# Processus de décomposition

## Différents stades de la transformation de la matière organique

Les matières organiques végétales se transforment au cours du temps selon différents stades : décomposition, minéralisation et enfin formation de molécules stables.   
La décomposition est possible grâce à l’action de la macrofaune et mégafaune (organismes supérieurs à 2mm) qui enfouissent et fragmentent la matière végétale, facilitant alors l’action de la microfaune et de la microflore. La microfaune comprend les champignons qui décomposent plutôt des composés récalcitrants tels que la cellulose ou la lignine alors que la microflore comprends les bactéries qui elles, décomposent plutôt les composés solubles (Trinsoutrot, 1999). Toutefois, il a été admis plus tard que les bactéries sont elles aussi capables de dégrader la matière organique récalcitrante (Bugg et al., 2011).  
Les microorganismes dégradent la matière organique végétale fraîche grâce à des actions enzymatiques. Les produits alors formés sont des composés organiques tels que par exemple du glucose, des acides gras, des acides aminés,… Les composés organiques issus de la décomposition sont ensuite recombinés grâce à d’autres produits microbiens agissant comme liants ce qui permet l’obtention de polymères stables. La source de production majeure des produits microbiens est la matière organique labile qui est le compartiment le plus efficacement utilisé par les microorganismes. La mort de ces derniers constitue aussi une source de matière organique fraîche qui est ensuite dégradée par les microorganismes vivants. La matière organique obtenue après décomposition est appelée matière organique humifiée et est liée à la matrice du sol grâce aux produits microbiens qui permettent la formation d’agrégats. Ce sont ces interactions entre matrice du sol et matière organique (interaction organo-minérales) qui permettent la stabilisation de la matière organique. De plus, la macrofaune, de par la formation de biostructures, est elle aussi responsable d’interactions organo-minérales et donc de la stabilisation du carbone (Derrien et al., 2016).  
La micro et macroflore sont donc en relation étroite dans le processus de décomposition des matières organiques. Ces relations sont d’autant plus importantes que le sol est pauvre en matières organiques (Trinsoutrot, 1999). En outre, la régulation des microorganismes dépend de l’ensemble de la faune du sol : certains bactérivores entrainent la diminution de la population de microorganismes mais les rendent toutefois plus actifs. C’est donc tout le réseau trophique qui entre en jeu dans les mécanismes de dégradation des matières organiques (Derrien et al., 2016).   
La dégradation complète de la matière organique et des microorganismes du sol conduit à la formation de composés minéraux (tel que le CO2 issu de la respiration) : c’est la minéralisation.   
Ces matières minérales telles que l’azote ou le phosphore sont ensuite réutilisées par les plantes pour leur croissance. La minéralisation est donc source de fertilisation et le processus de « priming effect » augmente la disponibilité des nutriments pour la plante. En effet, lorsque de la matière organique fraîche est ajoutée dans le sol on observe une surminéralisation de la matière organique humifiée. Le carbone qui y était stocké est normalement difficilement dégradable par les décomposeurs. Or, ceux-ci peuvent puiser l’énergie nécessaire au destockage du carbone dans la matière organique fraîche apportée, entrainant la minéralisation de la matière organique du sol et donc une baisse des stocks de carbone (Quae 2017, chap 3).

## Couplage des cycles du carbone et de l’azote

A travers ce processus complexe de décomposition de la matière organique, deux cycles d’éléments chimiques ont été principalement étudiés : celui de carbone et de l’azote afin de mieux comprendre leurs stockage/déstockage.

Le stockage/déstockage d’azote minéral correspond aux phénomènes d’organisation et de minéralisation. Lorsqu’il y a minéralisation, la dégradation de la matière organique par la biomasse microbienne entraine la production d’azote minéral, disponible dans le sol. Au contraire, lorsqu’il y a immobilisation, les microorganismes prélèvent de l’azote minéral dans le sol pour pouvoir ensuite dégrader la matière organique.   
Les processus d’organisation/minéralisation dépendent de la teneur en carbone et en azote du résidu : plus la quantité de carbone apportée est importante et plus la biomasse microbienne a besoin d’azote pour l’assimiler. Les cycles du carbone et de l’azote ne sont donc pas interdépendants. Il a été estimé que pour un ratio C/N caractérisant le résidu inférieur à 24 une minéralisation nette du carbone était observée alors que c’est le contraire (organisation nette) pour un rapport C/N supérieur à 24 (Trinsoutrot, 1999). Toutefois ces processus ne dépendent pas seulement de la composition des résidus mais aussi des besoins des communautés microbiennes. Ce dernier point sera développé plus en détail dans la seconde partie.

FIGURE

Cependant, bien que l’organisation (aussi appelée immobilisation) et la minéralisation dépendent de la teneur en azote du résidu, aucun effet n’a été observé à long terme à partir de ce seul paramètre. En revanche la disponibilité globale de l’azote durant la décomposition aurait un effet. La décomposition de la matière organique se réalise effectivement en 2 étapes : la dégradation des composés solubles qui intervient au début du processus et qui nécessite une quantité importante d’azote ainsi que la dégradation des composés plus récalcitrants qui intervient plus tard dans le processus et qui nécessite moins d’azote (Cotrufo et al., 2013),(Recous, 1995) .  
Toutefois, en conditions limitantes en N, on observe une plus faible croissance des microorganismes car ceux-ci n’ont pas assez de nutriments pour permettre leur développement (Cotrufo et al., 2013). Cela entraine donc une plus faible quantité de carbone assimilée ainsi qu’une baisse de la respiration et donc une baisse de la minéralisation du C. De plus, dans ce cas-là ; l’azote est immobilisé directement après avoir été minéralisé, il n’y a donc pas d’accumulation (Recous, 1995). En revanche, on observe une diminution de la quantité d’azote organique au cours de la décomposition. Il semblerait donc que l’azote soit ensuite reminéralisé (Trinsoutrot, 1999).  
Cependant si le résidu a un rapport C/N plutôt bas permettant de couvrir les besoins en azote des microorganismes, la teneur en azote du sol n’influera pas sur la décomposition. Dans ce cas, l’activité bactérienne se verra stimulée ce qui va accélérer la décomposition des résidus et donc améliorer le stockage du carbone dans le sol (Derrien et al., 2016). L’augmentation de l’activité microbienne va aussi conduire à une importante minéralisation nette, notamment au début de la décomposition, durant les 2 premiers mois. Dans ce cas-là, l’essentiel de l’azote présent dans le résidu aura été assimilé par les microorganismes durant la décomposition et/ou humifié (Trinsoutrot, 1999).

L’azote minéral produit par les décomposeurs est sous forme d’ammonium (NH4+). Cet ammonium est ensuite transformé par des bactéries nitrifiantes pour donner des ions nitrates (NO3-). C’est cette dernière forme de l’azote qui est préférentiellement assimilée par les plantes. Cela explique le fait que le NH4+ est à l’inverse préférentiellement immobilisé par rapport au NO3-.

FIG CYCLE DE L’AZOTE

Les bactéries et champignons ne sont pas les seuls organismes responsables des processus de minéralisation/immobilisation. En effet, la macrofaune favorise la minéralisation du carbone car elle permet la mise en contact des microbes avec la matière organique dans son tube digestif. D’autre part, il est plus facile pour les microbes de dégrader la matière organique dans ces conditions puisque la digestion est elle aussi source d’altération de la matière organique (Derrien et al., 2016).

En gros :

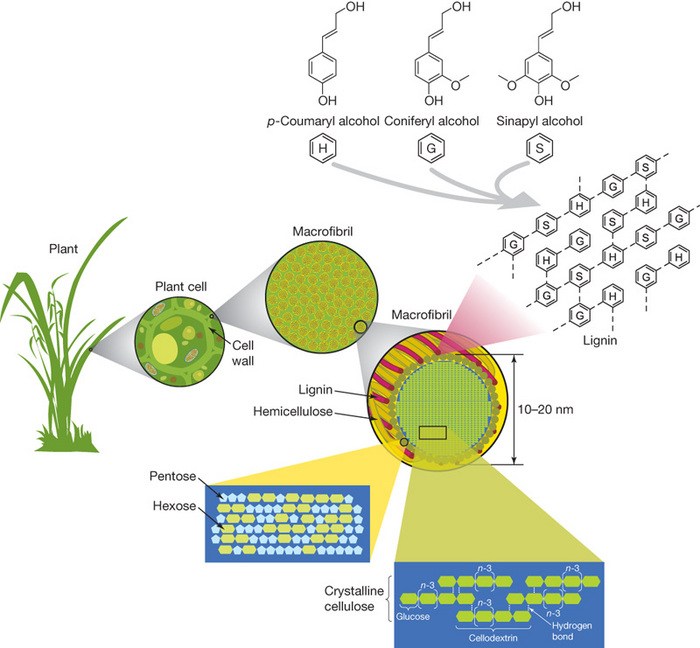
Résidu ac peu d’N 🡪 N immo dès qu’il a été minéralisé 🡪 pas d’accumulation d’N 🡪 reminéralisé  
 🡪 microorg puisent N du sol or s’il est peu dispo 🡪 vie ralentie 🡪 baisse minéralisation et assimilation du C. Teneur en N du sol n’influe pas la décompo si bcp d’N ds résidu  
Selon RECOUS 1995 peu d’N 🡪 immo de l’N + faible car décompo lente (Bertrand, 2013)+ immo microbienne par unité de C réduite.

Bcp d’N 🡪 +++ act bact 🡪 +++ décompo résidus 🡪 aug stock de C ds le sol (pdts microbiens)  
 🡪 minéralisation nette + importante surtout les 2 premiers mois  
 🡪 N assimilé au cours de la décompo et/ou humifié s’il y en a + que les microorg en ont besoin

# Facteurs contrôlant la décomposition

## Biodégradabilité à différentes échelles

Les cinétiques de décomposition varient selon la composition moléculaire et tissulaire ainsi que selon les organes de la plante concernés. Ces facteurs dépendent de la famille botanique (Recous et al., 2017) et plus précisément de l’espèce étudiée (Bertrand, 2013), de son stade de maturité (Recous et al., 2017), (Bertrand, 2013), de ses conditions de croissance (Bertrand, 2013) et des organes considérés (Bertrand, 2013), (Recous et al., 2017).  
Ainsi, on peut distinguer 2 grands groupes : les solubles qui sont des composés cytoplasmiques et les composés pariétaux qui correspondent principalement à la cellulose, à l’hémicellulose et à la lignine. La cellulose est un polymère de glucoses et l’hémicellulose un polymère d’arabinoses et de xyloses qui vient entourer la cellulose. Enfin la lignine est constituée de plusieurs composés phénoliques (National Science Fondation, University of Toledo, 2013) : on parle d’unités G, S et H. Celle-ci comble les espaces vides en s’enchevêtrant avec la cellulose et l’hémicellulose (Bertrand, 2013) ce qui permet la protection de ces polysaccharides (Trinsoutrot, 1999). Les tissus étant un groupement de cellules végétales de même origine embryonnaire, ces trois types de polymères se retrouvent au niveau tissulaire dans le xylème et le parenchyme par exemple.



**Figure 1 : Schéma représentant la structure de la plante.** (Rubin, 2008)

### Echelle des polymères

Le glucose, l’arabinose et le xylose étant des sucres, ils présentent une forte valeur énergétique pour les microorganismes alors que les composés phénoliques constituants la lignine sont pauvres en énergie et difficile à dégrader. Toutefois, l’hémicellulose comprend une chaîne linéaire de xyloses sur lesquels viennent se ramifier des arabinoses. On appelle cette molécule des arabinoxyloses. Le degré de ramification des arabinoses, représenté par le ratio xylose/arabinose (Machinet et al., 2009), joue un rôle dans les cinétiques de décomposition. En effet, plus les arabinoses seront ramifiés et plus ils seront difficilement dégradables (Bertrand, 2013). Les microorganismes commencent donc par dégrader les chaînes les moins ramifiées ce qui provoque l’augmentation du degré de substitution des arabinoxylanes au fur et à mesure de la dégradation enzymatique (Moorhead et al., 2014), (Machinet et al., 2009). Au cours du temps, les microorganismes ont donc de plus en plus de mal à dégrader la matière organique.

De par sa composition et sa structure la lignine est un composé difficilement dégradable. Ainsi, l’enchevêtrement avec les autres composés pariétaux la rend difficile d’accès et les microorganismes ont besoin d’utiliser de nombreuses enzymes différentes pour la dégrader (Trinsoutrot, 1999). De ce fait, cette dégradation leur est énergétiquement couteuse et les composés qu’ils en récupèrent sont pauvres en énergie.  
De plus, la condensation de la lignine va également réguler la vitesse de décomposition. Effectivement, une lignine condensée sera plus difficilement dégradable car moins accessible. La condensation dépend notamment de l’assemblage monomérique : les lignines condensées contiennent un nombre important d’unités G qui présentent des liaisons C-C difficilement dégradables contrairement aux unités S (Bertrand, 2013).   
D’autre part, la teneur de la lignine en polyphénols solubles aurait aussi un impact sur la minéralisation de l’azote à court terme : ceux-ci sont capables de former des complexes avec les protéines ce qui diminueraient là encore l’accessibilité de la lignine et donc retarderait la minéralisation (Trinsoutrot, 1999).  
Cependant, certaines études récentes montrent que la récalcitrance de la lignine ne s’expliquerait pas par la matière elle-même mais plutôt par les associations existantes au cours de la décomposition entre lignine et produits microbiens permises par des liaisons avec des cations métalliques (Cotrufo et al., 2013).  
Enfin, la récalcitrance chimique des résidus explique la décomposition de la matière organique sur le court et moyen terme mais non sur le long terme (Cotrufo et al., 2013)

En outre, les acides féruliques sont également des composés pariétaux impactants la décomposition de la matière organique car ils diminuent la biodégradabilité de la paroi (Mastihuba et al., 2002). Ils pourraient donc ainsi diminuer la minéralisation à long terme (Bertrand, 2013). Ces molécules sont des composés phénoliques capables de se lier aux polysaccharides par des liaisons esthers (Kroon et al., 2000),(Mastihuba et al., 2002) et permettent ainsi de servir d’amorce pour la polymérisation de la lignine (Lapierre, 2013). De plus ils sont aussi capable de se lier à la lignine par des liaisons éthers (Kheder, 2007) générant ainsi une nouvelle structure de branchement permettant de faciliter sa dépolymérisation (Lapierre, 2013).  
Les liaisons éthers et esthers sont des liaisons covalentes difficilement dégradables. Pour les briser les microorganismes utilisent des hydrolases (Lapierre, 2013). Ce type de liaisons pourrait être un bon biomarqueur de la stabilisation du carbone (Bertrand, 2013).

La prise en compte des interactions entre les composés pariétaux semble donc essentielle afin de déterminer les cinétiques de décomposition de la matière organique. Ainsi les rapports Lignine/Glucose, Lignine/Arabinoxylane et plus généralement Lignine/Sucres semblent être plus pertinents que seule la teneur en lignine (Bertrand, 2013), (Machinet et al., 2009). D’autre part, ces rapports ne sont pas influencés par les pertes de matières sèches (Machinet et al., 2009).

### Echelle cellulaire

Comme nous avons pu le voir dans la partie précédente, la lignine est un composé difficilement dégradable par les microorganismes. Les parois faiblement lignifiées sont donc préférentiellement dégradées par les microorganismes sur court terme (120j) (Bertrand, 2013). En effet, dans le cas où les parois sont très lignifiées la plupart du carbone issu de la litière est transformé sous forme de CO2 et non de métabolites microbiens ce qui ne permet pas la stabilisation du carbone (Cotrufo et al., 2013).   
Au contraire, la fraction soluble, est considérée comme la fraction la plus efficacement décomposable car elle contient des composés hydrophiles eux-mêmes facilement dégradables. Ainsi, un grand nombre de métabolites sont synthétisés à partir de cette fraction, permettant la stabilisation de la matière organique (Moorhead et al., 2014), (Cotrufo et al., 2015). Cependant les solubles sont aussi constitués de composés plus hydrophobes qui ne sont pas dégradés préférentiellement pas les microorganismes (Moorhead et al., 2014).

La taille de la fraction soluble est également un paramètre influençant la minéralisation du carbone durant les premiers stades de la décomposition. En effet, plus celle-ci sera importante et plus la minéralisation sera intense. Toutefois, ce facteur n’a pas d’influence sur la minéralisation à long terme (Bertrand, 2013).

### Echelle tissulaire

Les études portant sur la dégradation des résidus de culture sont peu nombreuses actuellement. Toutefois, la cohésion des cellules entre elles et même plus généralement la manière dont elles sont organisées dépendent du type tissulaire. Cela peut laisser penser que le type de tissu influe sur la décomposition des matières organiques. De plus nous verrons dans la partie suivante que la décomposition des résidus de culture est également régie par le type d’organe concerné. Or bien que la part de composés pariétaux varie selon les types d’organes, la fonctionnalité des tissus varie elle aussi et pourrait expliquer, au moins en partie, les différences de décomposition entre divers organes. Plus précisément, selon de rares études, le fait qu’un tissu soit conducteur ou non influerait sur le processus de décomposition (Bertrand, 2013). La densité des tissus impacterait également la décomposition des tiges (Freschet et al., 2012).

### Echelle des organes

La stabilisation de matière organique est plus importante lorsque celle-ci provient de résidus racinaires plutôt que de parties aériennes de la plante (Chenu, 2013), (Derrien et al., 2016). Cela est notamment vrai pour les monocotylédones qui ont une importante biomasse racinaire ainsi qu’une densité de racines fines élevée (Derrien et al., 2016). On peut aussi expliquer ce phénomène par la plus forte proximité physique avec la zone d’interface résidus-microorganismes du sol mais aussi par la qualité chimique (Chenu, 2013).  
Découle de cela une minéralisation du carbone des racines inférieure à celle des tiges et des feuilles pour le colza (Trinsoutrot, 1999) ainsi qu’en règle générale (Derrien et al., 2016).   
Plusieurs facteurs explicatifs existent comme la part de la fraction soluble qui varie selon les organes. Celle-ci correspond à environ 20% en masse pour les racines alors qu’elle atteint les 50% pour les organes aériens (tiges et feuilles) (Bertrand, 2013). On observera donc une minéralisation plus importante durant les premiers stades de décomposition pour les tiges et les feuilles que pour les racines.   
Par ailleurs, la décomposition des feuilles enrichies en paroi cellulaire primaire est régulée par le degré de substitution des arabinoses alors que dans les racines les arabinoses sont liés à la lignine. Encore une fois, on observera donc une décomposition des polysaccharides moins importante dans les racines que dans les feuilles. Le fait que la décomposition soit plus lente dans les racines contribue à un meilleur stockage du carbone.  
La minéralisation brute des racines est toujours la même quelque soit la teneur en azote de celles-ci alors que ce n’est pas le cas pour les tiges et les siliques de colza : plus celle-ci contiennent de l’azote et plus la minéralisation brute est importante.  
On observe le phénomène inverse concernant l’organisation brute : celle-ci ne dépend pas de la teneur en azote pour les tiges alors qu’elle est plus importante pour les racines à faible teneur en azote (Trinsoutrot, 1999). On peut expliquer cela par le fait qu’une faible quantité d’azote ralentie la minéralisation. Même si l’immobilisation d’azote est elle aussi moins importante dans le cas d’une faible quantité d’azote, sur le long terme elle est peut être + importante car on perd moins d’azote en le minéralisant + minéralisation + lente 🡪 meilleur stockage

La distribution des racines va aussi impacter la vitesse de décomposition du carbone : plus les racines vont en profondeur et plus le carbone mettra du temps à se décomposer (Derrien et al., 2016) et donc sera stabilisé. En effet, les microorganismes sont surtout présents en surface ce qui explique qu ele carbone un peu plus en profondeur  
Les racines comportant des associations mycorhiziennes vont également se décomposer de manière plus lente (Derrien et al., 2016).

## Ecologie et stratégie de vie des microorganismes du sol

Le terme générique « microorganismes du sol » englobe aussi bien les bactéries que les champignons. Toutefois ces organismes ne fonctionnent pas de la même manière : ils n’ont pas les mêmes besoins, ne sécrètent pas les mêmes enzymes et donc ne dégradent pas le même type de matière organique. Pour pouvoir s’y retrouver des classements basés sur la stratégie de vie des microorganismes ont été mis en place.

### Fonctionnement général des microorganismes du sol

Chaque espèce de microorganismes se caractérise par un rapport stœchiométrique C/N qui traduit leurs besoins. Ce ratio est en moyenne de 5 pour les bactéries alors qu’il est de 10 pour les champignons. En d’autres termes, avec 1g d’azote une bactérie assimilera 5g de carbone alors qu’un champignon en assimilera 10g. Ce ratio permet aussi d’établir la composition des microorganismes : une bactérie par exemple est composée de 5 fois plus de carbone que d’azote contre 10 pour un champignon.   
Comme il a déjà été expliqué brièvement plus haut, la matière organique apportée est elle aussi caractérisée par ce rapport stœchiométrique. La comparaison des ratios C/N caractéristique du résidu et du microorganisme va permettre de déterminer, à l’aide du rendement d’assimilation du microorganisme, s’il y a organisation/immobilisation nette ou au contraire minéralisation nette de carbone ou d’azote. Si la quantité d’azote disponible est nettement supérieur aux besoins des microorganismes, le surplus sera « gaspillé », il ne servira pas pour le fonctionnement du métabolisme des microorganismes. D’où l’importance d’une fertilisation raisonnée permettant de diminuer les risques de lixiviation.  
De par leur ratio C/N, les champignons sont plus adaptés aux situations où l’azote est limitant ainsi qu’à la décomposition des composés plus récalcitrants. De plus, ceux-ci peuvent modifier leur ratio en fonction de la disponibilité en azote ainsi que redistribuer les substances nutritives par translocations dans différentes parties du mycélium (Trinsoutrot, 1999 ; Moorhead, Sinsabaugh, 2006). D’autre part, afin de dégrader la matière organique, les microorganismes utilisent deux types d’action : l’hydrolisation et l’oxydation. Les enzymes oxydatives permettent notamment la dégradation de la lignine et sont principalement secrétées par les champignons ce qui explique qu’ils soient capables de dégrader les composés récalcitrants.  
Toutefois, sur le long terme, la disponibilité en azote pourrait inhiber la dégradation de composés lignifiés. Effectivement, une grande quantité d’azote modifierait le mode d’action des microorganismes en bloquant la production d’enzymes oxydatives et donc la dégradation des composés phénoliques contenus dans la lignine (Bertrand, 2013). Ce phénomène dépend de la stratégie de vie des microorganismes qui explique l’évolution des populations microbiennes en fonction de la disponibilité en ressources.

### Stratégie de vie des microorganismes

La diversité écologique et les stratégies de vie des microorganismes sont encore mal connues. Les animaux et plantes sont catégorisés depuis 1967 par leur stratégie de vie qui peut être K ou r. Les stratèges r sont caractérisés par un cycle de vie court, une croissance rapide et une faible compétitivité alors que les stratèges K ont un cycle de vie plus long, une croissance moins rapide et sont plutôt compétitifs. La classification écologique des microorganismes est encore aujourd’hui beaucoup basée sur cette vision des choses.

#### Oligotrophes/Copiotrophes

Plusieurs scientifiques distinguent deux grands groupes écologiques de microorganismes : les oligotrophes et les copiotrophes. Cette distinction est faite à partir de traits physiologiques : les microorganismes sont différents de par leur cinétique de croissance, leur affinité pour le substrat, l’efficacité qu’ils ont à utiliser les ressources et leurs caractères génomiques. Selon leur catégorie écologique, ils répondront donc différemment aux changements environnementaux (Ho et al., 2017).  
Les copiotrophes sont caractérisé par une constante de Michaelis Menten (Km) ainisi qu’un coefficient de demi-saturation (Ks) (traduisant le taux de croissance par rapport à la nutrition) élevés. Ces microorganismes sont plus sensibles à la baisse de disponibilité d’un substrat et ne sont pas compétitifs lorsque les concentrations en nutriments sont faibles. Toutefois, lorsque leurs besoins nutritifs sont couverts les copiotrophes présentent de forts taux de croissance   
A l’inverse, les oligotrophes sont caractérisés par un Km et un Ks plus faibles. Ils présentent une croissance plus lente mais sont capables de se développer malgré de faibles concentrations en substrat car ils l’utilisent plus efficacement. On ne les retrouve pas dans des milieux riches car ils ne sont pas compétitifs, ils sont surtout présents dans des environnements pauvres en nutriments et sont capables de dégrader la matière organique récalcitrante plus efficacement que les copiotrophes.  
Afin de classer les microorganismes dans un de ses deux groupes, le taux de minéralisation du carbone s’avère être un bon paramètre (Fierer et al., 2007). Lorsque celui-ci est corrélé positivement avec l’abondance d’une communauté donnée, cette dernière est plutôt de type copiotrophe et vice versa pour une corrélation négative. En effet, le taux de minéralisation dépend de la disponibilité en matière organique dont dépend le type de communautés présentes.  
Les bactéries seraient donc majoritairement copiotrophes à l’inverse des champignons. Ces derniers sont en effet moins compétitifs et ne sont donc peu présents dans des milieux riches en azote. Toutefois ce classement n’est pas strict, un microorganisme est oligotrophe ou copiotrophe par rapport à un autre. Bien que par rapport aux bactéries les champignons sont oligotrophes, il est possible de les classer entre eux : certains champignons sont copiotrophes par rapport à d’autres.   
La stratégie de vie globale des champignons est assez particulière : ces derniers se confinent sur une ressource jusqu’à épuisement puis produisent ensuite des spores asexuels qui seront ou dispersées afin de coloniser un nouveau milieu ou laissées sur place le temps que la ressource redevienne disponible.  
Les champignons copiotrophes dégradent les composés labiles de la matière organique, tout comme les bactéries.   
Les champignons oligotrophes sont capables de dégrader la matière organique récalcitrante pour pouvoir accéder ensuite à de la matière organique labile (van der Wal et al., 2013). Afin de s’affranchir des faibles quantités d’azote disponibles, les champignons oligotrophes adoptent différentes stratégies comme le transfert de l’azote du sol à la litière via leurs hyphes (Frey et al., 2000 ; van der Wal et al., 2007). Certains sont aussi capables de se nourrir des nutriments présents dans l’air et l’eau de pluie (Ho et al., 2017).  
Toutefois, les réponses des communautés aux changements environnementaux ne dépendent pas seulement de la stratégie de vie mais également de la source de carbone, du type de sol,…   
Les changements de communautés observés sont généralement sur le shéma oligotrophes – copiotrophes dans le cas d’un substrat pauvre (Fierer et al., 2007). Dans le cas de longues expérimentions il est possible d’observer ensuite une recolonisation des oligotrophes (Ho et al., 2017). Inversement, dans le cas où le substrat est riche, on observe d’abord des copiotrophes puis des oligotrophes au fur et à mesure qu’il s’appauvrit (Fierer et al., 2007). Cependant, certaines bactéries copiotrophes sont présentes de manière simultanée avec les oligotrophes car elles se nourrissent de leurs produits de dégradation.

#### Modèle CSR

Toutefois, en 1977, Grime propose un autre modèle : le modèle CSR pour compléter le modèle r/K (Tardy, 2015). Les microorganismes sont alors divisés en trois communautés (Ho et al., 2017):

* C pour Compétiteurs : les microorganismes appartenant à cette catégorie sont capables d’utiliser rapidement les ressources lorsqu’ils sont dans un environnement propice (sans stress ni perturbation).
* S pour Stress tolérants : les microorganismes appartenant à cette catégorie sont capables de résister et persister en condition de stress élevé.
* R pour Rudéraux : les microorganismes appartenant à cette catégorie sont capables de s’établir et de recoloniser un environnement qui fait face à des perturbations fréquentes.

Pour prédire l’apparition des communautés microbiennes, un modèle à double filtre est introduit : le premier filtre concerne les pertubations environnementales et le second

FIG

#### Modèle GDM (Guild-based Decomposition Model)

Ce modèle tient compte du fait qu’il existe trois populations de bactéries différentes qui décomposent trois pools de carbone. La première catégorie (guilde 1) est appelée opportunistes. Les microorganismes appartenant à cette guilde sont caractérisés par une croissance rapide et une forte affinité avec le substrat (Moorhead, Sinsabaugh, 2006), ils correspondraient à des stratèges r. Ces microorganismes consomment uniquement des composés solubles et des métabolites intermédiaires grâce à la sécrétion d’enzymes hydrolitiques. Les opportunistes sont dominants au cours des premiers temps de la décomposition mais disparaissent ensuite au profit d’autres populations pouvant les éradiquer en sécrétant des antibiotiques au fur et à mesure que la disponibilité des ressources diminue.   
La deuxième guilde est celle des décomposeurs. Ces derniers apparaissent après les opportunistes et dégradent la cellulose et la lignocellulose à l’aide d’enzymes hydrolytiques et oxydatives. Ils ont un taux de croissance moins rapide mais sont efficaces quant à l’utilisation des nutriments. Cette guilde regroupe principalement des champignons qui possèdent d’une part un ratio C/N élevé leur permettant de se nourrir de composés plus pauvres en azote. D’autres part, les processus de translocation qu’ils sont capables de mettre en œuvre pour intégrer les ressources leur permet aussi d’être plus compétitifs lorsque la disponibilité des ressources est faible.  
Enfin la dernière guilde, qui intervient à la fin du processus de décomposition comprends des microorganismes mineurs capables de dégrader la matière organique humifiée ainsi que les composés les plus récalcitrants tels que la lignine et les tannins grâce à leur équipement enzymatiques. En effet, ils possèdent des enzymes oxydatives puissantes, indispensables pour dégrader ce type de matière organique. Malgré la part d’azote tout à fait acceptable pour un microorganisme que contient la matière organique humifiée, les décomposeurs ont des taux de croissance faible dus a=à la complexité et à l’irrégularité de la structure des composés. De plus, les enzymes nécessaires à la dégradation de ce type de matière organique sont coûteuses à synthétiser.

#### Biomasse zymogène/autochtone

Pour terminer, dans certains modèles tel que CANTIS, les microorganismes sont également catégorisés en fonction des pools de matière organique qu’ils sont capables de dégrader mais en deux groupes au lieu de trois : la biomasse zymogène et la biomasse autochtone. La biomasse zymogène comprend les microorganismes qui dégradent la matière organique soluble, issue d’un apport de matière organique fraîche. Alors que la biomasse autochtone comprend les microorganismes présents initialement dans le sol qui dégradent la matière organique humifiée.

## Influence de l’environnement

### Interactions plante-sol

D’autre part, les exsudats racinaires, en plus d’être une entrée supplémentaire de carbone, vont également contribuer à la stabilisation physique du sol en permettant l’agrégation des argiles, tout comme les produits microbiens (Waligora, 2010 ; Cotrufo et al., 2013). Par ailleurs les exsudats racinaires sont constitués de produits issus de la photosynthèse tels que des sucres et des protéines, permettant l’alimentation des microorganismes (Waligora, 2010). En outre, comme beaucoup d’autres, ce processus est réversible : les exsudats racinaires peuvent aussi déstructurer les associations organo-minérales et ainsi permettre aux microorganismes d’accéder à des composés déjà stabilisés (Recous et al., 2017).  
De plus l’enchevêtrement des racines facilite le piégeage des particules du sol. Toutefois, des racines trop denses sont responsables de la formation de galeries ce qui augmente nettement la porosité du sol et donc favorise la minéralisation de la matière organique (Derrien et al., 2016).

### Conditions pédoclimatiques

Il existe différents phénomènes pédo-climatiques expliquant la stabilisation de la matière organique du sol tel que le type de sol et notamment les minéraux qu’il contient. En effet, la matière organique soluble peut s’associer avec les fractions limoneuses et argileuses du sol (Cotrufo et al., 2015). Néanmoins, le type d’argile présent dans le sol n’influerait pas sur la stabilisation de la matière organique. Le stockage du carbone sur les minéraux est permis grâce à la formation d’agrégats, difficiles à détruire notamment lorsqu’ils sont en profondeur. Toutefois, il existe aussi des microagrégats se trouvant généralement moins en profondeur et donc plus sensibles à des stress externes dus aux pratiques culturales par exemple ce qui entraine des rétroactions. Le temps de résidence du carbone est effectivement plus court dans les microagrégats. La dynamique d’agrégation est en fait liée à la cinétique de décomposition. En effet, la biodégradation de la matière organique stimule les microorganismes qui vont alors produire des produits microbiens stimulant à leur tour l’agrégation en agissant comme liants. Ces agrégats permettent une protection physique : les enzymes sécrétées par les microorganismes ne pourront pas atteindre la matière organique piégée dans les agrégats. De plus, ceux-ci occupent un petit pourcentage des pores du sol. La manière dont sont connectés les pores va donc également déterminer leur accès à la matière organique (Cotrufo et al., 2013 ; Chenu, 2013). La matrice porale du sol est très importante dans la décomposition de la matière organique. En effet, on distingue plusieurs sortes de porosité dans un sol en fonction de l’origine : texturale ou structurale et en fonction de la taille : macroporosité et microporosité. La macroporosité correspond aux vides existants entre les agrégats alors que la microporosité correspond aux vides à l’intérieur des microoagrégats. Ces pores permettent la circulation d’eau et de gaz : en effet, les pores de grandes tailles alternent entre un remplissage d’eau et d’air alors que les micropores se remplissent principalement d’eau. La taille de ces pores ainsi que leur organisation influe sur la distribution des microorganismes et donc sur la dégradation de la matière organique. En effet, lors d’une expérience sur du fructose, la vitesse de minéralisation était plus importante lorsque celui-ci était placé dans des pores de grande taille. De tels résultats ont également été observés dans la littérature (Nunan et al., 2017). D’autre part, plus les pores sont connectés et plus la minéralisation est importante (Nunan et al., 2017).   
De plus, le pH influence lui aussi la décomposition des résidus de culture en agissant directement sur les populations microbiennes (Marschner et al., 2005). Un pH élevé ainsi que des concentration importantes d’azote favoriseraient la croissance des bactéries alors qu’un pH plus faible avec de plus faibles concentrations en azote favoriserait plutôt le développement de champignons (Allison, 1973). Or la décomposition de la matière organique contribue à la modification du pH car elle source de libération d’ions dans le milieu. En effet, l’azote est transformé en ammoniaque par ammonification, ce qui produit des ions OH- qui font augmenter le pH. La nitrification, au contraire entraine la libération d’ions H+ acidifiant le sol (Bolan et al., 2003). La part de ces processus va donc jouer sur le pH du sol.

Enfin, le climat impacte les vitesses de décomposition de la matière organique mais ne joue pas sur l’importance relative des différents processus (Chenu, 2013). Toutefois, les communautés microbiennes sont dépendantes de la température du sol, l’optimum de température se situant entre 20 et 45°C selon les espèces ainsi que de son humidité. Un climat chaud et humide est propice au développement microbien (Vigil, Spark, 2004). Toutefois, si le climat est trop humide et que les conditions deviennent anaérobie, la décomposition de la matière organique pourra être ralentie (Amin, 2012). Des observations viennent appuyer ces postulats : une minéralisation accrue a été observé lors d’expériences en champ sur du colza lorsque la température augmentait en été. De ce fait le stock d’azote du sol était augmenté lui aussi. De plus, durant ces mêmes expériences on observe une diminution des quantités d’azote en automne/hiver qui serait dû à l’importance de la pluviométrie et donc au lessivage des nutriments (Trinsoutrot, 1999). Il est donc nécessaire d’adapter les pratiques culturales afin de minimiser ces phénomènes.

### Pratiques culturales

La mise en place de couvert végétal permet de minimiser l’érosion et le ruissellement ce qui contribue au piégeage des particules du sol et donc à la stabilisation du carbone (Trinsoutrot, 1999 ; Derrien et al., 2016). De plus il permet aussi de minimiser l’évaporation en période estivale et constitue une source de matière organique pour les microorganismes. Par ailleurs, l’optimisation du contact entre le résidu et le sol optimiserait l’immobilisation d’azote. Il est donc conseillé de broyer et d’enfouir sur quelques centimètres le résidu après récolte. Cette pratique permettrait aux microorganismes d’être en interaction plus directe avec la matière organique. Cela participerait également à minimiser les quantités d’azote nitriques (NO3- ) dans le sol avant le lessivage hivernale (Trinsoutrot, 1999).  
Par ailleurs, dans une optique de fertilisation azotée, il est recommandé d’utiliser des mélanges de culture légumineuses/graminées. Les graminées sont des plantes qui capturent efficacement l’azote et la destruction du couvert de légumineuse permet d’avoir un engrais vert pour la culture suivante (Recous et al., 2017).  
La rotation culturale permet aussi une meilleure gestion des sols notamment de par la diversité des cultures qu’elle impose. Les plantes n’ayant pas toutes les mêmes besoins et les mêmes apports, cette pratique permet d’éviter la raréfaction d’un nutriment en particulier. Là aussi, le fait d’insérer une période de culture de légumineuses n’est que meilleure pour la fertilité du sol.  
Enfin l’aération du sol semble inévitable pour leur bonne santé. En effet, un sol compacté sera peu peu poreux et donc ne permettra pas une bonne circulation de l’eau, de l’air et des nutriments indispensables à la vie des microorganismes et des plantes. Toutefois le labour peut également détruire les agrégats du sol et donc changer le devenir du carbone qui était stabilisé à l’intérieur. De plus cette pratique contribue aussi à la destruction des réseaux de mycelium responsables de la stabilité des sols. L’aération est donc bénéfique si elle est se met en place le plus naturellement possible par la pédofaune et notamment grâce aux nombreuses galeries des vers de terre. Afin d’éviter le compactage du sol il est par ailleurs conseillé de limiter les interventions avec des engins agricoles notamment en période où la pluviométrie est élevée.

# Caractérisation analytique de la décomposition des résidus

Afin de prédire la décomposition des résidus, il est nécessaire d’analyser leur composition chimique et de mettre ensuite en place les dispositifs nécessaires afin de pouvoir mesurer la minéralisation du carbone dans les bonnes conditions d’incubation.

## Caractérisation analytique des résidus

### a. Mesure de l’azote minéral et du carbone soluble

La teneur d’un résidu en azote minéral et en carbone soluble peut être obtenue par extraction dans l’eau d’abord à température ambiante pendant 30 minutes puis à ébullition pendant 1h. L’azote minéral peut ensuite être mesuré par colorimétrie en flux continu et le carbone soluble par oxydation en milieu persulfaté couplé à une détection infrarouge (Machinet, 2009).

### Lignine de Klason

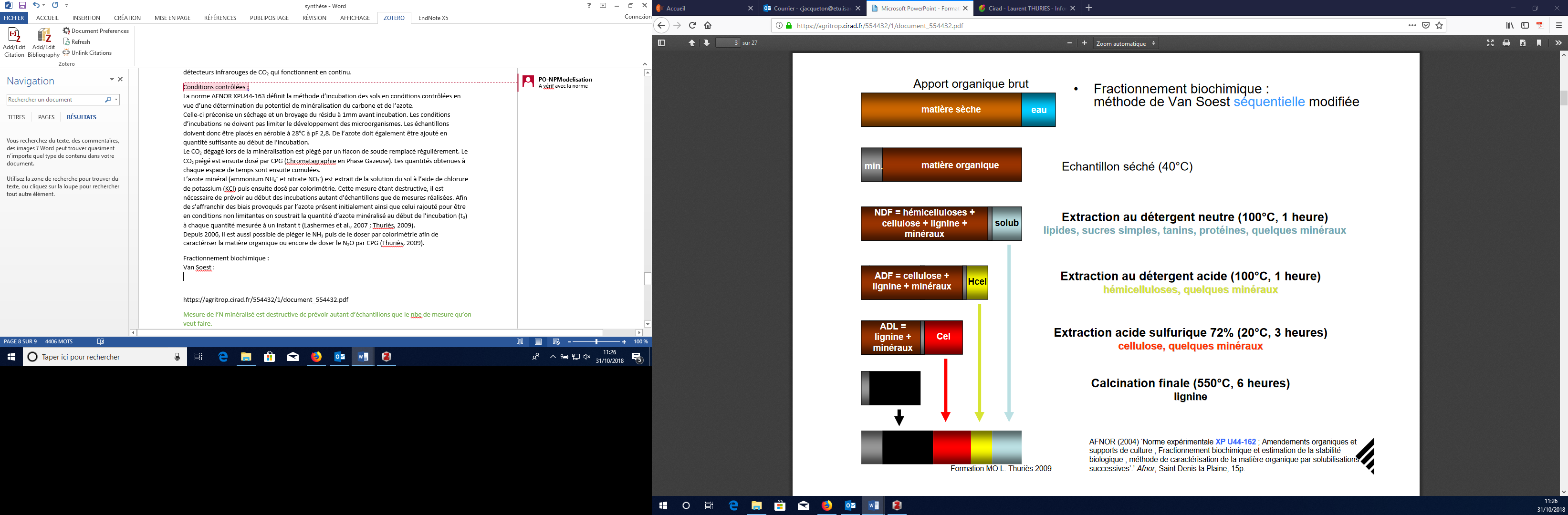
La Lignine de Klason (KL) correspond à la matière organique restante après attaque à l’acide sulfurique (H2SO4). En effet, ce dernier hydrolyse les polysaccharides contenus dans la paroi cellulaire (Machinet, 2009).

### Fractionnement biochimique par la méthode Van Soest

La méthode Van Soest permet le fractionnement de la matière organique en 4 familles biochimiques : les solubles (SOL), l’hémicellulose (HEM), la cellulose (CEL) et enfin la lignine (LIG).  
Cette méthode a fait l’objet d’une norme AFNOR en 2004: XP U44-162. La première étape consiste à sécher l’échantillon de matière organique à 40°C (Thuriès, 2009) jusqu’à obtenir un poids constant (AFNOR, 2004). Ensuite une extraction à l’eau bouillante est réalisée afin de « solubiliser partiellement des pectines, gélatiniser l’amidon, et dénaturer des protéines » (Lashermes et al., 2007). L’étape suivante consiste à extraire la fraction soluble composée de lipides, de pectines, d’acides organiques, de sucres peu polymérisées, de certains tanins, de protéines solubles, d’azote non protéique et d’amidon. Cette dernière est extraite à l’aide d’un détergent de pH neutre (NDF) qu’on laisse agir pendant 1h à 100°C. Un détergent acide est utilisé par la suite (ADF), toujours pendant 1h à 100°C, afin de solubiliser les hémicelluloses. Enfin, on utilise une solution d’acide sulfurique concentré à 72% pour l’extraction de la cellulose. Cette dernière étape doit être réalisée à 20°C pendant 3h. Il ne reste donc plus que la fraction LIG ainsi que quelques minéraux à ce stade-là. Pour déterminer les quantités de SOL, HEM, CEL, LIG obtenus, une calcination à 480°C pendant 6h est réalisée à l’issu de laquelle les cendres sont pesées. Le résultat final s’exprime en pourcentage de la matière organique totale initiale.

Toutes les méthodes présentés ici ont des avantages comme des inconvénients c’est pourquoi plusieurs méthodes de caractérisation chimique des résidus sont généralement utilisées.

## Cinétique de minéralisation en conditions potentielles

Il est possible de réaliser la décomposition des résidus en conditions réelles en champ grâce à des détecteurs infrarouges de CO2 qui fonctionnent en continu ou encore en disposant des pièges à soude sur le site expérimental ainsi que des cylindres pour l’extraction de l’azote minéral, tel que c’est pratiqué en laboratoire.  
La norme AFNOR XPU44-163 définit la méthode d’incubation des sols en conditions contrôlées en vue d’une détermination du potentiel de minéralisation du carbone et de l’azote.  
Celle-ci préconise un séchage et un broyage du résidu à 1mm avant incubation. Les conditions d’incubations ne doivent pas limiter le développement des microorganismes. Les échantillons doivent donc être placés en aérobie à 28°C à pF 2,8. De l’azote doit également être ajouté en quantité suffisante au début de l’incubation et l’humidité est réajustée au long de l’expérimentation si besoin par des ajouts d’eau déminéralisée.  
Le CO2 dégagé lors de la minéralisation est piégé par un flacon de soude étanche remplacé régulièrement et ensuite dosé par CPG (Chromatagraphie en Phase Gazeuse). Il est aussi possible de déterminer la teneur en CO2 par colorimétrie en flux continu à l’aide d’un auto-analyseur ou encore par dosage. Les quantités obtenues à chaque pas de temps sont alors cumulées. Afin de connaitre la quantité de carbone organique présente au départ dans le sol il est d’abord indispensable de le séparer du carbone minéral. Pour cela les carbonates sont neutralisés par de l’acide dont l’excès est ensuite titré.  
L’azote minéral (ammonium NH4+ et nitrate NO3-) est extrait de la solution du sol à l’aide de chlorure de potassium (KCl) puis ensuite dosé par colorimétrie selon les normes NF EN ISO 11732 et NF EN ISO 13395 respectivement. Cette mesure étant destructive, il est nécessaire de prévoir autant d’échantillons que de mesures réalisées dès le lancement de l’expérimentation. Afin de s’affranchir des biais provoqués par l’azote présent initialement ainsi que celui ajouté pour être en conditions non limitantes, la quantité d’azote minéralisé au début de l’incubation (t0) est soustraite à chaque quantité mesurée à un instant t (Lashermes et al., 2007 ; Thuriès, 2009).  
Il est également possible de piéger le NH3 puis de le doser par colorimétrie ainsi que de doser le N2O par CPG (Thuriès, 2009).   
Ces mesures permettent de déterminer le potentiel de minéralisation, c’est-à-dire la « proportion maximale d’azote ou de carbone organique du produit testé, susceptible de se minéraliser »(AFNOR, 2004).  
Selon la norme, 9 mesures doivent être réalisées pour déterminer le potentiel de minéralisation du carbone : au 1er, 3ème, 7ème, 14ème, 21ème, 28ème, 49ème, 70ème et 91ème jour d’incubation. Concernant l’azote seulement 7 sont nécessaires : à la mise en place de l’expérimentation, au 7ème, 14ème, 28ème, 49ème, 70ème et 91ème jour d’incubation.  
Afin de connaître les quantités de carbone organique restantes après une expérimentation, il est possible d’effectuer une combustion par voie humide : le carbone organique est oxydé grâce à un mélange de bichromate de potassium, d’acide sulfurique et d’acide phosphorique. A l’issu de cette combustion le carbone organique est transformé en CO2 et pourra donc être dosé par colorimétrie (Lashermes, 2017). Une combustion oxydative est aussi utilisée afin de déterminer la teneur en azote et carbone total. La combustion oxydative permet le passage de l’azote et du carbone sous forme minérale (diazote et dioxyde de carbone). Ces gaz sont ensuite séparés et détectés par conductibilité thermique.