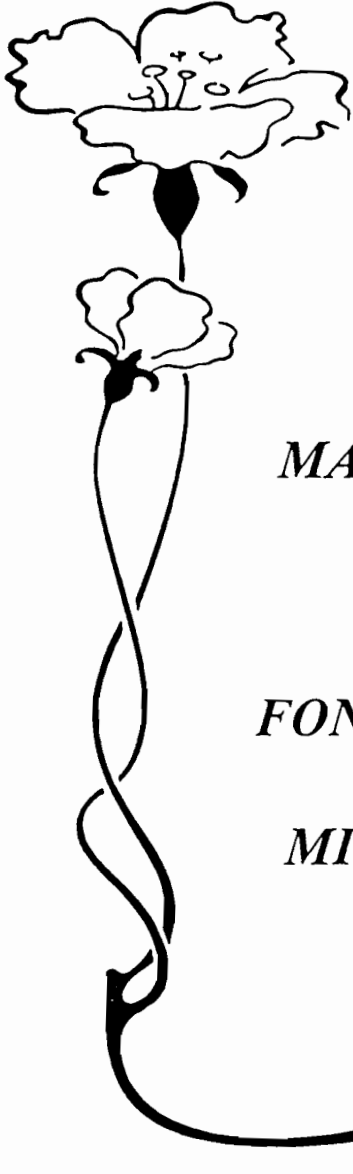
gélatine: 15% en vingt-quatre heures et 32% en deux semaines. Par contre l'azote minéral apporté (ammonium nitrate) est fortement immobilisé; seulement 25% de la quantité apportée sont présents sous forme minérale au bout de vingt-quatre heures (Annexe 11). Les argiles dans les sols de Lamto sont essentiellement sous forme de kaolinite, à faible capacité d'échange cationique; le potentiel de dénitrification étant négligeable dans les sols de Lamto (Abbadie et Lensi, 1990; Le Roux *et al.*, 1995b) on peut donc supposer que l'essentiel de l'azote a été immobilisé.

En général, les processus d'immobilisation sont liés à une forte production de CO₂, comme nous l'avons observé avec le glucose. L'immobilisation de l'ammonium nitrate pourrait alors paraître contradictoire avec l'absence constatée d'activité respirométrique. Mais cette immobilisation peut correspondre aux besoins d'entretien et de croissance des micro-organismes du sol. On observe que l'azote immobilisé au bout de vingt-quatre heures (75%) est très rapidement reminéralisé: en effet, dès le troisième jour tout l'azote minéral apporté sous forme d'ammonium nitrate est retrouvé dans le sol. On observe même une production supplémentaire d'azote minéral (6%) résultant probablement d'un *priming effect* (Annexe 11), comme l'ont signalé de nombreux auteurs (Westerman et Kurtz, 1973; Hauck et Bremner, 1976; Azam, *et al.*, 1991; Rao *et al.*, 1991).

8.5. Conclusion

Les résultats obtenus ici doivent être confirmés par l'utilisation de substrats marqués afin de mieux préciser le devenir du carbone et de l'azote, apportés au sol. Mais on peut déjà observer que l'apport d'azote minéral n'occasionne aucune activité respiratoire des micro-organismes du sol. Par contre, il entraîne rapidement (vingt-quatre heures) une très forte immobilisation microbienne (75%). Ce résultat pourrait indiquer (i) que l'azote minéral sous une forme (ammonium ou nitrate) qu'il reste à préciser, a un effet dépréciateur sur l'activité des micro-organismes du sol, ou (ii) que l'azote n'est pas un facteur limitant de l'activité microbienne.

Dans les sols où le fonctionnement des micro-organismes est limité par le manque de substrats assimilables, l'apport simultané de carbone et d'azote doit induire une "faim d'azote" d'autant plus forte que le substrat apporté est riche en carbone (Abbadie, 1990). C'est ce que l'on observe avec l'urée ($C/N= 0,4$) qui permet une minéralisation nette d'azote plus importante que la leucine ($C/N= 5,1$) et la gélatine ($C/N= 5,1$). Cette dernière entraîne toutefois une minéralisation nette d'azote plus élevée que dans le cas d'un apport de leucine. L'utilisation de substrats marqués, à C/N variés, pourrait permettre d'identifier le seuil critique autour duquel "système" bascule vers la minéralisation ou vers l'immobilisation.



CHAPITRE IX



MATIERE ORGANIQUE
DU SOL ET
FONCTIONNEMENT DES
MICRO-ORGANISMES:
SYNTHESE

IX. MATIERE ORGANIQUE DU SOL ET FONCTIONNEMENT DES MICRO-ORGANISMES: SYNTHESE

9.1. Introduction

Le compartiment "matière organique du sol" est souvent considéré comme un stock de composés variés. Cette vision est légitime compte tenu de sa faible vitesse d'évolution quantitative et qualitative. Pourtant, le considérer comme un flux d'objets organiques qui changent de taille et d'état est probablement plus proche de la réalité biochimique. A chaque pas de temps considéré, il rentre en effet de la matière fraîchement morte dans le sol sous forme de racines ou de débris de feuilles. Cette matière fait immédiatement l'objet de remaniements par la faune du sol et d'attaques microbiennes. Elle perd peu à peu sa forme initiale et change de composition chimique, s'enrichissant relativement en molécules résistantes à la biodégradation et en sous-produits de l'activité des microorganismes.

En d'autres termes, chaque objet "matière organique", d'abord particulière puis amorphe, suit un véritable trajet biochimique. A chaque étape, cet objet entretient des microflores différentes, subit une activité de décomposition à des rythmes différents et

contribue, à des niveaux quantitativement différents à la production de nutriments utilisables par les plantes et les autres organismes vivants du sol. Un sol contient à tout instant un mélange de ces objets organiques à tous les stades de leur évolution biochimique. Ces stades sont *a priori* en proportions constantes si l'écosystème est à l'équilibre, mais en proportions variables si l'écosystème est en cours d'installation ou, au contraire, en phase de régression. Ces proportions sont un facteur clé de la fertilité du sol ou, en tous cas, de sa richesse potentielle en nutriments.

9.2. Statut de la matière organique du sol

Statut de la matière organique *sensu stricto*

Les différences de toute nature, que l'on peut observer entre les divers stades d'évolution de la matière organique des sols entre écosystèmes à l'équilibre, peuvent s'expliquer par des différences d'environnement d'une part et, par des différences de quantité et de qualité de la matière organique entrant dans le sol d'autre part. La vitesse d'évolution de la matière organique, c'est à dire, pour l'essentiel, l'intensité de l'activité microbienne, dépend en effet beaucoup de la température et de l'humidité du sol. L'intensité moyenne de ces deux facteurs physiques, et la manière dont ils varient dans le temps, contrôlent donc fortement la taille des différents stades, et par voie de conséquence, la quantité de matière organique totale présente. Si le climat conserve à

peu près les mêmes caractéristiques sur de longues périodes de temps, il est en principe incapable d'engendrer une différenciation qualitative de la matière organique entre deux sols.

La texture des sols qui, par différents mécanismes, module l'accessibilité spatiale des composés organiques aux micro-organismes, agit elle aussi sur la vitesse de dégradation de la matière organique, sur la taille des divers stades et sur la teneur en matière organique totale. La quantité de matière organique à évolution lente dans un sol est d'autant plus élevée que le sol est argileux; en ce sens, la texture du sol influence fortement la qualité du sol total en augmentant la taille relative des stades les plus évolués, les plus humifiés.

Enfin, la quantité et la nature biochimique de la matière organique d'un sol dépend aussi de la quantité et de la nature des apports végétaux. Ces derniers sont fonction de la production primaire des couverts herbacé et ligneux, de l'allocation des photosynthétats entre les parties aériennes et souterraines des plantes et de l'incorporation des parties végétales mortes au sol. L'incorporation est maximale dans le cas des racines, mais beaucoup plus faible et variable dans les cas des parties aériennes car elle dépend de l'activité de la faune, de la fréquence des feux et de la vitesse d'action des micro-organismes lors des premiers stades de décomposition de la litière.

Les résultats ont confirmé la faible teneur en matière organique des sols dans tous les écosystèmes de Lamto. Les distributions horizontale et verticale de la matière organique apparaissent liées au type d'écosystème et au mode de restitution des composés végétaux. Les sols de forêt ont des teneurs en carbone et azote organiques plus élevées (et concentrées dans les horizons de surface) que les sols de savane. Les résultats de la composition chimique font apparaître les faits suivants:

- ☞ la concentration en polysaccharides dans les sols de Lamto est faible (3 à 7% du carbone organique total); celle-ci pourrait également expliquer la faible activité microbienne observée. Les polysaccharides identifiés sont d'origine essentiellement microbienne et leur composition semble peu liée au type d'écosystème.

- ☞ la composition isotopique de l'azote semble varier en fonction de la position topographique. Les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ des faciès de "haut de pente" (savane arbustive et forêt plateau; cf Figure 6) sont plus fortes que celles des faciès de "bas de pente" (savane herbeuse à *Loudetia* et forêt galerie). Les écarts entre les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ de la végétation et celles du sol sont plus forts pour la savane arbustive (7 à 8 unités delta) que pour la forêt plateau (3 à 5 unités delta), indiquant un plus grand degré d'humification de la matière organique sous la savane.

Le fractionnement granulométrique a permis de séparer la matière organique du sol (SA 0-10 cm) en classes de tailles (250-2000 μm ; 100-250 μm ; 50-100 μm ; 20-50

μm ; 2-20 μm et 0,05-2 μm) correspondant à différents états de transformations biochimiques. On a pu ainsi suivre le trajet biochimique de la matière organique en étudiant la composition chimique des composés organiques associées aux différentes particules minérales. Les résultats font apparaître les faits suivants:

✓ les teneurs en carbone et en azote augmentent quand on passe des fractions grossières aux fractions fines. On observe ainsi que 77% du carbone organique et 84% de l'azote organique sont concentrés dans les fractions fines (argiles et limons fins), qui ne représentent que 15% du poids total du sol. C'est également dans les fractions fines que sont mesurées les valeurs des rapports C/N les plus bas, témoignage du grand nombre de transformations microbiennes subies par la matière organique ;

✓ l'abondance naturelle de l'azote 15 ($\delta^{15}\text{N}$) dans les différentes fractions est en accord avec la "signature" du C/N: la valeur la plus faible est enregistrée dans la fraction 250-2000 μm ($\delta^{15}\text{N} = 2,1\text{‰}$), composée de débris végétaux reconnaissables en tant que tels, qui n'ont subi que les premiers stades de la décomposition. La valeur la plus élevée est observée dans la fractions 0,05-2 μm ($\delta^{15}\text{N} = 8,9\text{‰}$); dans les fractions intermédiaires, les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ sont ordonnées dans le sens attendu ;

✓ la proportion de carbone hydrolysable (carbone présent dans les fractions sous forme de sucres) diminue lorsque la taille des fractions baisse, reflétant également le caractère récent (moins dégradé) de la matière organique associée aux fractions grossières.

Il apparaît ainsi, que *la plus grande partie du stock organique du sol est associée aux particules fines, et est essentiellement composée de molécules polymérisées, résistantes à la biodégradation*. Le tiers du carbone organique étant concentré dans la fraction argileuse, une partie du stock organique pourrait "en plus", être physiquement protégée des processus de biodégradation.

Statut biochimique des litières

Les litières aériennes et souterraines sont en général le lieu d'une activité microbienne intense qui, en milieu tropical, conduit à leur disparition complète en trois ou quatre mois, au moins en ce qui concerne les feuilles des arbres forestiers. Elles sont donc la source d'une quantité très importante de nutriments dont l'impact sur l'écosystème, notamment sur la nutrition minérale des plantes, dépend beaucoup des capacités des racines à les exploiter. Celle-ci semble très efficace dans le cas des litières

racinaires des graminées en raison de la structure en touffes du tapis herbacé en savane. Nous manquons d'informations dans le cas des forêts, mais les données de la littérature montrent qu'il existe souvent une concentration de racines mortes et vivantes dans les tous premiers centimètres du sol.

La quantité de matière organique qui entre dans le sol dépend, rappelons le, de la vitesse de décomposition des litières. Celle-ci est instantanée en savane en raison des feux: dans ce milieu, seule la litière souterraine de racines alimente le sol en composés organiques. Elle est plus lente en forêt et dans la partie souterraine de l'écosystème savane et dépend, secondairement, du climat. En effet, la biodégradabilité intrinsèque, primaire, des litières dépend évidemment de leur composition chimique. L'analyse chimique (teneurs en carbone, en azote, en lignine, en cellulose et en fibres) de matériels végétaux récents collectés à Lamto a montré des différences de composition entre les produits d'origine ligneuse et ceux d'origine herbacée. En particulier, les résidus ligneux ont des teneurs plus élevées en azote et en lignine, et plus faibles en cellulose que celles des résidus herbacés. La lignine est un composé connu pour influencer la vitesse de dégradation des litières à long terme.

La variabilité des ressources dans les sols de Lamto se manifeste à la fois du point de vue quantitatif (distribution de la matière organique) et du point de vue qualitatif (composition chimique de la matière organique). La matière organique des

sols de Lamto serait essentiellement composée de produits ayant déjà subis de nombreuses transformations microbiennes, et donc peu favorables à une activité microbienne intense même en conditions optimales.

9.3. Statut des micro-organismes minéralisateurs du carbone et de l'azote

La microflore hétérotrophe est dans la plupart des sols du monde l'agent principal de la biodégradation des composés organiques et, par conséquent, de la production de dioxyde de carbone et de nutriments assimilables, notamment d'azote. Les sols de Lamto sont remarquables par leur faible activité minéralisatrice de l'azote *in situ* comme *in vitro*. L'observation de la réponse de la microflore à l'apport de substrats chimiquement simples a confirmé le rôle prépondérant, à court terme, du carbone vis à vis de la minéralisation de l'azote: les micro-organismes ne manquent pas de substrat organique azoté, mais de substrat organique carboné facilement assimilable.

Mais, absence d'activité mesurable ne signifie pas absence de réaction. S'il est sans effet sur la respiration, l'apport d'azote minéral entraîne une immobilisation microbienne très forte et très rapide. En vingt-quatre heures, le compartiment microbien est capable de stocker près des deux tiers de l'azote apporté et de le "relarguer" ensuite progressivement. En d'autres termes, le compartiment microbien du sol total apparaît

capable de jouer le rôle d'une structure de stockage transitoire de l'azote minéral du sol, le protégeant d'un éventuel lessivage, et le remettant à disposition dans les jours qui suivent.

Ce mécanisme a déjà été observé dans de nombreuses autres situations, mais, il prend toute sa signification dans des sols qui, compte tenu de leur texture et de la distribution temporelle des pluies, fonctionnent par impulsions successives. Pendant quelques heures, l'activité microbienne est maximale, puis décroît régulièrement, jusqu'à cesser totalement dans l'attente du retour d'une humidité favorable, dans quelques jours peut-être. L'intense activité minéralisatrice des premières heures peut conduire à une production d'azote minéral qui excède les besoins ou les capacités de prélèvement des plantes. En l'absence d'immobilisation microbienne, le temps de résidence de l'azote minéral dans le sol augmenterait, de même que sa concentration dans la solution de sol et les risques de sortie du système. La capacité d'immobilisation des nutriments par la microflore, quelle que soit leur origine, optimiserait donc la production et l'utilisation de la ressource en azote minéral.

9.4. Dynamique des activités de minéralisation dans le sol

Minéralisation de la matière organique sensu stricto

Des liaisons étroites entre la teneur en matière organique du sol et les potentiels de minéralisation du carbone et de l'azote ont été observées, confirmant de nombreux résultats de la littérature, en particulier pour les horizons de surface des sols tropicaux. La biodégradabilité de la matière organique, évaluée à court terme n'est pas significativement différente d'un faciès de savane à un faciès de forêt: l'accessibilité physique et chimique de la matière organique du sol est à peu près la même dans tous les écosystèmes.

L'origine ligneuse ou herbacée de la matière organique du sol semble donc avoir à court terme, peu d'influence sur l'activité des micro-organismes du sol. De même, l'aptitude des micro-organismes du sol à dégrader la matière organique du sol dépendrait peu du rapport C/N de celle-ci. A court terme, la quantité de nutriments produits à partir de la réserve humique du sol ne dépend que la quantité de cette dernière.

Minéralisation des litières

Toutes les litières étudiées, feuilles d'herbes et d'arbres, racines d'herbes et d'arbres, présentent une biodégradabilité potentielle du carbone très élevée: 1,5 à 4 % en vingt-quatre heures, 6 à 11 % en sept jours. L'origine ligneuse ou herbacée des litières ne semble pas avoir, à court terme, d'influence majeure sur la biodégradabilité du carbone organique. Aucune liaison évidente n'est apparue entre les caractères chimiques des litières incubées (teneurs en cellulose, en lignine, rapport C/N) et le coefficient de minéralisation du carbone.

En revanche, la biomasse microbienne réagit très diversement au type de litière apporté. Les substrats ligneux entraînent tous une diminution immédiate de la biomasse microbienne, qui demeure inférieure à ce qu'elle est dans le sol non amendé pendant toute la durée de l'incubation. Par contre, les substrats herbacés entraînent une hausse très rapide de cette biomasse après vingt-quatre heures d'incubation, suivie d'une légère baisse, ce qui ne l'empêche pas de se maintenir au dessus du niveau mesuré dans les sols non amendés.

De même, l'observation de la dynamique de l'accumulation de l'azote minéral met en évidence un effet "type de substrat" très fort. L'accumulation d'azote minéral est négative dans tous les cas. Tous les substrats apportés ont donc entraîné une immobilisation d'azote, comme il était attendu compte-tenu des rapports C/N des

litières. Mais, seule la biomasse microbienne, qui s'est développée aux dépens des racines de graminées, a commencé à "relarguer" de l'azote, au bout de sept jours pour les racines d'*Andropogon schirensis* et de quatorze jours pour celles de *Loudètia simplex*.

Toutes ces observations présentent une certaine cohérence et l'on peut risquer le schéma interprétatif suivant de la décomposition, potentielle et à court terme, des résidus végétaux incorporés au sol. Dans un premier temps, les composés organiques des litières sont dépolymérisés et absorbés. Ils permettent de satisfaire les besoins en énergie des micro-organismes et, de ce point de vue, tous les substrats végétaux sont à peu près équivalents. Dans un deuxième temps, au bout de quelques heures, une phase de protéogénèse se met en place, une "faim" d'azote se fait jour, et l'azote minéral présent dans le milieu est efficacement prélevé par les micro-organismes. Mais, cette protéogénèse ne permet pas, dans un troisième temps, une croissance de la biomasse bactérienne, bien au contraire, sauf dans le cas des racines. On peut donc supposer que seuls les composés organiques racinaires, pour des raisons de composition chimique qui restent à préciser, permettent une croissance de la biomasse bactérienne. Enfin, dans un quatrième temps, c'est à dire au bout d'une semaine, cette croissance microbienne est suivie d'une décroissance et, corrélativement, de la (re)minéralisation de l'azote organique protéique des micro-organismes.

On peut enfin remarquer avec prudence que la destruction par le feu de la litière aérienne en savane, si elle a forcément un impact négatif à long terme sur la quantité

totale de nutriments azotés susceptibles de circuler dans l'écosystème, a peu être un effet positif sur la mise à disposition à court terme de l'azote pour les plantes. En effet, en la détruisant, le feu supprime un facteur d'immobilisation de l'azote minéral, c'est à dire de compétition entre les microorganismes et les plantes pour leur nutrition azotée. Encore une fois, cette particularité est peut-être d'importance dans un système qui fonctionne par impulsions successives. Observons également que seules les racines de graminées entraînent dès le début de leur décomposition un flux positif d'azote minéral, ce qui accentue encore l'efficacité du recyclage de l'azote au niveau des touffes d'herbes.

Le "sol total" : un ensemble de particules en interaction

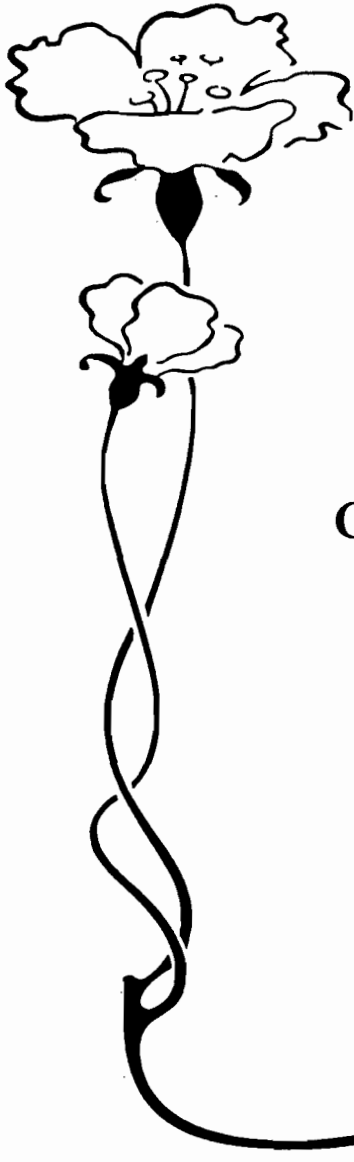
Si le carbone et l'azote sont inclus dans la même matrice organique, leur comportement vis à vis de la minéralisation est différent. Dans le cas du carbone, l'intensité de la minéralisation ne dépend que de la structure chimique des composés, variable dans les différentes fractions granulométriques qui composent le sol. Elle décroît des fractions grossières vers les fractions fines, reflétant bien le continuum biochimique associé au continuum de taille des particules organiques. Et si les fractions fines sont les principaux producteurs de dioxyde de carbone dans le sol, c'est parce que le stock de carbone qu'elles détiennent compense très largement leur faible biodégradabilité intrinsèque (chimique et, probablement, physique).

De même, la capacité des différentes fractions granulométriques à produire de l'azote minéral varie avec l'inverse de leur taille. Là, c'est très clairement le C/N qui est en cause: il décroît avec la taille des particules, témoignant du nombre élevé de transformations microbiennes que la matière organique associée aux particules fines a subi dans le passé. Ce sont donc ces fractions fines qui contribuent fortement à la production brute d'azote minéral, à un niveau quatre fois plus élevé que les particules grossières qui sont pourtant l'objet d'une intense activité microbienne, mais sont pauvres en azote (rapports C/N élevés) et quantitativement minoritaires en terme de masse de matière organique.

Le comportement minéralisateur du sol total est très simple: il n'est que la somme des comportements observés sur les six fractions organo-minérales considérées. Clairement, l'activité respiratoire des micro-organismes ne dépend que de la quantité et de la qualité du carbone organique présent dans leur environnement immédiat (quelques micromètres cubes). Cela n'exclut pas une certaine influence (non prise en compte dans notre étude), pendant des périodes limitées, de composés polysaccharidiques solubles venus d'ailleurs, mais permet de conclure qu'un sol est, pour l'essentiel, autant producteur de dioxyde de carbone que la somme de ses constituants granulométriques. La minéralisation du carbone est un processus additif.

En revanche, l'accumulation d'azote minéral, c'est à dire la disponibilité potentielle de la ressource en azote pour les plantes, n'est pas, dans le sol total, la simple

addition des accumulations qui se produisent dans les fractions granulométriques. Les besoins en azote des micro-organismes de certaines fractions sont en effet couverts par la production d'autres fractions. Autrement dit, l'immobilisation et, corrélativement, la production nette d'azote minéral dans un sol est fonction de la taille des diverses fractions et de leur état chimique et, surtout, du transport de l'ammonium et/ou du nitrate par la solution de sol. Le sol n'exprime donc jamais totalement ses potentialités de production d'azote minéral, à la différence de ce qui se passe pour le dioxyde de carbone: il existe une sorte d'autolimitation de l'intensité de la production qui est toujours inférieure à ce qu'elle serait s'il n'y avait pas d'interactions entre fractions par le biais du transport de sels solubles dans l'eau. La minéralisation de l'azote n'est pas un processus additif.



CONCLUSIONS



CONCLUSION

La dynamique de la matière organique dans le sol est un déterminant majeur du fonctionnement de l'écosystème. Selon l'échelle à laquelle on se place, les agents de cette dynamique sont nombreux: la pluviosité, la température, les paramètres physico-chimiques du sol (humidité, texture, acidité, etc.), sont importants à prendre en compte dans les études couvrant plusieurs régions. Mais à l'échelle locale (conditions climatiques et nature du sol identiques, comme c'est le cas dans cette étude), l'agent principal de la dynamique de la matière organique, c'est la microflore hétérotrophe du sol. Ses activités minéralisatrices (production d'éléments gazeux ou solubles assimilables par les plantes) fixent la quantité et de la qualité de la matière organique présente dans le sol. En même temps, l'activité biologique globale des micro-organismes du sol dépend de la quantité de matière organique et de l'accessibilité de celle-ci (degré de protection physique, qualité chimique). La matière organique du sol est un ensemble très hétérogène de composés variés, depuis des débris végétaux reconnaissables à l'œil nu jusqu'à des composés hautement polymérisés. Nous avons choisi l'approche du fractionnement physique du sol pour avoir accès à cette hétérogénéité. La matière organique a également été caractérisée sur les plans chimique, biochimique et

biologique, et une vision synthétique des principaux résultats a été présentée dans le dernier chapitre de ce mémoire.

Cette étude nous a permis en particulier:

✓ d'acquérir des informations sur le fonctionnement à court terme des micro-organismes du sol (potentiel de minéralisation de la matière organique du sol, aptitude à la décomposition de divers substrats :

✓ d'avoir, grâce à une manipulation de la composition granulométrique du sol, des indications intéressantes sur la variation de l'activité biologique en fonction de l'environnement immédiat des micro-organismes (échelle de la particule).

De nombreuses approches restent à explorer afin de mieux préciser et compléter les résultats acquis ici sur le fonctionnement des micro-organismes du sol. En particulier, il nous semble utile :

1. d'améliorer la caractérisation de l'hétérogénéité de la matière organique du sol par des investigations plus poussées sur la nature chimique des composés organiques associés aux particules minérales du sol. Une étude est envisagée avec des chercheurs de la Station de Science du Sol de l'INRA (Versailles). La

dynamique de la population microbienne à l'échelle de la particule est une composante de l'activité biologique globale, qu'il sera également intéressant de quantifier ;

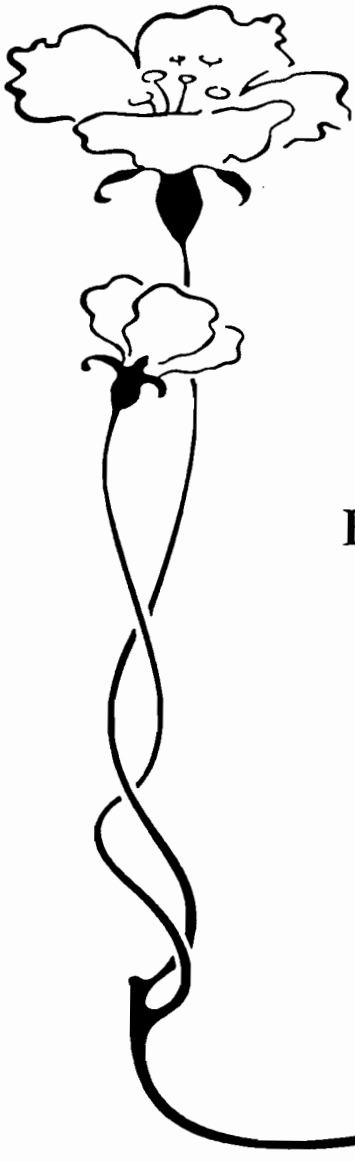
2. d'acquérir des résultats complémentaires sur les mécanismes qui contrôlent le fonctionnement des micro-organismes du sol. L'utilisation de molécules chimiques et/ou de substrats végétaux présentant toute une gamme de C/N, permettra d'identifier le C/N critique autour duquel bascule l'équilibre immobilisation-minéralisation ;

3. d'avoir accès à la dynamique "réelle" de la matière organique par la technique du marquage isotopique artificiel (^{13}C , ^{14}C , ^{15}N). Des études (*in situ* et *in vitro*) sont envisagées avec le Laboratoire de Biogéochimie Isotopique de l'Université Pierre et Marie Curie ;

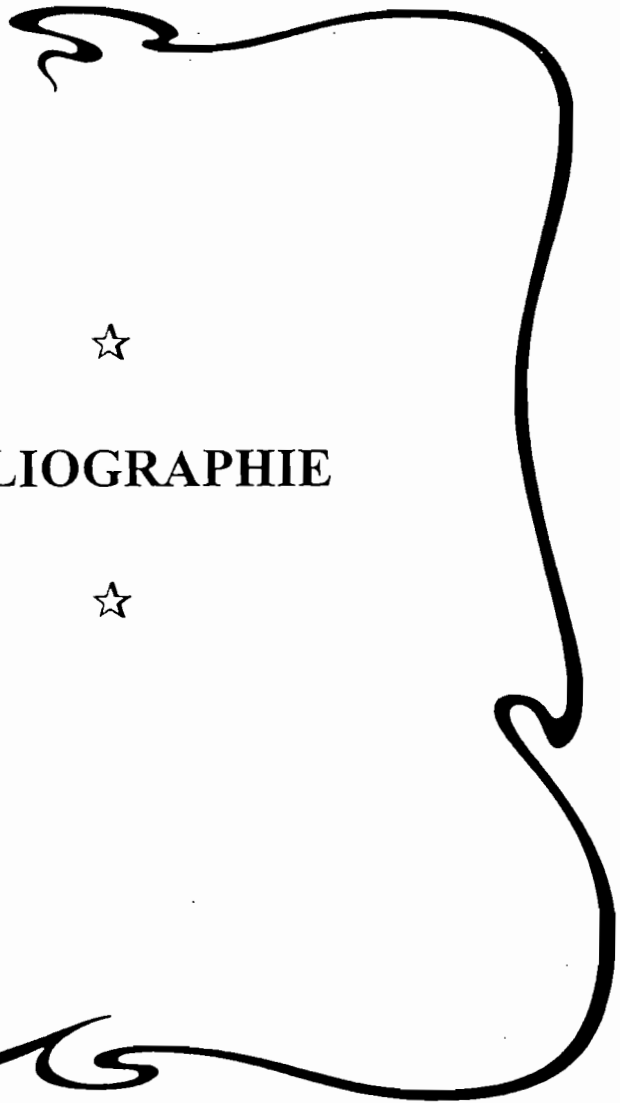
4. d'étudier les mécanismes mis en évidence ici sur d'autres types d'écosystèmes. Par exemple, la capacité de stockage transitoire de l'azote minéral dans la biomasse microbienne, est un paramètre important à prendre en compte dans la gestion de la fertilité du sol.

5. l'ensemble de ces résultats et ceux déjà acquis permettra de mettre au point un modèle simulant le comportement à court terme des micro-organismes du

sol, et la dynamique de la minéralisation qui en découle sur les mêmes pas de temps. Il s'agira donc d'une modélisation "physiologique" en ce sens qu'elle sera centrée sur le contrôle du degré d'activité des micro-organismes sur des périodes de quelques jours. Des cohortes de matière organique se succéderont dans le temps, depuis le stade litière jusqu'au stade le plus humifié associé aux argiles. Un potentiel de minéralisation de chacune de ces cohortes sera défini en fonction des caractères physiques du sol et des caractères chimiques de la matière organique. Le potentiel sera plus ou moins modulé par le climat du sol. La dynamique du carbone à long terme résultera simplement de la dynamique des micro-organismes minéralisateurs.



BIBLIOGRAPHIE



BIBLIOGRAPHIE

Abbadie L., 1983. Contribution à la biogéochimie des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Paris VI, 135p.

Abbadie L., 1984. Nouvelles données sur l'évolution saisonnière des phytomasses et sur la production primaire de la strate herbacée des savanes de lamto (Côte d'Ivoire). Ann. Univ. Abidjan (série E), 17: 83-109.

Abbadie L., 1990. Aspect fonctionnels du cycle de l'azote dans la strate herbacée de la savane de Lamto. Thèse Doct. Univ. Paris VI: 158p.

Abbadie L. et Lensi R., 1990. Carbon and nitrogen mineralization and denitrification in a humid savana of West Africa (Lamto, Côte d'Ivoire). Acta Oecologica, 11: 717-728.

Abbadie L., et Lepage M., 1989. The role of subterranean fungus comb chambers (Isoptera, Macrotermitinæ) in soil nitrogen cycling in a preforest savanna (Côte d'Ivoire). Soil Biol. Biochem, 21: 1067-1071.

Abbadie L., Lepage M. et Le Roux X., 1992a. Soil fauna at the forest-savanna boundary: role of the termite mounds in nutrient cycling. In: Nature and dynamics of forest-savanna boundaries. J. Proctor. London, Chapman & Hall (Ed), 473-484.

Abbadie L., Mariotti A. et Menaut J. C., 1992b. Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply. Ecology, 73: 608-613.

Aber J. D., Melillo J. M. et McClaugherty C. A., 1990. Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. Can. J. Bot., 68: 2201-2208.

Achard F. K., 1786. Chemische untersuchung des torfs. Crell's Chem. Ann., 2: 391-403.

Adjanohoun E., 1964. Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire Centrale. Mémoire ORSTOM, Paris 7: 178 p.

Aita C., 1996. Couplage des cycles du carbone et de l'azote dans les sols cultivés: étude au champs des processus de décomposition après apport de matière organique fraîche. Thèse de Doctorat d'Université, Univ. Paris VI, 196p.

Akroume C., 1985. Localisation et caractérisation de la matière organique des sols. Définition d'un modèle d'évolution. Thèse de Docteur Ingénieur, INAP-G, Paris, 170p.

Amato M., Jackson R. B., Butler J. H.A. et Badd J. N., 1984. Decomposition of plant materials in Australian soils. II. Residual organic ^{14}C and ^{15}N from legume plant parts decomposing under field and laboratory conditions. Australian J. Soil Res., **22**: 331-341.

Amato M. et Ladd J. N., 1988. Assay for microbial biomass on Ninhydrin-reactive nitrogen in extracts of fumigated soil. Soil Biol. Biochem., **20**: 107-114.

Anderson T.-H. et Domsch K. H., 1980. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils. Soil Sci., **130**: 211-216.

Anderson D. W., Saggar S., Bettany J. R., Stewart J. W. B., 1981. Particle-size fractions and their use in studies of soil organic matter. I. The nature and distribution of forms of carbon, nitrogen and sulfur. Soil Sci. Soc. Am. J., **45**: 767-772.

Anderson T.-H. et Domsch K. H., 1989. Ratio of microbial biomass to total organic carbon in arable soils. Soil Biol. Biochem., **21**: 471-479.

Anderson J. M. et Flanagan P., 1989. Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. In: Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems. D.C. Coleman *et al.* (Ed.), NifTAL Project Univ. of Hawaii, Honolulu: 97-125

Angers D. A. et Mehuys G. R., 1990. Barley and Alfalfa cropping effects on carbohydrate contents of a clay soil and its size fractions. Soil Biol. Biochem., **22**: 285-288.

Angers D. A. et N'Dayegamiye A., 1991. Effects of manure application on carbon, nitrogen, and carbohydrate contents of a silt loam and its particle-sizes fractions. Biol. Fert. Soils, **11**: 79-82.

Anne P., 1945. Sur le dosage rapide du carbone organique des sols. Ann. Agr., **2**: 162-172.

Aoyama M. et Nozawa T., 1993. Microbial biomass nitrogen and mineralization-immobilization process of nitrogen in soils amended with various organic materials. Soil Sci. Plant Nutr., **39**: 23-32.

Aweto A. O., 1981. Total nitrogen status of soils under bush fallow in the forest zone of South Western Nigeria. J. Soil Sci., **32**: 639-642.

Ayanaba A., Tuckwell S. B. et Jenkinson D. S., 1976. The effects of clearing and cropping on the organic matter reserves and biomass of tropical forest soils. Soil Biol. Biochem., **8**: 519-525.

Azam F., Mahmood T. et Malik K. A., 1988. Immobilization-rem mineralization of $\text{NO}_3\text{-N}$ and total N balance during the decomposition of glucose, sucrose and cellulose in soil incubated at different moisture regimes. Plant and soil, **107**:159-163

Azam F., Lodhi A. et Ashraf M., 1991. Interaction of ^{15}N -labelled ammonium nitrogen with native soil nitrogen during incubation and growth of maize (*Zea mays* L.). Soil Biol. Biochem., **23**: 473-477

Bachelier G., 1968. Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. Memoire ORSTOM, Paris, **30**: 145p.

Baldock J. A., Kay B. D. et Schnitzer M., 1987. Influence of cropping treatment on the monosaccharide content of the hydrolysates of a soil and its aggregate fractions. Can. J. Soil Sci., **67**: 489-499.

Balesdent J., Wagner G. H. et Mariotti A., 1988. Soil organic matter turnover in long term field experiments as revealed by carbon ^{13}C natural abundance. Soil Sci. Soc. Am. J., **52**: 118-124.

Balesdent J., Pétraud J.-P. et Feller C., 1991. Effets des ultrasons sur la distribution granulométrique des matières organiques des sols. Science du sol, **29** (2): 95-106.

Barois I., 1987. Interactions entre les vers de terre (*Oligochaeta*) tropicaux géophages et la microflore pour l'exploitation de la matière organique du sol. Travaux des chercheurs de la station de Lamto (Côte d'Ivoire), **7**: 152p.

Bartoli F., Burtin G. et Herbillon A. J., 1990. Disaggregation and clay dispersion of oxisols. Na-resin, a recommended methodology for determining particle size distribution of oxisols rich in gibbsite. C. R. 14^e Congr. Intern. AISS. Kyoto. Japon, **II**: 449-450.

Beare M. H., Hendrix P. F. et Coleman D. C., 1994a. Water-stable aggregates and organic matter fractions in conventional- and no-tillage soils. Soil Sci. Soc. Amer. J., **58**: 777-786.

Beare M. H., Cabrera M. L., Hendrix P. F. et Coleman D. C., 1994b. Aggregate-protected and unprotected organic matter pools in conventional- and no-tillage soils. Soil Sci. Soc. Amer. J., **58**: 787-795.

Berendse F., Bobbink R. et Rouwenhorst R., 1989. A comparative study on nutrient cycling in wet heathland ecosystems. II. Litter production and nutrient mineralization. Oecologia, **78**: 338-348.

Bernhard-Reversat F., 1981. Participation of light and organo-mineral fractions of soil organic matter in nitrogen mineralization in a sahelian savanna soil. Zbl. Bakt. II Abt., **136**: 281-290.

Bingeman C. W., Warner J. E. et Martin W. P., 1953. The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. Soil Sci. Soc. Am. Proc., **17**: 34-38.

Binkley D. et Hart S. C., 1989. The components of nitrogen availability assessments in forest soils. Adv. Soil Sci., **10**: 57-112.

Bjarnason S., 1987. Immobilization and remineralization of ammonium and nitrate after addition of different energy sources to soil. Plant and soil, **97**: 381-389.

Blanchart E., 1990. Rôle des vers de terre dans la formation et la conservation de la structure des sols de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse Doct. Univ. Rennes I, 263p.

Bonneau M. et Souchier B., 1979. Pédologie, 2: Propriétés et constituants du sol. Masson, Paris.

Bremer E. et Van Kessel C., 1990. Extractability of microbial ^{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**: 707-713.

Bremer E. et Kuikman P., 1994. Microbial utilization of ^{14}C (U)-glucose in soil is affected by the amount and timing of glucose additions. Soil Biol. Biochem., **26**: 511-517.

Bridgham S. C. et Richardson C. J. 1992. Mechanisms controlling soil respiration (CO_2 and CH_4) in southern peatlands. Soil Biol. Biochem., **24**: 1089-1099.

Broadbent F. E., 1965. Effect of fertilizer nitrogen on the release of soil nitrogen. Soil Sci. Soc. Am. Proc., **29**: 692-696.

Brookes P. C., Ocio J. A. et Wu J., 1990. The soil microbial biomass: its measurement, properties and role in soil nitrogen and carbon dynamics following substrate incorporation. Soil Microorganisms, **35**: 39-51.

Bruckert S., 1979. Analyse des complexes organo-minéraux des sols. In *Pédologie 2: Propriétés et constituants du sol*. Bonneau M. et Souchier B. (Eds), Masson, Paris,.

Burford J. R. et Bremner J. M. 1975. Relationships between the denitrification capacities of soils and total water-soluble and readily decomposable soil organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, 7: 389-394.

Cabrera M. L. et Kissel D. E., 1988. Potentially mineralizable nitrogen in disturbed and undisturbed soil samples. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 52: 1010-1015.

Cambardella C. A. et Elliott E. T., 1994. Carbon and nitrogen dynamics of soil organic matter fractions from cultivated grassland soils. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 58: 123-130.

Cameron R. S. et Posner A. M., 1979. Mineralizable organic nitrogen in soil fractionated according to particle size. *J. Soil Sci.*, 30: 565-577.

Carter M. R. et Rennie D. A., 1982. Changes in soil quality under zero tillage farming systems: distribution of microbial biomass and mineralizable C and N potentials. *Can. J. Soil Sci.*, 62: 587-597.

Catroux G. et Schnitzer M., 1987. Chemical, spectroscopic, and biological characteristics of the organic matter in particle size fractions separated from an Aquoll. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51: 1200-1207.

Cerri C., Feller C., Balesdent J., Victoria R. et Plenecassagne A., 1985. Application du traçage isotopique naturel en ^{13}C à l'étude de la dynamique de la matière organique dans les sols. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 300: 423-428.

César J., 1971. Etude comparative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire). Thèse Doct. 3^e cycle, Faculté des Sciences Paris, 95p.

César J. et Menaut J. C., 1974. Le peuplement végétal des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Liaison Chercheurs Lamto*, n^o spécial 2: 161p.

Ceulemans R., Impens I. et Gabriëls R., 1987. CO₂ evolution from different types of soil cover in the tropics. *Trop. Agric.*, 64: 68-69.

Cheshire M. V., 1977. Origin and stability of soil polysaccharide. *J. Soil Sci.*, 28: 1-10.

Cheshire M. V., 1979. Nature and origin of carbohydrates in soil. Acad. Press, London, 216p.

Cheshire M. V., et Mundie C. M., 1981. The distribution of labelled sugars in soil particle size fractions as a means of distinguishing plant and microbial carbohydrate residues. J. Soil Sci., **32**: 605-618.

Cheshire W. V., Christensen B. T. et Sorensen L. H., 1990. Labelled and native sugars in particle-size fractions from soils incubated with ¹⁴C straw for 6 to 18 years. J. Soil Sci., **44**: 29-39.

Chichester F. W., 1970. Transformations of fertilizers nitrogen in soil. II. Total and ¹⁵N-labelled nitrogen of soil organo-mineral sedimentation fractions. Plant Soil, **33**: 437-456.

Christensen B. T., 1985. Carbon and nitrogen in particle size fractions isolated from Danish arable soils by ultrasonic dispersion and gravity-sedimentation. Acta Agric. Scandin., **35**: 91-121.

Christensen B. T., 1987. Decomposability of organic matter in particle-size fractions from field soils with straw incorporation. Soil Biol. Biochem., **19**: 429-435.

Christensen B. T., 1992. Physical fractionation of soil organic matter in primary particle-size and density separates. Adv. Soil Sci., **20**: 1-90.

Christensen S. et Christensen B. T., 1991. Organic matter available for denitrification in different soil fractions: effect of freeze/thaw cycles and straw disposal. J. Soil Sci., **42**: 637-647.

Clarholm M., 1985. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. Soil Biol. Biochem., **17**: 181-187.

Coelho R. R. R., Linhares L. F. et Martin J. P., 1988. Sugars in hydrolysates of fungal melanins and soil humic acids. Plant and Soils, **106**: 127-133.

Clay D. E. et Clapp C. E., 1990. Mineralization of low C-to-N ratio corn residue in soils fertilized with NH₄ fertilizer. Soil Biol. Biochem., **22**: 355-360.

Coleman D. C., 1973. Compartement analysis of "total soil respiration": an explanatory study. Oikos, **24**: 361-366.

Coody P. N., Sommers L. E. et Nelson D. W., 1986. Kinetics of glucose uptake by soil microorganisms. Soil Biol. Biochem., **18**: 283-289.

Cook B. D. et Allan D. L., 1992. Dissolved organic carbon in old field soils: total amounts as a measure of available resources for soil mineralization. Soil Biol. Biochem., **24**: 585-594.

Croegaert J. et Kuczarow W., 1954. L'analyse granulométrique. Examen critique de la méthode. 2^e Conférence inter-Africaine des sols. Léopoldville 3.: 145-149.

Cronan C. S., 1985. Comparative effects of precipitation acidity on three forest soils: carbon cycling responses. Plant and Soil, 88: 101-112.

Dalal R. C. et Henry R. J., 1988. Cultivation effects on carbohydrate contents of soil and fractions. Soil Sci. Soc. Am. J., 52: 1361-1365.

Dalenberg J. W. et Jager G., 1981. Priming effect of small glucose additions to ¹⁴C-labelled soil. soil Biol. Biochem., 13: 219-223.

Dalenberg J. W. et Jager G. 1989. Priming effect of some organic additions to ¹⁴C-labelled soil. Soil Biol. Biochem., 21: 443-448.

Darici C., 1978. Effet du type d'argile sur quelques activités microbiennes dans divers sols tropicaux. Comparaison d'un sol à allophane d'un vertisol à montmorillonite et d'un sol ferrugineux tropical à illite et kaolinite. Thèse Doct. 3^e Cycle Univ. Paris Sud, 98p.

Dauget J. M. et Menaut J. C., 1992. Evolution sur 20 ans d'une parcelle de savane boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto (Côte d'Ivoire). Candollea, 47: 621-630.

Davidson E. A., Galloway L. F. et Strand M. K., 1987. Assessing available carbon: comparison of techniques across selected forest soils. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 18: 45-64.

De Rham P., 1973. Recherches sur la minéralisation de l'azote dans les sols des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Rev. Ecol. Biol. Sol, 10: 169-196.

Delmas J., 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): premier aperçu sur les sols et leur valeur agronomique. La terre et la vie. Revue d'écologie appliquée, 3: 216-227.

Devineau J. L., 1976. Principales caractéristiques phytionomiques et floristiques des formations forestières de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire). Ann. Univ. Abidjan (Série E), 9: 275-303.

Diaz-Fierros F., Benito E., Vega J. A., Castelao A., Soto B., Pérez R., Taboada T., 1989. Solute loss and soil erosion in burnt soil from Galicia, N.W. Spain. In: Fire in Ecosystem Dynamics: Mediterranean and Northern Perspectives. Goldammer J.G. et Jenkins M.J. (Eds), The Hague, 103-116.

Dommergues Y., 1960. La notion de coefficient de minéralisation du carbone dans les sols. Agron. trop., **15**: 54-60.

Dommergues Y., 1968. Dégagement tellurique de CO₂. Mesure et signification. Annales de l'Institut Pasteur, **115**: 627-656.

Dommergues Y. et Mangenot F., 1970. Ecologie microbienne du sol. Ed. Masson, 796p.

Drury C. F., Voroney R. P. et Beauchamp E. G., 1991. Availability of the NH₄⁺-N to microorganisms and the soil internal N cycle. Soil Biol. Biochem., **23**: 165-169.

Duchaufour Ph. Et Jacquin F., 1963. Recherche d'une méthode d'extraction et de fractionnement des composés humiques contrôlés par l'électrophorèse. Ann. Agron., **14**: 885-918

Duchaufour Ph., 1991. Pédologie. Sol, végétation, environnement. Ed. Masson, 289p.

Edwards A. P. et Bremner J. M., 1967. Dispersion of soil particles by sonic vibration. J. Soil Sci., **36**: 219-229.

Edwards N. T. et Harris W. F. 1977. Carbon cycling in a mixed deciduous forest floor. Ecology, **58**: 431-437.

Elliot E. T. et Coleman D. C., 1988. Let the soil work for us. 4th European Ecology Symposium, Wageningen, Ecol. Bull., **39**: 23-32

Elliott E. T. et Cambardella C. A. 1991. Physical separation of soil organic matter. Agr. Ecos. Environ., **34**: 407-419.

Elustondo J., Angers D. A., Laverdiere M. R. et N'Dayegamiye A., 1990. Etude comparative de l'agrégation et de la matière organique associée aux fractions granulométriques de sept sols sous culture de maïs ou en prairie. Can. J. Soil Sci., **70**: 395-402.

Feller C., Bernhard-Reversat F., Garcia J. L., Pantier J. J., Roussos S. et Van Vliet-Lanoe B., 1983. Etude de la matière organique de différentes fractions granulométriques d'un sol sableux tropical. Effet d'un amendement organique (compost). Cah. ORSTOM, sér. Pédol., **20**: 223-238.

Feller C., François C., Villemin G., Portal J. M., Toutain F., Morel J. L., 1991a. Nature des matières organiques associées aux fractions argileuses d'un sol ferrallitique. C. R. Acad. Sci. Paris, **312**: 1491-1497.

Feller C., Burtin G., Gérard B. et Balesdent J. 1991b. Utilisation des résines sodiques et des ultrasons dans le fractionnement granulométrique de la matière organique des sols. Intérêts et limites. Science du Sol, **29**: 77-93.

Feller C., Fritsch E., Fritsch E., Poss R. et Valentin C., 1991c. Effet de la texture sur le stockage et la dynamique des matières organiques dans quelques sols ferrugineux et ferrallitiques (Afrique de l'Ouest, en particulier). Cah. ORSTOM, sér. Pédol., **26**: 25-36.

Feller C., Schouller E., Thomas F., Rouiller J. et Herbillon A. J., 1992. N₂-Bet specific surface areas of some low activity clay soils and their relationships with secondary constituents and organic matter contents. Soil Sci., **153**: 293-299.

Feller C., 1993. Organic inputs, soil organic matter and functional soil organic compartments in low-clay soils in tropical zones. In: Soil organic matter dynamics and sustainability of tropical agriculture. Mulongoy M. et Merckx R. (Eds), Leuven, 77-88.

Feller C., 1994. La matière organique dans les sols tropicaux à argile 1:1. Recherche de compartiments organiques fonctionnels. Une approche granulométrique. Doct. ès Sci. Nat., Univ. Louis Pasteur. Strasbourg: 393.

Feller C., 1995. La matière organique du sol: un indicateur de la fertilité. Application aux zones sahélienne et soudanienne. Agriculture et développement, **8**: 35-41.

Finch P., Hayes M. H. B. et Stacey M., 1971. The biochemistry of soil polysaccharides. Soil biochemistry. INC. New York, Marcel Dekker. **2**: 257-317.

Fog K., 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. Biol. Rev., **60**: 433-462.

Folsom B. L., Wagner G. H. et Scrivner C. L., 1974. Comparison of soil carbohydrate in several prairie and forest soils by gaz-liquid chromatography. Soil Sci. Soc Amer. Proc., **38**: 305-309.

Foregard F. et Frenot Y., 1987. Suivi de quelques caractéristiques physico-chimiques d'un sol de lande à *Ulex europaeus* après un incendie de printemps. Rev. Ecol. Biol. Sol, **24**: 715-728.

Foster R. C., 1988. Microenvironments of soil microorganisms. Biol. Fert. Soils, **6**: 189-203.

Fournier A., 1982. Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. Ann. Univ. Abidjan, (série E), **15**: 63-94.

Fox R. H., Myers R. J. K. et Vallis I., 1990. The nitrogen mineralization of legume residues in soil as influenced by their polyphenol, and lignin contents. Plant and Soil, **129**: 251-259.

François C., 1988. Devenir à court terme de différentes forme de l'azote dans un ferrisol (Martinique). Caractérisation de N-organique par fractionnement granulométrique. étude avec ^{15}N . Thèse Doct., Univ. Nancy I, 135p.

Frizzell L. A., 1988. Biological effects of Acoustic cavitation. In: Ultrasound. Its chemical, physical, and biological effects. Suslick K. S., U.S.A., VCH Publishers, Inc., 287-303.

Fuhr M., 1994. Rôle des termites sur l'agrégation: conséquences sur la dynamique de la matière organique. Mémoire D.E.A. ENS/INAP-G, 43p.

Garnier S. E., Villemin G. Toutain F., Renoux J., 1987. Contribution à l'étude du rôle des termites dans l'humification des sols forestiers tropicaux. Soil Micromorphology: 331-335.

Gautier L., 1988. Carte du recouvrement ligneux de la réserve de Lamto. Conservatoire et jardin botanique de la ville de Genève.

Gautier L., 1990. Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale: évolution du recouvrement ligneux des savanes de la Réserve de Lamto (sud du V baoulé). Candollea, **45**: 627-641.

Ghani Nugroho S., et Kuwatsuka S., 1990. Concurrent observation of several processes of nitrogen metabolism in soil amended with organic material. I. Effect of different organic materials on ammonification, nitrification, denitrification, and N_2 fixation under aerobic and anaerobic conditions. Soil Sci. Nutr., **36**: 215-224.

Ghani Nugroho S. et Kuwatsuka S., 1992. Concurrent observation of several processes of nitrogen metabolism in soil amended with organic materials. III. Changes in microbial populations following application of ammonium-nitrogen Soil Sci. Plant Nutr., **38**: 601-610.

Gignoux J., 1994. Modélisation de la coexistence herbe/arbres en savane. Thèse Doct., Univ. Paris VI, 273p.

Greenland D. J. et Ford G. W., 1964. Separation and partially humified organic materials from soils by ultrasonic dispersion. Trans. 8th Int. Cong. Soil Sci., **3**: 137-148

Greenland D. J. et Hayes M. H. B. 1978. The chemistry of soil constituents. New York, John Wiley and Sons.

Gregorich E. G., Kochanoski R. G. et Voroney R. P., 1988. Ultrasonic dispersion of aggregates: Distribution of organic matter in size fractions. Can. J. Soil Sci., **68**: 395-403.

Gregorich E. G., Kachanoski R. G. et Voroney R. P., 1989. Carbon mineralization in soil size fractions after various amounts of aggregate disruption. J. Soil Sci., **40**: 649-659.

Gregorich E. G., Voroney R. P. et Kachanoski R. G., 1991. Turnover of carbon through the microbial biomass in soils with different textures. Soil Biol. Biochem., **23**: 799-805

Guckert A., Cure B. et Jacquin F., 1971. Comparative evolution of the polysaccharides of the humin after incubation of glucose ^{14}C and straw ^{14}C . Trans. Intern. Symposium "humus et plante V", Prague.

Guggenberger G., Christensen B. T. et Zech W., 1994. Land-use effects on the composition of organic matter in particle-size separates of soil. I. Lignin and carbohydrate signature. Eur. J. Soil Sci., **45**: 449-458.

Gupta S. R. et Singh J. S., 1981. The effect of plant species, weather variables and chemical composition of plant material on decomposition in a tropical grassland. Plant and Soil, **59**: 99-117.

Gupta U. C., Sowden F. J. et Stobbe P. C., 1963. The characterization of carbohydrate constituents from different soil profiles. Soil Sci. Soc. Am. Proc., **27**: 380-382.

Gupta V. V. S. R. et Germida J. J., 1988. Disruption of microbial biomass and its activity in different soil aggregates size classes as affected by cultivation. Soil Biol. Biochem., **20**: 777-786.

Hadas A., Sofer M., Molina J. A. E., Barak P. et Clapp C. E., 1992. Assimilation of nitrogen by soil microbial population: NH_4 versus organic N. Soil Biol. Biochem., **24**: 137-143.

Hart H. et Conia J. M., 1995. Introduction à la chimie organique, InterEditions 4^e ed., 567p.

Hassink J., 1992. Effects of soil texture and structure on carbon and nitrogen mineralization in grassland soils. Biol. Fertil. Soils, **14**: 126-134.

Hassink J., Bouwman L. A., Zwart K. B., Bloem J. et Brussard L., 1993. Relationships between soil texture, physical protection of organic matter, soil biota, and C and N mineralization in grasslands soils. Geoderma, **57**: 105-128.

Hauck R. D. et Bremner J. M., 1976. Use of tracers for soil and fertilizer nitrogen research. Adv. Agr., **28**: 219-266.

Haynes R. et Knowles R., 1980. Denitrification, nitrogen fixation and nitrification in continuous flow laboratory soil columns. Can. J. Soil Sci., **60**: 355-363.

Haynes R. J., 1986. The decomposition process: mineralisation, immobilization, humus formation, and degradation. In: Mineral nitrogen in the plant-soil system. Kozlowski T.T. (Ed) Madisson, Academic Press Inc.: 52-126.

Hinds A. et Lowe L. E., 1980b. The use of an ultrasonic probe in soil dispersion and in the bulk isolation of organic-mineral complexes. Can. J. of Soil Sci., **60**: 389-392.

Ingrid Thomsen K., 1993. Turnover of ¹⁵N-straw and NH₄NO₃ in a sandy loam soil: effects of straw disposal and N fertilization. Soil Biol. Biochem., **25**: 1561-1566.

Jackson M. L., 1956. Soil chemical analysis advanced course. 5th Printing 1969, Dept. of soil science (Ed), University of Madison (Wisconsin) 53706: 894p..

Jansson S. L., 1958. Tracer studies on nitrogen transformations in soil with special attention to mineralization-immobilization relationships. Kunglia Lantbrukshögskolans Annaler, **24**: 101-361.

Janzen H. H. et Kucey R. M. N., 1988. C, N, and S mineralization of crop residues as influenced by crop species and nutrient regime. Plant and Soil, **106**: 35-41.

Jenkinson D. S. et Ladd J. N., 1981. Microbial biomass in soil: measurement and turnover. In: Soil Biochemistry. Paul E. A. et Ladd J. N. (Ed), New York, **5**: 415-471.

Jocteur Monrozier L., Ladd J. N., Fitzpatrick R. W., Foster R. C. et Raupach M., 1991. Components and microbial content of size fractions in soils of contrasting aggregation. Geoderma, **49**: 37-62.

Jones M. J., 1973. The organic matter content of the savanna soils of West Africa. J. Soil Sci., **24**: 42-53.

Jupin, H. (1996). Le cycle du carbone. (Les fondamentaux) Paris, Hachette, 155p.

Kachaka S., Vanlauwe B. et Merckx R., 1993. Decomposition and nitrogen mineralisation of prunings of different quality. In: Soil organic matter dynamics and sustainability of tropical agriculture. Mulongoy M. et Merckx R. (Eds), Leuven, 199-208.

Kaiser E.-A., Mueller T., Joergensen R. G., Insam H. et Heinemeyer O., 1992. Evaluation of methods to estimate the soil microbial biomass and the relationship with soil texture and the organic matter. Soil Biol. Biochem., **24**: 675-683.

Keith H., Oades J. M., et Martin J. K., 1986. Input of carbon to soil from wheat plants. Soil Biol. Biochem., **18**: 445-449.

Khan S. V., 1969. Some carbohydrate fractions of a Gray Wooded soil as influenced by cropping systems and fertilizers. Can. J. Soil Sci., **49**: 219-224.

Killham K., Amato M. et Ladd J. N., 1993. Effect of substrate location in soil and soil pore-water regime on carbon turnover. Soil Biol. Biochem., **25**: 57-62.

Krom M., 1980. Spectrophotometric determination of ammonia: a study of modified Berthelot reaction using salicylate and dichloroisocyanurate. The analyst, April.

Kutiel P. et Naveh Z., 1987. The effect of fire on nutrients in a pine forest soil. Plant and Soil, **104**: 269-274.

Ladd J. N., Jocteur-Monrozier L. et Amato M., 1992. Carbon turnover and nitrogen transformation in an alfisol and vertisol amended with U-¹⁴C glucose and ¹⁵N ammonium sulfate. Soil Biol. Biochem., **24**: 359-371.

Lamotte M., 1967. Recherche écologique dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): présentation du milieu et programme de travail. La terre et la vie, **3**: 197-215.

Larré-Larrouy M. C. et Feller C., 1997. Determination of carbohydrates in two ferralitic soils and their particle-size fractions: analysis by capillary gaz chromatography after derivatation by silylation. Soil Biol. Biochem., **sous press**

Laudelout H., Meyer J. et Peeters, A., 1960. Les relations quantitatives entre la teneur en matières organiques du sol et le climat. Agricultura, **8**: 103-140.

Laudelout H., 1990. Bilan de la matière organique du sol. Le model de Henin (1945). In: Mélanges offert à Stephane Henin. Sol-Agronomie-Environnement, Jubilé Scientifique, ORSTOM, Paris. 25 Sept.: 117-123

Lavelle P. et Schaeffer R., 1974. Les sources de nourriture des organismes du sol dans les savanes de Lamto. Bull. Liaison Chercheurs de Lamto, **5**: 27-37.

Lavelle P., 1978. Les vers de terre des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Publ. Lab. Zool. E.N.S., n°12: 301p.

Lavelle P. et Martin A., 1992. Small-scale and large scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. Soil Biol. Biochem., **24**: 1491-1498.

Lavelle P., Zaïdi Z. et Schaefer, R., 1983. Interactions between earthworms, soil organic matter and microflora in an African savanna soil. In: New trends in soil biology. Lebrun A. P., André A. M., De Medts A., Gregoire-Wibo C. et Wauthy G. (Ed), Louvain-la Neuve: 253-259.

Le Roux X., 1995a. Etude et modelisation des échanges d'eau et d'énergie sol-végétation-atmosphère dans une savane humide (Lamto, Côte d'Ivoire). Thèse Doct. Univ. Paris VI: 203p.

Le Roux X., Abbadie L., Lensi, R. et Serça D., 1995b. Emission of nitrogen monoxide from African tropical ecosystems: Control of emission by soil characteristics in humid and dry savannas of West Africa. J. Geophys. Res., **100** (D11): 23,133-23,142.

Lecordier C., 1974. Le climat de Lamto. Bull. Liaison Chercheurs de Lamto, **1**: 45-103.

Ledgard S. F., Freney J. R. et Simpson J. R., 1984. Variations in natural enrichments of ^{15}N in the profiles of some Australian pasture soils. Australian Journal of Soil Research, **22**: 155-164.

Legay B. et Schaeffer R., 1983. Modelities of the energy flow in different tropical soils as related to their mineralization compacity of organic carbon and to the type of clay. II. The degradation of various substrats. Zentralblatt für Microbiology, **139**: 389-400.

Lensi R., Domenach A. M. et Abbadie L., 1992. Field study of nitrification and denitrification in a wet savana of West Africa (Lamto, Côte d'Ivoire). Plant and soil, **147**: 107-113.

Lensi R., Clays-Josserand A. et Jocteur Monrozier, L., 1994. Denitrifying activity in size fractions of a mollisol under permanent pasture and continuous cultivation. Soil Biol. Biochem., **27**: 61-69.

Lepage M., Abbadie L. et Mariotti A., 1993. Food habits of sympatric termite species (*Isoptera*, *Macrotermitinoe*) as determined by stable carbon isotope analysis in a Guinean savanna (Lamto, Côte d'Ivoire). J. Trop. Ecol., **9**: 301-311.

Levi-Minzi R., Riffaldi R. et Saviozzi A., 1990. Carbon mineralization in soil amended with different organic materials. Agr., Ecosyst. Env., **31**: 325-335.

Linhares L. F. et Martin J. P., 1979. Carbohydrate content of fungal humic acid-type polymers (Melanins). Soil Sci. Soc. Am. J., **43**: 313-318.

Löhnis F., 1926. Nitrogen availability of green manures. Soil Sci., **22**: 253-290.

Lowe L. E. et Hinds A. A., 1983. The mineralization of nitrogen and sulfure from particle size separates of gkleysolic soils. Can. J. Soil Sci., **63**: 761-766.

Lynch J. M. et Panting L. M., 1982. Effects of season, cultivation and nitrogen fertilizer on the size of the soil microbial biomass. J. Sci. Food Agri., **33**: 249-252.

Marion G. M., Kummerow J. et Miller P. C., 1981. Predicting nitrogen mineralization in Chaparral soils. Soil Sci. Soc. Am. J., **45**: 956-961.

Marion G. M., Moreno J. M. et Oechel W. C., 1991. Fire severity, ash deposition and clipping effects on soil nutriens in Chaparral. Soil Sci. Soc. Am. J., **55**: 235-240.

Mariotti A. et Letolle R. 1978. Analyse isotopique de l'azote au niveau des abondances naturelles. Analysis, **6**: 421-425.

Mariotti A., 1982. Apport de la géochimie isotopique à la connaissance du cycle de l'azote. Thèse Doct. ès Sciences., Univ. Paris VI: 476.

Mariotti A., 1983. Amospheric nitrogen is a reliable standard for natural ¹⁵N abundance measurements. Nature, **303**: 685-687.

Martin A., 1992. Short-term and long-term effect of the endogeic eartworm *Millsonia anamala* (Omodes Megascolecidae, Oligochaeta) of a tropical savanna, on soil organic matter. Biol. Fert. Soils, **11**: 234-238.

Martin A., Mariotti A., Balesdent J., Lavelle P. et Vuattoux, R., 1990. Estimate of organic matter turnover rate in a savanna soil by ¹³C natural abundancs measurements. Soil Biol. Biochem., **22**: 517-523.

Martin J. K., 1975. ¹⁴C-Labelled material leached from the rhizosphere of plants supplied continuously with ¹⁴CO₂. Soil Biol. Biochem., **7**: 395-399.

Martin J.-P., 1946. Microorganisms and soil aggregation. II. Influence of bacterial polysaccharides on soil structure. Soil Sci., **61**: 151-166.

Mary B., Mariotti A. et Morel J. L., 1992. Use of ¹³C variations at natural abundance for sudying biodegradation of root mucilage, roots and glucose in soil. Soil Biol. Biochem., **24**: 1065-1072.

Mary B., Fresneau C., Morel J. L. et Mariotti A., 1993. C and N cycling during decomposition of root mucilage, roots and glucose in soil. Soil Biol. Biochem., **25**: 1005-1014.

Mazzarino M. J., Olivia L., Abril A. et Acosta M., 1991. Factors affecting nitrogen dynamics in a semiarid woodland (Dry Chaco, Argentina). Plant and Soil, **138**: 85-98.

McGill W. B., Shields J. A. et Paul E. A., 1975. Relation between carbon and nitrogen turnover in soil organic fractions of microbial origin. Soil Biol. Biochem., **7**: 57-63.

Meetenmeyer V., 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecology, **59**: 465-472.

Mehta N. C., Dubach P. et Deuel H., 1961. Carbohydrates in the soil. Advan. Carbohyd. Chem., **16**: 335-355.

Melillo J. M. Aber J. D. et Muratore J. F., 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecol., **63**: 621-626.

Menaut J. C., 1971. Etude de quelques peuplements ligneux d'une savane guinéenne de Côte d'Ivoire. Thèse Doct. 3^e cycle, Faculté des Sciences Paris: 141p.

Menaut J. C. et César J., 1979. Structure and primary productivity of Lamto savannas, Ivory Coast. Ecology, **60** (6): 1197-1210.

Menaut J. C., 1983. The vegetation of African savannas. In: Tropical savannas. Bourlière F. (Ed), Amsterdam, Elsevier: 109-149.

Menaut J. C., Abbadie L. et Vitousek P., 1993. Biomass burning in West African savannas. In: Global biomass burning: atmospheric, climatic and biospheric implications. Levine J. S. (Ed), MIT Press: 133-142.

Moers M. E. C., Baas M., De Leeuw J. W., Boon J. J. et Schenk P. A. 1990. Occurrence and origin of carbohydrates in peat samples from a red mangrove environment as reflected by abundances of neutral monosaccharides. Geochim. Cosmochim. Acta, **54**: 2463-2472.

Moore S. et Stein W. H., 1954. A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. J. Biol. Chem., **211**: 907-913.

Mordelet P., 1993. Influence des arbres sur la strate herbacée d'une savane humide (Lamto, Côte d'Ivoire). Thèse Doct. Univ. Paris VI: 146p.

Mordelet P., Abbadie L. et Menaut, J.-C., 1993. Effects of tree clumps on soil characteristics in a humid savanna of West Africa (Lamto, Côte d'Ivoire). Plant and Soil, **153**: 103-111.

Mordelet P., Barot S. et Abbadie L., 1996. Root foraging strategies and soil patchiness in a humid savanna. Plant and Soil, **182**: 171-176.

Morris J. W., Bezuidenhout J. J. et Furniss, P. R., 1982. Litter decomposition. In: Ecology of tropical savannas. Huntley B. J. et Walker B. H. (Ed), Berlin, Springer: 535-553.

Munro P. E., 1966. Inhibition of nitrifiers by grass root extracts. J. Appl. Ecol., **3**: 231-238.

Murayama S., 1977. Saccharides in some Japanese paddy soils. Soil Sci. Plant Nutr., **23**: 479-489.

Murayama S., 1980. The monosaccharides composition of polysaccharides in Ando soils. J. Soil Sci., **31**: 481-490.

Murayama S., 1984. Changes in the monosaccharides composition during the decomposition of straws under field conditions. Soil Sci. Plant Nutri., **30**: 367-381.

Murayama S., 1988. Microbial synthesis of saccharides in soils incubated with ¹³C labelled glucose. Soil Biol. Biochem., **20**: 193-199.

Murayama S., Cheshire M. V., Mundie C. M., Sparling G. P. et Shepherd H., 1979. Comparaison of the contribution to soil organic matter fraction, particularly carbohydrates, made by plants residues and microbial products. J. Sci. Food Agric., **30**: 1025-1034.

Nacro H. B., Benest D. et Abbadie L. 1996. Distribution of microbial activities and organic matter according to particle size in a humid savanna soil (Lamto, Côte d'Ivoire). Soil Biol. Biochem. **sous press.**

Néel C., 1996. Modélisation couplée du transfert et des transformations de l'azote: paramétrisation et évaluation d'un modèle en sol nu. Thèse Doct. Univ. Paris VI: 254p.

Naumov A. V. et Naumova Y. N., 1994. Decomposition of plant root material in the juvenile soils of the Kansk-Achinsk thermal power complex area. Eurasian Soil Sci., **26**: 46-60.

Nicolardot B., Chaussod R. et Catroux G., 1982. Revue des principales méthodes disponibles pour mesurer la biomasse microbienne et ses activités. Science du sol, **4**: 253-261.

Nicolardot B., 1988. Behaviour of newly immobilized nitrogen in three agricultural soils after addition of organic carbon substrates. In: Advances in nitrogen cycling in agricultural ecosystems. Wilson J. R. (Ed), Wallingford: 340-354.

Oades J. M., Kirkman M. A. et Wagner G. H., 1970. The use of Gas-Liquid Chromatography for the determination of sugars extracted from soils by sulfuric acid. Soil Sci. Soc. Am. Proc., **34**: 230-235.

Oades J. M. et Wagner G. H., 1971. Biosynthesis of sugars in soils incubated with ^{14}C -glucose and ^{14}C -dextran. Soil Sci. Soc. Am. Proc., **35**: 914-917.

Oades J. M., 1972. Studies on soil polysaccharides. III. Composition of polysaccharides in some Australian soils. Aust. J. Soil Res., **10**: 112-126.

Oades J. M. et Ladd J. N., 1977. Biochemical properties. In: Soil factors in crop production in a semi-arid environment. Russel J. S. et Greacen F. L. (Ed), University of Queensland Press: 126-160.

Oades J. M., 1984. Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. Plant and Soil, **76**: 319-337.

Oades J. M., 1989. An introduction to organic matter in mineral soil. Minerals in Soil Environment. Dixon J. B. et Weed S. B. (Ed), Madison: 89-159.

Ocio J. A. et Brookes P. C., 1990. An evaluation of methods for measuring the microbial biomass in soils following recent addition of wheat straw and the characterization of the biomass that develops. Soil Biol. Biochem., **22**: 685-694.

Ocio J. A., Brookes P. C. et Jenkinson D. S., 1991a. Field incorporation of straw and its effects on soil microbial biomass and soil inorganic N. Soil Biol. Biochem., **23**: 171-176.

Ocio J. A., Martinez J. et Brookes P. C., 1991b. Contribution of straw-derived N to total microbial biomass N following incorporation of cereal straw in soil. Soil Biol. Biochem., **23**: 655-659.

Pagney P., 1988. Le climat de Lamto (Côte d'Ivoire). In: Le climat de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) et sa place dans les climats de l'Ouest Africain. Lamotte M. et Tireford J.L. (Eds), Trav. Cherch. Lamto (R.C.I.), **8**: 31-79.

Palm C. A. et Sanchez P. A., 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. Biotropica, **22**: 330-338.

Parr J. F. et Papendick R. I., 1978. Factors affecting the decomposition of crop by microorganisms. In: Crop residue management systems. Oschwald W. R. (Ed), Madison, WI: 101-129.

Parton W. J., Schimel D. S., Cole C. V. et Ojima D. S., 1987. Analysis of factors controlling organic matter levels in Great Plains grasslands. Soil Sci. Soc. Am. J., **51**: 1173-1179.

Paul E.A. et Van Veen J.A., 1978. The use of tracers to determine the dynamic nature of soil organic matter. Trans. Int. Congr. Soil Sci. 11th, Univ. Alberta, Edmonton.

Paul E. A. et Clark F. E., 1989. Soil microbiology and biochemistry. San Diego, California 92101, Academic Press, Inc.: 273p.

Paul E. A. et Voroney R. P., 1980. Nutrient and energy flows through soil microbial biomass. In: Contemporary Microbial Ecology. Ellwood J. H. D.C., Latham M.S. et Lynch J.M. London, Academic Press: 215-237.

Paynes W. J., 1970. Growth yields and efficiency in chemosynthetic microorganisms. Annual Rev. Microbiol., **32**: 155-183

Perraud A., 1971. La matière organique des sols forestiers de la Côte d'Ivoire. Thèse Doct. ès Sciences, Univ. Nancy: 87p.

Pochon J. et Bacvarov I., 1973. Données préliminaires sur l'activité microbiologique des sols de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Rev. Ecol. Biol. Sol, **10**: 35-43.

Pochon J. et De Barjac H., 1958. Traité de microbiologie des sols. Paris.

Powlson D. S. et Jenkinson D. S., 1976. The effect of biocidal treatments on metabolism in soil: II. Gamma irradiation, autoclaving, air-drying and fumigation. Soil Biol. Biochem., **8**: 179-188.

Prieto-Fernandez A., Villar M. C., Carballas M. et Carballas T., 1993. Short-term effects of wildfire on the nitrogen status and its mineralization kinetics in an atlantic forest soil. Soil Biol. Biochem., **25**: 1657-1664.

Raich J. W. et Schlesinger W. H., 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. Tellus, **44B**: 81-99.

Raison R. J., 1979. Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. Plant and Soil **51**: 73-108.

Rao A. C. S., Smith S. L., Papendick R. I. et Parr J. F., 1991. Influence of added nitrogen interactions in estimating recovery efficiency of labelled nitrogen. Soil Sci. Soc. Am. J., **55**: 1616-1621.

Reinertsen S. A., Elliott L. F., Cochran V. L. et Campbell G. S., 1984. Role of available carbon and nitrogen in determining the rate of wheat straw decomposition. Soil Biol. Biochem., **16**: 459-464.

Richter D.D. et Babbar L.I., 1991. Soil diversity in the tropics. Adv. Ecol. Reserch., **21**: 315-389.

Riou G., 1974. Les sols de la savane de Lamto. Bull. Liaison Chercheurs de Lamto, **I**: 3-45.

Robbins G. B., Bushell J. J. et McKeon G. M., 1989. Nitrogen immobilization in decomposing litter contributes to productivity decline in ageing pastures of green panic (*Panicum maximum* var. *trichoglume*). J. Agri. Sci., **113**: 401-406.

Rouiller J., Burtin G. et Souchier B., 1972. La dispersion des sols dans l'analyse granulométrique. Méthode utilisant les résines échangeuses d'ions. Bull. ENSAIA Nancy, **14**: 193-205.

Russel J. D., Fraser A. R., Watson J. R. et Parsons J. W., 1974. Thermal decomposition of prptein in soil organic matter. Geoderma, **11**: 63-66.

Satchell J. E. et Lowe D. G., 1967. Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris*. Progress in soil biology. O. Graff et Satchell J. E. (Ed), Amsterdam: 102-119.

Schaefer R., 1974. Le peuplement microbien du sol de la savane de Lamto. Bull. Liais. Cherch. Lamto, **5**: 39-44.

Scheffe H., 1959. The analysis of variance. Wiley, New York.

Schlesinger W. H., 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. Ann. Rev. Ecol. Syst., **8**: 51-81.

Seech A. G. et Beauchamp E. G., 1988. Denitrification in soil aggreagtes of different sizes. Soil Sci. Soc. Amer. J., **52**: 1616-1621.

Shen S. M. Pruden G. et Jenkinson D. S., 1984. Mineralization and immobilization of nitrogen in fumigated soil and the measurement of microbial biomass nitrogen. Soil Biol. Biochem., **16**: 437-444.

Singh J. S. et Gupta S. R., 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. Bot. Rev., **43**: 449-528.

Singh J. S., Raghubanshi A. S. et Singh R. S., 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. Nature, **338**: 499-500.

Smith K. A. et Paul E. A., 1990. The significance of soil microbial biomass estimates. In: Soil Biochemistry. J. M. Bollag et Stotzhey H. (Ed), New York, **6**: 357-396.

Sowden F. J. et Ivarson K. C., 1962. Decomposition of forest litters. III. Changes in the carbohydrate constituents. Plant Soil, **16**: 389-400.

Sparling G. P., 1981. Microcalorimetry and other methods to assess biomass and activity in soil. Soil Biol. Biochem., **13**: 93-98.

Sparling G. P., Gupta V. V. S. R. et Zhu C., 1993. Release of ninhydrin-reactive compounds during fumigation of soil to estimate microbial C and N. Soil Biol. Biochem., **25**: 1803-1805.

Srivastata S. C., 1992. Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. Soil Biol. Biochem., **24**: 711-714.

Stevenson F. J., 1982. Soil carbohydrates. In: Humus chemistry. Wiley (Ed), New York: 146-171.

Swift M. J., Heal O. W. et Anderson J. M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 372p.

Tanner C. B. et Jackson M. L., 1948. Nomographs of sedimentation times for soil particles under gravity or centrifugal acceleration. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., **12**: 60-65.

Taylor B. R., Parkinson D. et Parsons W. F. J., 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. Ecology, **70**: 97-104.

Theng B. K. G., Tate K. R. et Sollins P., 1989. Constituents of organic matter in temperate and tropical soils. In: Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems. Coleman D.C., Oades J.M. et Uehara G. (Ed), Honolulu, University of Hawaii Press: 5-32.

- Thomas R. J. et Asakawa N. M., 1993. Decomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legumes. Soil Biol. Biochem., **25**: 1351-1361.
- Tian G., Kang B. T. et Brussaard L., 1992. Effects of chemical composition on N, Ca, and Mg release during incubation of leaves from selected agroforestry and fallow plant species. Biogeochem., **16**: 103-119.
- Tisdall J. M. et Oades J. M., 1982. Organic matter and water-stable aggregates in soil. J. Soil Sci., **33**: 141-163.
- Turchenek L. W. et Oades J. M., 1979. Fractionation of organo-mineral complexes by sedimentation and density techniques. Geoderma, **21**: 311-344.
- Van Veen J. A. et Kuikman P. J., 1990. Soil structural aspects of decomposition of organic matter by microorganisms. Biogeochem., **11**: 213-234.
- Van Vuuren M. M. I., Aerts R., Berendse F. et De Visser W., 1992. Nitrogen mineralization in heathland ecosystems dominated by different plant species. Biogeochem., **16**: 151-166.
- Vance E. D., Brookes P. C. et Jenkinson D. S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial C. Soil Biol. Biochem., **19**: 159-164.
- Vannier G. 1971. Signification de la persistance de la pédofaune après le point de flétrissement permanent dans les sols. Rev. Ecol. Biol. Sol, **8**: 343-315.
- Veremans X., Godden B. et Penninckx M. J., 1989. Factor analysis of the relationships between several physico-chemical and microbial characteristics of some belgian agricultural soils. soil Biol. Biochem., **21**: 53-58.
- Verhoef H. A. et Brussaard L., 1990. Decomposition and nitrogen mineralisation in natural and agro-ecosystem: the contribution of soil animals. Biogeochem., **11**: 175-211.
- Vong P. C., Kabibou I. et Jacquin F., 1990. Etudes des corrélations entre biomasse microbienne et différentes fractions d'azote organique présentes dans deux sols Lorrains. Soil Biol. Biochem., **22**: 385-392.
- Voroney R. P. et Paul E. A., 1984. Determination of kc and kn in situ for calibration of the chloroform fumigation-incubation method. Soil Biol. Biochem., **16**: 9-14.
- Vuattoux R., 1970. Observations sur l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto. Ann. Univ. Abidjan, **3** (série E 1): 285-315.

Vuattoux R., 1976. Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborées et arbustives dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire), deuxième note. Ann. Univ. Abidjan, **12** (série C): 35-63.

Waksman S. A., 1924. Influence of microorganisms upon the carbon-nitrogen ratio in the soil. J. Agri. Sci., **14**: 555-562.

Waksman S. A. et Tenney F. G., 1928. Composition of natural materials and their decomposition in the soil. III. The influence of nature of plants upon the rapidity of its decomposition. Soil Sci., **26**: 155-171.

Walinga I., Van Vark W. Houba V. J. G. et Van der Lee J. J., 1989. Plant analysis procedures. Dpt. Soil Sc. Plant Nutr., Wageningen Agricultural University, Syllabus, Part 7, : 197-200.

Watkins N. et Barraclough D., 1996. Gross rates of N mineralization associated with the decomposition of plant residues. Soil Biol. Biochem., **28**: 169-175.

Westerman R. L. et Kurtz L. T., 1973. Priming effect of ^{15}N labelled fertilizers on soil nitrogen in field experiments. Soil Sci. Soc. Am. Proc., **37**: 725-727.

Whistler R. L. et Kirby K. W., 1956. Composition and behavior of soil polysaccharides. J. Amer. Chem. Soc., **78**: 1755-1759.

White A. R., 1982. Visualization of cellulases and cellulose degradation. In: Cellulose and other natural polymer systems: biogenesis, structure and degradation. Brown Jr., R. M. (Ed.), Plenum Press, New York: 489-509.

White C. S., 1986. Effects of prescribed fire on rates of decomposition and nitrogen mineralization in a ponderosa pine ecosystem. Biol. Fert. Soils, **2**: 87-95.

Wiant H. V., 1967. Has the contribution of litter decay to forest "soil respiration" been overestimated? J. Forestry, **65**: 408-409.

Wu J., Brookes P. C. et Jenkinson D. S., 1993a. Formation and destruction of microbial biomass during the decomposition of glucose and ryegrass in soil. Soil Biol. Biochem., **25**: 1435-1441.

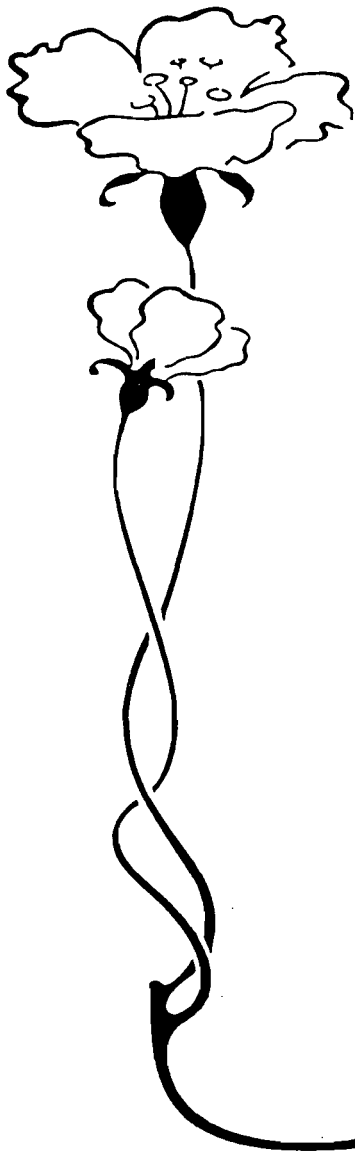
Wu J., O'Donnell A. G. et Syers J. K., 1993b. Microbial growth and sulfur immobilization following the incorporation of plant residues into soil. Soil Biol. Biochem., **25**: 1567-1573.

Xu J. G. et Juma N. G. 1993. Relations of shoot C, root C and root length with root-released C of two barley cultivars and the decomposition of root-released C in soil. Can. J. Soil Sci., **74**: 17-22.

Zagal E. et Persson J., 1994. Immobilization and remineralization of nitrate during glucose decomposition at four rates of nitrogen addition. Soil Biol. Biochem., **26**: 1113-1121.

Zaidi Z., 1985. Recherches sur les modalités de l'interdépendance nutritionnelle entre vers de terre et microflore dans la savane guinéenne de Lamto (Côte d'Ivoire). Esquisse d'un système interactif. Thèse Doct. 3è cycle, Univ. Paris Paris Sud/Orsay: 111p.

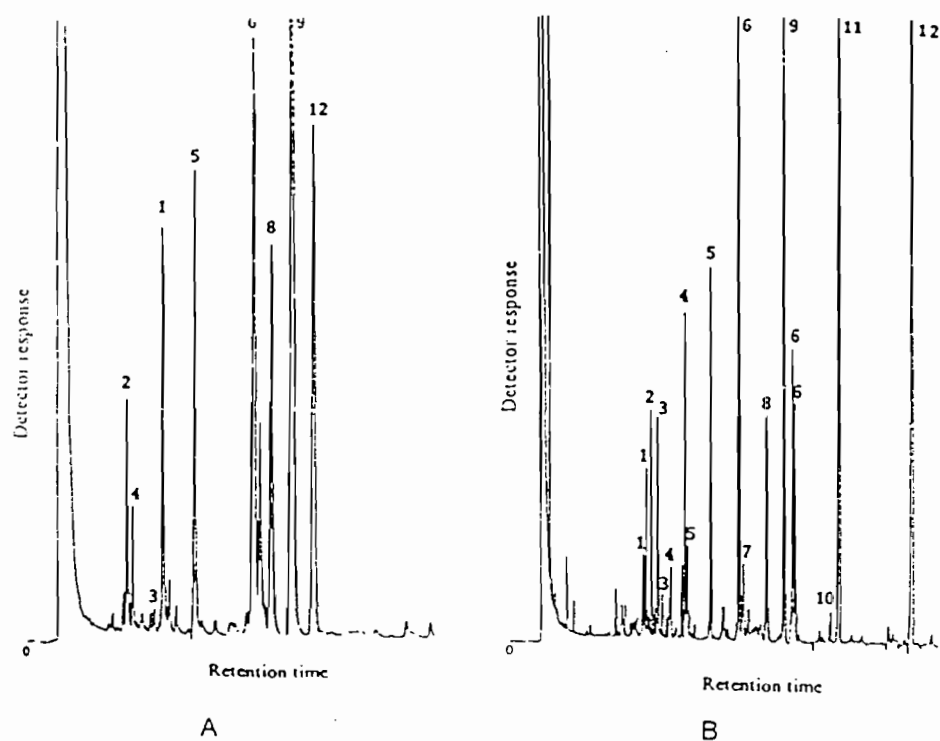
Zhang H., Thompson M. L. et Sandor J. A., 1988. Compositional differences in organic matter among cultivated and uncultivated arguudolls and hapludalfs derived from loess. Soil Sci. Soc. Amer. J., **52**: 216-222.



ANNEXES



ANNEXE 1: CHROMATOGRAMME REPRESENTANT LE PIC DE SORTIE DIVERS SUCRES
(in Larré-Larrouy et Feller, 1997)



Gas chromatograms of the acetylated (A) and silylated (B) hydrolysates of NS. Peak assignment : 1, arabinose ; 2, rhamnose ; 3, ribose ; 4, fucose ; 5, xylose ; 6, mannose ; 7, fructose ; 8, galactose ; 9, alpha-glucose ; 10, galacturonic acid ; 11, beta-glucose ; 12, myo-inositol. Chromatography conditions are described in Materials and Methods.

ANNEXE 2: DISTRIBUTION DES MONOSACCHARIDES LE LONG DE LA TOPOSEQUENCE

Annexe 2A: Distribution des monosaccharides ($\mu\text{g/g}$ sol) dans la savane arbustive.

	SA 1			SA 2			SA 3		
	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm
Ara	85,93	60,93	72,99	91,07	87,29	70,96	85,97	37,05	58,86
Rha	62,33	34,97	38,79	50,74	44,35	38,93	49,82	21,07	36,15
Rib	575,12	353,48	413,29	520,64	483,67	399,45	515,51	204,89	341,52
Fuc	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Xyl	213,79	103,75	134,66	231,89	180,53	141,17	216,06	97,96	127,33
Man	336,42	267,47	334,93	361,22	338,53	327,69	376,77	162,05	289,32
Fru	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal-NH ₂	18,19	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal	148,23	103,64	119,91	162,82	128,19	118,34	162,43	67,06	111,06
Glc-NH ₂	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal-AU	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	17,76	n.i.	23,86
Glu	814,35	544,34	676,73	863,96	735,46	646,73	857,48	359,41	579,22
Glc-AU	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Total	2254,37	1468,58	1791,30	2282,33	1998,02	1746,28	2281,81	949,48	1567,33

n.i: non identifié

Ara, arabinose; Rha, rhamnose; Rib, ribose; Fuc, fucose; Xyl, xylose; Man, mannose; Fru, fructose; Gal-NH₂, galactosamine; Glc-NH₂, glucosamine; Gal-AU, acide galacturonique; Glc, glucose; Glc-AU, acide glucuronique; SA, savane arbustive

ANNEXE 2

Annexe 2B: Distribution des monosaccharides ($\mu\text{g/g}$ sol) dans la savane à *Loudetia*.

	SL 1			SL 2			SL 3		
	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm
Ara	28,93	43,62	35,63	36,52	49,60	44,08	39,26	45,08	25,18
Rha	14,09	18,19	15,95	15,86	20,72	19,22	16,06	20,80	16,89
Rib	131,82	202,03	139,84	184,47	251,00	190,88	187,33	216,53	118,75
Fuc	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Xyl	95,01	135,12	97,21	65,34	107,88	96,98	89,48	95,04	38,42
Man	116,49	169,81	148,71	126,02	160,44	173,56	148,08	169,63	80,49
Fru	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal-NH2	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal	52,81	77,24	59,17	63,78	81,53	69,97	68,59	67,49	28,76
Glc-NH2	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal-AU	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	19,25	18,26	n.i.
Glu	328,71	460,95	367,09	329,79	454,31	416,30	376,03	412,86	186,09
Glc-AU	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Total	767,87	1106,97	863,60	821,78	1125,48	1010,99	944,07	1045,69	494,57

n.i. non identifié

Ara, arabinose; Rha, rhamnose; Rib, ribose; Fuc, fucose; Xyl, xylose; Man, mannose; Fru, fructose; Gal-NH2, galactosamine; Glc-NH2, glucosamine; Gal-AU, acide galacturonique; Glc, glucose; Glc-AU, acide glucuronique; SL, savane à *Loudetia*

ANNEXE 2

Annexe 2C: Distribution des monosaccharides ($\mu\text{g/g}$ sol) dans la forêt galerie.

	FG 1			FG 2			FG 3		
	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm
Ara	121,92	58,78	22,18	81,77	65,85	27,49	118,69	57,24	17,35
Rha	98,24	41,01	10,51	59,48	45,57	20,10	89,84	37,61	11,32
Rib	587,92	335,55	89,72	458,23	298,77	147,00	665,68	308,07	56,16
Fuc	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Xyl	178,59	87,14	11,56	121,25	94,10	47,51	141,17	79,43	37,03
Man	405,91	220,68	67,01	255,73	281,32	99,13	400,04	214,47	89,64
Fru	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal-NH2	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal	180,54	98,22	24,03	128,20	116,45	36,02	160,11	78,60	37,91
Glc-NH2	25,09	n.i.	n.i.	n.i.	22,95	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal-AU	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	37,10	n.i.	174,98	n.i.	n.i.
Glu	1067,84	495,64	156,28	610,86	576,76	192,07	892,37	453,73	189,07
Glc-AU	19,05	n.i.	n.i.	n.i.	13,44	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Total	2585,10	1337,02	381,29	1715,52	1552,30	596,31	2642,59	1229,14	438,48

ni: non identifié

Ara, arabinose; Rha, rhamnose; Rib, ribose; Fuc, fucose; Xyl, xylose; Man, mannose; Fru, fructose; Gal-NH2, galactosamine; Glc-NH2, glucosamine; Gal-AU, acide galacturonique; Glc, glucose; Glc-AU, acide glucuronique; FG, forêt galerie

ANNEXE 2

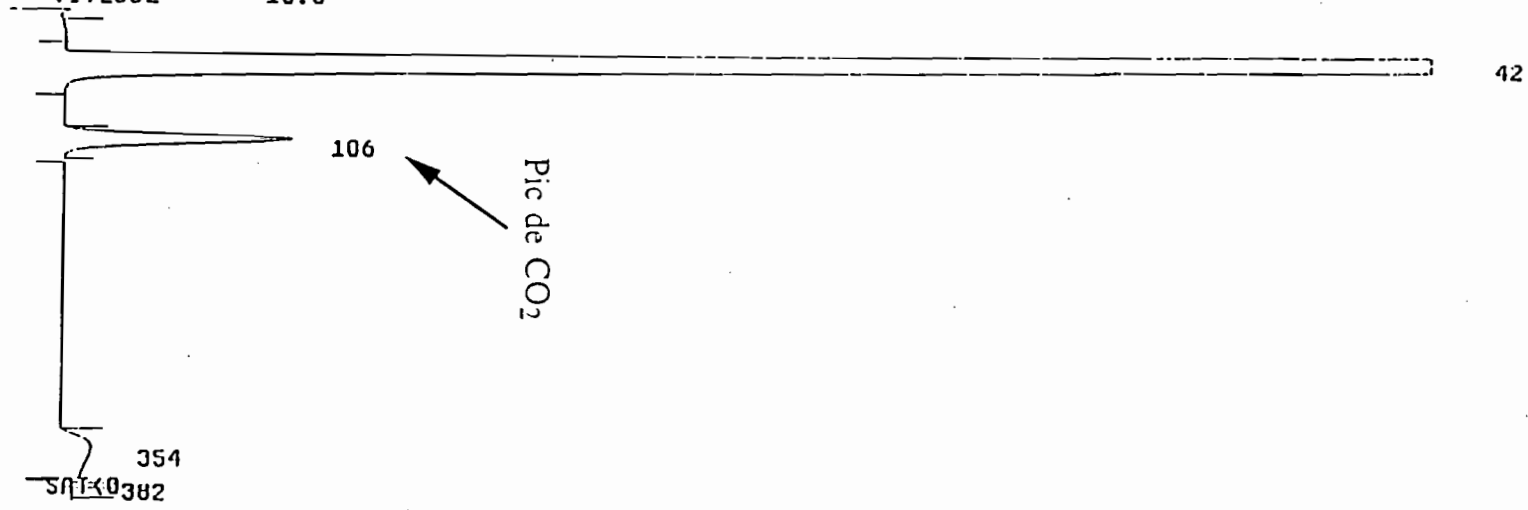
Annexe 2D: Distribution des monosaccharides dans la forêt plateau.

	FP 1			FP 2			FP 3		
	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm
Ara	77,92	51,91	43,41	50,35	69,05	29,42	124,03	77,18	44,73
Rha	43,45	32,42	21,92	33,72	55,28	14,15	79,86	50,43	24,68
Rib	370,50	229,84	209,74	278,89	428,84	148,57	646,15	433,02	217,08
Fuc	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Xyl	79,98	56,32	44,95	52,90	70,68	28,68	132,31	82,69	59,81
Man	232,21	147,10	124,72	122,95	162,60	94,72	269,78	201,48	127,56
Fru	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal-NH2	n.i.	n.i.	n.i.	v	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Gal	115,39	76,05	55,08	67,27	79,81	38,61	152,31	92,94	58,97
Glc-NH2	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	28,13	n.i.	n.i.
Gal-AU	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	47,03	37,47	n.i.
Glu	910,74	327,11	226,34	312,42	359,17	171,19	661,15	384,51	258,89
Glc-AU	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.	n.i.
Total	1830,18	920,75	726,16	918,51	1225,44	525,34	2140,75	1359,72	791,72

n.i. non identifié

Ara, arabinose; Rha, rhamnose; Rib, ribose; Fuc, fucose; Xyl, xylose; Man, mannose; Fru, fructose; Gal-NH2, galactosamine; Glc-NH2, glucosamine; Gal-AU, acide galacturonique; Glc, glucose; Glc-AU, acide glucuronique; FP, forêt de plateau

DATE 031296
 HEURE 160246
 ATTENUATION 64
 VITESSE 10.0



DATE 031296
 HEURE 160246

RESULTATS D'INTEGRATION

NA:1403

PARAMETRES INTEGRATION :1

TEMPS	SURFACE	CB
42	5848112	Z1
106	84858	T1
354	74163	T1
382	3482	-1
390	17520	-2
393	11606	-3
TOTAL:	6039741	

ENICA 31
 NA:1403
 PARAMETRES CALCUL: 1
 METHODE: ETALON EXTERNE
 MODE: DROITE -1 POINT(S)
 ECHANTILLON: 51

TEMPS	RESULTAT	NC	SURFACE	T.REL	NOM
354 REF 1					
42		1	5848112	.11	
106	20.660 +03	2	84858	.29	

ANNEXE 3: CHROMATOGRAMME REPRESENTANT LE PIC DE SORTIE DU CO₂

**ANNEXE 4: VARIATIONS DES POTENTIELS DE MINERALISATION DU CARBONE, ET
D'ACCUMULATION NETTE DE L'AZOTE MINERAL.**

Annexe 4A: Variations des potentiels de minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2/\text{g sol}$), et d'accumulation nette de l'azote ($\mu\text{g N-}/\text{g sol}$), et coefficients de minéralisation (%) dans la savane arbustive.

	CO ₂	$\frac{\text{C-CO}_2}{\text{C}}$ (%)	N total	$\frac{\text{N total}}{\text{N}}$ (%)
SA 1				
0-5 cm	233,51	1,99	10,08	1,21
5-10 cm	232,55	2,38	11,45	1,62
10-20 cm	240,40	2,49	10,28	1,82
SA 2				
0-5 cm	235,88	1,84	10,47	1,40
5-10 cm	202,91	1,86	10,47	1,53
10-20 cm	209,29	2,14	15,99	2,64
SA 3				
0-5 cm	235,06	1,93	10,35	1,29
5-10 cm	207,51	1,87	15,27	2,01
10-20 cm	263,19	2,63	16,95	3,05

ANNEXE 4

Annexe 4B : Variations des potentiels de minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2/\text{g sol}$), et d'accumulation nette de l'azote ($\mu\text{g N-g sol}$), et coefficients de minéralisation(%) dans la savane à *Loudetia simplex*.

	CO2	$\frac{\text{C-CO}_2}{\text{C}}$ (%)	N total	$\frac{\text{N total}}{\text{N}}$ (%)
SL 1				
0-5 cm	137,90	1,97	11,52	2,62
5-10 cm	148,70	2,29	9,80	2,42
10-20 cm	138,72	2,51	8,39	3,35
SL 2				
0-5 cm	149,40	1,99	7,26	1,45
5-10 cm	171,07	2,77	9,20	2,49
10-20 cm	140,79	2,70	7,01	2,03
SL 3				
0-5 cm	137,22	2,06	8,91	2,62
5-10 cm	137,73	2,38	8,93	3,43
10-20 cm	145,28	2,81	7,84	2,62

ANNEXE 4

Annexe 4C: Variations des potentiels de minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2/\text{g sol}$), et d'accumulation nette de l'azote ($\mu\text{g N-}/\text{g sol}$), et coefficients de minéralisation(%) dans la forêt galerie.

	CO ₂	$\frac{\text{C-CO}_2}{\text{C}}$ (%)	N minéral total	$\frac{\text{N total}}{\text{N}}$ (%)
FG 1				
0-5 cm	494,20	1,82	50,70	1,88
5-10 cm	308,71	2,64	27,02	2,21
10-20 cm	189,20	4,47	11,30	4,43
FG 2				
0-5 cm	537,47	1,65	59,82	1,87
5-10 cm	268,26	1,67	36,93	2,09
10-20 cm	132,31	2,28	11,43	1,99
FG 3				
0-5 cm	528,22	1,81	50,38	1,76
5-10 cm	301,16	2,08	28,59	2,09
10-20 cm	165,99	3,33	11,81	2,41

ANNEXE 4

Annexe 4D: Variations des potentiels de minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2/\text{g sol}$), et d'accumulation nette de l'azote ($\mu\text{g N-g sol}$), et coefficients de minéralisation(%) dans la forêt plateau.

	CO ₂	$\frac{\text{C-CO}_2}{\text{C}}$ (%)	N minéral total	$\frac{\text{N total}}{\text{N}}$ (%)
FP 1				
0-5 cm	416,27	2,12	30,60	1,43
5-10 cm	377,28	2,89	34,83	2,39
10-20 cm	198,56	2,43	17,24	2,13
FP 2				
0-5 cm	418,37	1,96	38,52	1,73
5-10 cm	302,44	2,33	24,24	1,99
10-20 cm	256,81	3,41	17,24	2,76
FP 3				
0-5 cm	428,62	1,77	35,78	1,43
5-10 cm	294,44	2,11	30,09	2,31
10-20 cm	168,44	1,84	16,74	2,31

**ANNEXE 5: TENEURS INITIALES ET ACCUMULATION BRUTE D'AZOTE MINERAL DANS LES
SOLS DE DIFFERENTS FACIES DE SAVANE ET DE FORET.**

Annexe 5A : Teneur initial en azote minéral ($\mu\text{g N-NH}_4+(\text{NO}_3+\text{NO}_2)/\text{g sol}$) de différents horizons des sols le long de la caténa. L'écartype est donné entre parenthèse ($n= 2$).

N° de prélèvement	1	2	3
Savane arbustive			
0-5 cm	5,01 (0,34)	4,02 (0,93)	4,13 (0,15)
5-10 cm	3,06 (0,04)	2,21 (0,32)	4,94 (0,06)
10-20 cm	2,09 (0,28)	3,77 (0,36)	5,81 (0,15)
Savane à <i>Loudetia</i>			
0-5 cm	3,05 (0,91)	2,66 (0,45)	3,44 (0,19)
5-10 cm	2,07 (0,13)	2,49 (0,08)	2,72 (0,23)
10-20 cm	1,40 (0,23)	3,74 (0,11)	2,21 (0,78)
Forêt galerie			
0-5 cm	12,75 (0,34)	14,22 (0,25)	14,39 (4,90)
5-10 cm	4,89 (0,21)	10,52 (0,45)	5,75 (0,15)
10-20 cm	3,50 (0,32)	4,67 (0,23)	2,85 (0,13)
Forêt plateau			
0-5 cm	20,21 (0,57)	10,47 (0,59)	14,88 (0,21)
5-10 cm	8,09 (0,23)	7,47 (1,95)	7,28 (0,74)
10-20 cm	6,99 (0,21)	8,51 (0,83)	4,58 (0,15)

ANNEXE 5

Annexe 5B: Accumulation brute de l'azote minéral ($\mu\text{g N-NH}_4+(\text{NO}_3+\text{NO}_2)/\text{g sol}$) dans les différents horizons de sols, après 7 jours d'incubation.

L'écartype est donné entre parenthèse (n= 2).

N° de prélèvement	1	2	3
Savane arbustive			
0-5 cm	15,09 (0,34)	14,49 (0,89)	14,48 (0,19)
5-10 cm	14,51 (0,11)	12,68 (0,06)	20,21 (2,18)
10-20 cm	12,36 (0,42)	19,76 (2,78)	22,76 (0,11)
Savane à <i>Loudetia</i>			
0-5 cm	14,57 (0,19)	9,92 (0,28)	12,35 (2,33)
5-10 cm	11,87 (3,12)	11,69 (0,62)	11,64 (0,68)
10-20 cm	9,78 (0,30)	10,74 (0,64)	10,05 (0,98)
Forêt galerie			
0-5 cm	63,45 (1,32)	74,04 (1,19)	64,77 (0,76)
5-10 cm	31,91 (0,02)	47,45 (0,74)	34,34 (0,28)
10-20 cm	14,79 (0,08)	16,10 (0,53)	14,66 (0,57)
Forêt plateau			
0-5 cm	50,81 (0,49)	48,99 (0,51)	50,66 (2,10)
5-10 cm	42,92 (0,23)	31,71 (0,64)	37,37 (0,11)
10-20 cm	24,23 (0,11)	25,74 (3,31)	21,32 (0,36)

ANNEXE 6

Annexe 6A: Cinétique de la minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol sec}$) dans les sols incomplets et dans les sols témoins.

Temps (jours)	1	3	7	14	21
Sol 1	691,4	1046,2	1671,4	2301,4	3048,9
Sol 2	774,5	1118,6	1828,7	2609,5	3411,3
Sol 3	978,3	1472,3	2338,1	3397,1	3817,9
Sol 4	1026,4	1533,6	2306,8	3533,8	4158,5
Sol 5	1010,9	1485,2	2292,6	3234,1	4064,0
Sol 6	980,0	1476,7	2237,7	3049,4	3620,1
TR	1116,0	1638,9	2474,6	3534,4	4423,5
TN	1390,4	2222,0	3431,0	4973,4	5643,0

TR: témoin reconstitué (sol reconstitué après fractionnement)

TN: témoin normal (sol non fractionné)

Annexe 6B: Evolution des contributions (calculées) des fractions à la minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2/\text{poids de fraction}$).

Temps (jours)	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000	Total	TR	TN
	μm								
1	424,6	341,5	137,7	89,6	105,2	136,1	1234,7	1116,0	1390,4
3	592,7	520,3	166,6	105,3	153,8	162,2	1700,9	1638,9	2222,0
7	803,1	645,8	136,4	167,8	181,9	236,8	2171,8	2474,6	3431,0
14	1232,9	924,8	137,2	0,6	300,3	484,9	3080,7	3534,4	4973,4
21	1374,6	1012,2	605,7	265,0	359,5	803,4	4420,4	4423,5	5643,0

*: $\mu\text{g C-CO}_2/20 \text{ g sol}$; TR: témoin reconstitué; TN: témoin normal

ANNEXE 7

Annexe 7A: Cinétique de l'accumulation brute de l'azote minéral total ($\mu\text{g N}/20 \text{ g sol sec}$) dans les sols incomplets et dans les sols témoins.

Temps (jours)	1	3	7	14	21
Sol 1	280,2	317,4	326,4	299,4	241,6
Sol 2	392,4	451,8	560,4	496,0	453,0
Sol 3	490,0	583,0	637,4	641,2	607,0
Sol 4	449,8	599,0	657,6	644,8	603,4
Sol 5	470,4	589,2	645,0	661,2	607,8
Sol 6	480,4	553,4	630,8	659,4	621,2
TR	558,6	605,0	642,4	655,4	657,0
TN	309,4	369,6	368,0	348,4	306,6

TR: témoin reconstitué (sol reconstitué après fractionnement)
 TN: témoin normal (sol non fractionné)

Annexe 7B: Cinétique de l'accumulation nette de l'azote minéral total ($\mu\text{g N}/20 \text{ g sol sec}$) dans les sols incomplets et dans les sols témoins.

Temps (jours)	1	3	7	14	21
Sol 1	189,5	226,7	235,7	208,7	150,9
Sol 2	225,7	285,1	300,3	329,3	286,3
Sol 3	305,8	398,8	453,2	457,0	422,8
Sol 4	277,5	426,7	485,3	472,5	431,1
Sol 5	285,6	404,4	460,2	476,4	423,0
Sol 6	313,6	386,6	464,0	492,6	454,4
TR	365,5	411,9	449,3	462,3	463,9
TN	153,4	213,6	212,0	192,4	150,6

TR: témoin reconstitué (sol reconstitué après fractionnement)
 TN: témoin normal (sol non fractionné)

ANNEXE 8

Annexe 8A: Evolution de l'accumulation nette de l'ammonification ($\mu\text{g N-NH}_4/20\text{g sol}$) dans le sol fractionné (TR) et dans le sol non fractionné (TN), et contributions (calculées) des différentes fractions.

Temps (jours)	μm						Total	TR	TN
	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000			
1	239,6	139,1	53,6	94,3	77,8	65,1	669,5	445,6	161,8
3	243,0	129,5	12,8	-8,9	7,2	35,9	419,5	493,4	215,6
7	271,0	151,3	-8,1	-22,7	-6,6	2,5	387,4	528,8	192,2
14	280,0	186,3	17,8	5,1	-11,8	-13,2	464,2	499,4	108,4
21	303,2	255,1	74,2	50,1	48,4	34,9	765,9	441,4	30,4

(TR: témoin reconstitué; TN: témoin normal)

Annexe 8B: Evolution de l'accumulation nette des nitrites+nitrates ($\mu\text{g N-NO}_3+\text{NO}_2/20\text{ g sol}$) dans le sol fractionné (TR) et dans le sol non fractionné (TN), et contributions (calculées) des différentes fractions.

Temps (jours)	μm						Total	TR	TN
	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000			
1	-53,7	0,7	6,1	-6,2	2,1	-13,3	-64,3	-80,0	-8,4
3	-57,9	-2,7	0,3	-5,8	0,3	-10,7	-76,5	-81,4	-2,0
7	-57,5	-2,3	4,3	-13,2	-4,3	-17,3	-90,3	-79,4	19,8
14	-26,5	-53,3	-12,5	-15,2	-2,3	-17,1	-126,9	-37,0	84,0
21	9,7	-77,5	-33,1	-17,2	-7,5	-25,5	-151,1	22,5	120,2

(TR: témoin reconstitué; TN: témoin normal)

ANNEXE 8

Annexe 8C: Evolution de l'accumulation nette de l'azote ($\mu\text{g N}/20 \text{ g sol}$) dans le sol fractionné (TR) et dans le sol non fractionné (TN), et contributions (calculées) des différentes fractions.

Temps (jours)	0,05-2	2-20	20-50	50-100	100-250	250-2000	Total	TR	TN
	μm								
1	176,0	139,8	59,7	88,0	79,9	51,9	595,3	365,5	153,4
3	185,2	126,8	13,1	-14,7	7,5	25,3	343,2	411,9	213,6
7	213,6	149,0	-3,9	-35,9	-10,9	-14,7	297,2	449,3	212,0
14	253,6	133,0	5,3	-10,1	-14,1	-30,3	337,4	462,3	192,4
21	313,0	177,6	41,1	32,8	40,9	9,5	614,9	463,9	150,6

(TR: témoin reconstitué; TN: témoin normal)

ANNEXE 9

Annexe 9: Variation de l'accumulation brute de l'azote minéral [$\mu\text{g NH}_4+(\text{NO}_2+\text{NO}_3)/20\text{g sol sec}$], dans le sol témoin, et dans les sols auxquels différents substrats végétaux ont été apportés.*

Temps (jours)	1	3	7	14
T	87,0	91,2	77,6	76,0
A	12,4	5,0	3,6	0,8
L	12,4	3,2	8,2	4,2
RA	9,0	7,0	14,4	28,0
RL	10,6	10,6	35,8	127,4
In	12,6	3,0	4,6	1,6
B	12,2	4,0	1,7	1,2
Cr	10,4	4,0	3,2	1,8
Cu	12,8	6,2	5,6	4,2
P	10,0	1,4	3,6	1,0

*: n=3

T: sol témoin; A: sol+ *Andropogon*; L: sol+*Loudetia*; RA: sol+racines de *Andropogon*; RL: Sol+racines de *Loudetia*; In: sol+*Indigofera*; B: sol+*Bridelia*; Cr: sol-*Crossopteryx*; Cu: sol+*Cussonia*; P: sol+*Piliostigma*.

ANNEXE 10: REPONSE DU SOL A L'APPORT DE MOLECULES ORGANIQUES ET MINERALES DIVERSES.

Expérience 1.

Annexe 10A: Evolution du potentiel de minéralisation du carbone de différents substrats (% quantité apportée), et de la matière organique du sol (% carbone organique). L'écart-type est donné entre parenthèses (n= 3).

Jours	1	3	7	14
MOS	0,49 (0)	1,0 (0,03)	1,36 (0,03)	2,26 (0,02)
Glucose-C	21,29 (0,79)	43,87 (1,79)	53,48 ^a (2,94)	48,79 ^a (2,09)
Leucine-C	3,71 (0,36)	38,56 (2,17)	54,51 ^a (2,92)	42,61 ^a (8,78)
Urée-C	13,51 (0,69)	11,09 (0,47)	22,01 (2,13)	18,90 (2,93)

Les valeurs portant une même lettre (par colonne) ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% (Test S de Scheffe).

Expérience 2.

Annexe 10B: Evolution du potentiel de minéralisation du carbone de différents substrats (% quantité apportée), et de la matière organique du sol (% carbone organique). L'écart-type est donné entre parenthèses (n= 3).

Jours	1	3	7	14
Sol témoin	0,59 ^a (0,02)	1,14 ^a (0,04)	1,69 (0,04)	2,39 ^a (0,08)
Cellulose	0,97 ^a (0,37)	1,96 ^a (0,88)	9,50 ^a (0,52)	15,05 ^c (2,23)
Gélatine	4,77 (0,20)	8,85 (0,37)	9,03 ^a (1,22)	12,16 ^{b,c} (1,69)
Lignine	3,41 (0,20)	6,22 (0,90)	8,63 ^a (0,36)	10,34 ^b (1,36)
Tanin	0,32 ^a (0,08)	2,56 ^a (0,25)	6,38 (0,71)	5,57 ^a (0,72)

Les valeurs portant une même lettre (par colonne) ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% (Test S de Scheffe).

ANNEXE 11

Annexe 11: Evolution du potentiel d'accumulation nette de l'azote minéral suite à l'apport de différents substrats (% quantité apportée), et de la matière organique du sol (% azote total). L'écart-type est donné entre parenthèse (n= 3).

Jours	1	3	7	14
MOS	1,48 (0,04)	1,87 (0,15)	1,24 (0,02)	1,05 (0,06)
Ammonium nitrate	25,46 ^a (1,58)	106,50 ^a (3,87)	110,46 ^a (26,40)	129,64 ^b (50,60)
Leucine	30,39 ^a (0,64)	56,96 ^a (21,29)	59,95 (12,29)	60,53 ^a (4,73)
Urée	43,55 (6,62)	95,38 ^a (20,21)	99,05 ^a (18,33)	92,41 ^{a,b} (15,12)

Les valeurs portant une même lettre (par colonne) ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% (Test S de Scheffe).

ABSTRACT

Soil organic matter dynamics plays a major role in ecosystem functioning. The main agent of this dynamics is soil microflora, which mineralization activities depend on and determine soil organic matter its quantity and quality.

In order to understand the relationships between the chemical composition of organic compounds and soil microbial activity, the heterogeneity of soil organic matter at various scales and potential biological activity such as carbon and nitrogen mineralization were measured in different savanna and forest facies in a humid savanna (Lamto, Côte d'Ivoire). Inside the soil profile of a particular savanna facies, a detailed study was conducted.

Organic matter content in Lamto savanna soils is low. Most of soil organic matter results from microbial transformations and do not allow an intense mineralization activity. Soil microbial activity only weakly depended on the herbaceous or lignous origin and of the C/N ratio of soil organic matter. The microbial activity of decomposition of simple chemical substrates confirmed the driving role of soil organic carbon in nitrogen mineralization in the short term: microorganisms do not lack organic nitrogen, but lack easily assimilable organic carbon. The microorganism pool appears as a temporary storage of soil mineral nitrogen.

Most of soil organic matter is bounded to fine particles which account for a small part of the soil weight. The relationships between the chemical composition of soil organic compounds and microbial activity was assessed by estimating the contributions of soil organo-mineral fractions to soil biological activity. The C/N ratios and $\delta^{15}\text{N}$ abundance were correlated with the size of the fractions, indicating the high level of total soil organic matter transformation. The sum of the carbon dioxide produced by the fractions was similar to the carbon dioxide produced from a complete recombined soil: carbon mineralization was additive, but not the mineral nitrogen accumulation. The dynamics of net nitrogen mineralization in individual fractions depended on the nitrogen mineralization in other fractions.

Keywords: Savanna, Forest, Carbon, Nitrogen, $\delta^{15}\text{N}$ natural abundance, Mineralization, Microbial biomass, Plant residues

RESUME

La dynamique de la matière organique dans le sol est un déterminant majeur du fonctionnement de l'écosystème. L'agent principal de cette dynamique est la microflore hétérotrophe du sol dont les activités minéralisatrices conditionnent et dépendent de la quantité et de la qualité de la matière organique présente dans le sol.

Notre objectif était d'étudier les déterminismes chimiques et microbiens de la dynamique de la matière organique et de la minéralisation de l'azote dans les sols de différents faciès de savane et de forêt d'une savane humide (Lamto, Côte d'Ivoire). Au sein de l'un des faciès de savane, une étude détaillée a été menée dans le but d'évaluer les liens entre les propriétés chimiques des particules de matière organique et les activités microbiennes de minéralisation du carbone et de l'azote.

Ces résultats ont confirmé la faible teneur en matière organique des sols dans les écosystèmes de Lamto. La variabilité des ressources dans les sols de Lamto se manifeste à la fois du point de vue quantitatif (distribution de la matière organique) et qualitatif (composition chimique de la matière organique). La matière organique des sols est essentiellement composée de produits ayant déjà subi de nombreuses transformations microbiennes. Il en résulte un faible niveau d'activité microbienne même en conditions optimales. L'origine ligneuse ou herbacée, et les rapports C/N de la matière organique du sol semblent avoir peu d'influence à court terme, sur l'activité des micro-organismes du sol. L'observation de la réponse de ceux-ci à l'apport de substrats chimiquement simples a confirmé le rôle prépondérant, à court terme, du carbone vis-à-vis de la minéralisation de l'azote: les micro-organismes ne manquent pas de substrat organique azoté, mais de substrat organique carboné *facilement assimilable*. En revanche, le compartiment microbien apparaît capable de jouer le rôle d'une structure de stockage transitoire de l'azote minéral du sol.

La plus grande partie du stock organique du sol est associée aux fractions organo-minérales fines (argiles et limons fins) qui ne représentent qu'une faible proportion du poids total du sol. C'est aussi dans ces fractions que sont mesurés les rapports C/N les plus bas et les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ les plus fortes, témoignages du grand nombre de transformations microbiennes subies par la matière organique du sol. Les potentiels de minéralisation de la matière organique associée aux différentes fractions organo-minérales a été estimée en comparant l'activité biologique de sols auxquels il manque une fraction donnée, à celle d'un sol fractionné et reconstitué. L'activité respirométrique du sol est un processus additif: la production de dioxyde de carbone du sol total n'est que la somme de la production dans les différentes fractions granulométriques du sol. En revanche, l'accumulation d'azote minéral dans le sol n'est pas la simple addition des accumulations qui se produisent dans les fractions granulométriques: l'immobilisation, et la production nette d'azote minéral dans un sol est fonction de la quantité et de la qualité de la matière organique des différentes fractions, mais surtout du transfert entre fractions.

Mots-clé: Savane, Forêt, Carbone, Azote, Azote 15, Minéralisation, Biomasse microbienne, Résidus végétaux