**Projet de valorisation des données de décomposition des litières végétales dans les sols**

##### Introduction générale :

##### Introduction sur la décomposition des résidus de culture :

En 2016, les terres agricoles représentaient plus d’un tiers de la surface totale du territoire mondial (Banque mondiale, 2016). Ces terres sont utilisées pour la culture et l’élevage afin de nourrir la population mondiale. En effet la biomasse végétale, c’est-à-dire la masse de matière vivante (végétale) (dictionnaire environnement et développement durable, 2010), produite sur nos sols est aujourd’hui majoritairement exportée que ce soit pour l’alimentation humaine ou celle des animaux d’élevages. Les exports de biomasse végétale servent également à couvrir les besoins de l’industrie chimique ou encore de l’industrie des matériaux. De plus, face aux nouveaux challenges du réchauffement climatiques, les biomasses végétales sont également exportées pour la création de bioénergies. Toutefois, ces exportations ne sont pas sans conséquences sur la santé de nos sols qui mettent plusieurs milliers d’années à se constituer alors que leurs dégradation est très rapide. En effet, on estime à 40% la surface de sols cultivés déjà dégradée par les activités humaines dans le monde. Or avec l’augmentation de la population mondiale et des revenus moyens, la préservation des sols devient centrale afin de pouvoir nourrir les habitants du globe.

Afin de limiter leur dégradation, il est indispensable de recycler une partie de la biomasse végétale produite pour que celle-ci alimente la litière du sol. En effet, le recyclage de la matière organique (matière issue des organismes vivants) permet tout d’abord la conservation de la biodiversité des sols en stimulant la faune et la flore qui rendent de nombreux services écosystémiques de par leur activité et leur diversité. Ces organismes assurent la structuration physique des sols et donc diminue les risques d’érosion. De plus, la diversité des organismes vivants des sols permet également d’assurer une régulation contre des organismes nocifs ou pathogènes. La protection des cultures s’exerce donc naturellement avec des besoins diminués en produits phytosanitaires. D’autre part, en cas de pollution, certains organismes sont capables de neutraliser les molécules toxiques et d’ainsi dépolluer leur environnement.  
Enfin, faune et la flore du sol jouent un rôle essentiel dans la fertilisation. En effet, les microorganismes sont capables de minéraliser la matière organique qui servira ensuite à la nutrition des plantes ce qui permet de boucler les cycles biogéochimiques. D’autre part, l’apport de litière permet d’alimenter les compartiments labiles (temps de renouvellement allant de quelques jours à un an) et intermédiaires (temps de renouvellement allant de quelques années à quelques décennies) du carbone du sol mais également indirectement le compartiment stable, aussi appelée humus dont le temps de renouvellement peut aller de quelques décennies à quelques siècles. En effet, les matières organiques dites « exogènes » (ou « fraîches ») constituées de résidus de récolte, d’effluents d’élevage ou encore d’exsudats racinaires alimentent les compartiments labiles et intermédiaires. Ces derniers alimentent le compartiment stable qui est constitué de matières organiques « endogènes » issue de la fraction non vivante des matières organiques (annexe 1 : schéma MS p6). C’est notamment grâce à ce réservoir stable que le stockage du carbone dans les sols est possible car la matière organique qu’il contient est peu dégradée ensuite par les microorganismes. Or, le stockage du carbone est une problématique d’actualité, notamment avec l’initiative 4 pour 1000. En effet, l’augmentation des stocks de carbone de 0.4% par an permettrait de réduire les effets du changement climatique grâce à la baisse du taux de dioxyde de carbone dans l’atmosphère.

La bonne gestion de la décomposition des résidus de culture étant donc nécessaire pour préserver nos écosystèmes, il est indispensable de savoir quels sont les mécanismes mis en jeu et comment les caractériser.

Pour cela nous commencerons par étudier le fonctionnement du processus de décomposition des litières végétales, les facteurs de contrôle de ce processus et enfin sa caractérisation analytique.

# Fonctionnement du 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 microflore comprend les champignons qui décomposent plutôt des composés récalcitrants tels que 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 également 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. D’autre part, 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). Enfin, les microbes présents dans le tube digestif de la macrofaune favorisent également la minéralisation du carbone car ils sont directement en contact avec la matière organique. La digestion étant source d’altération de la matière organique, la minéralisation est d’autant plus simple pour les microorganismes (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. Ce processus de surminéralisation a lieu lors de l’ajout de matière organique fraiche dans le sol. En effet, cet ajout stimule les microorganismes et leur apporte l’énergie nécessaire pour dégrader la matière organique humifiée. Cependant, ce processus conduit à une diminution des stocks de carbone (Quae 2017, chap 3).

Figure 1 : Principales actions de la faune du sol sur la décomposition de la litière, (Sauvadet, 2016).

**Faune microbivore**

(Microfaune : protozoaires & nématodes)

**Microorganismes**

(bactéries & champignons)

**Prédation**

**Dégradation**

**Litière**

**chimique**

**Macro & Mégafaune**

(arthropodes, enchytréides, vers de terre,…)

**Dégradation**

**physique**

*Stimulation*

*activité microbienne*

*Production des enzymes*

*de dégradation chimique*

*Fragmentation physique de la litière*

*Stimulation des microorganismes*

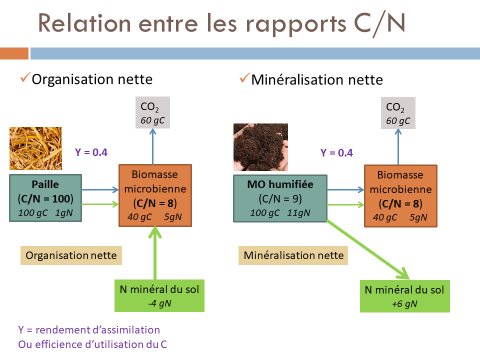
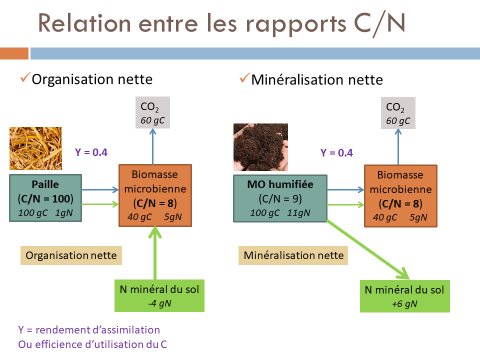
**Mise en contact microorganismes - litière**

**Modification de l’environnement microbien microbienobien**

## 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. On parle de minéralisation lorsque la dégradation de la matière organique par la biomasse microbienne entraine la production d’azote minéral, disponible ensuite dans le sol. Au contraire, on parle d’immobilisation lorsque les microorganismes prélèvent de l’azote minéral dans le sol afin d’avoir l’énergie nécessaire pour initier la décomposition.   
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 2 : Phénomènes d'organisation et de minéralisation nette selon le ratio C/N du résidu, (Lashermes, 2017b).



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 carbone. 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 pourquoi NH4+ est préférentiellement immobilisé par rapport à NO3-.

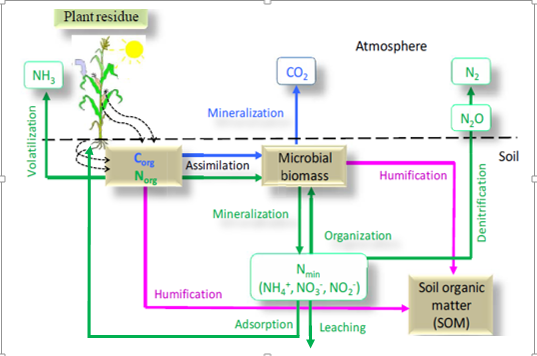


Figure 3 : couplage des cycles du carbone et de l'azote, (Amin, 2012)

# 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 un polymère aromatique constitué de plusieurs composés phénoliques (National Science Fondation, University of Toledo, 2013) : on parle d’unités G, S et H. En moyenne, une plante contient 40 à 60% de cellulose, 20 à 40% d’hémicellulose et 10 à 25% de lignine (Jean-Luc WERTZ, 2010). Cette dernière vient s’enchevêtrer 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.

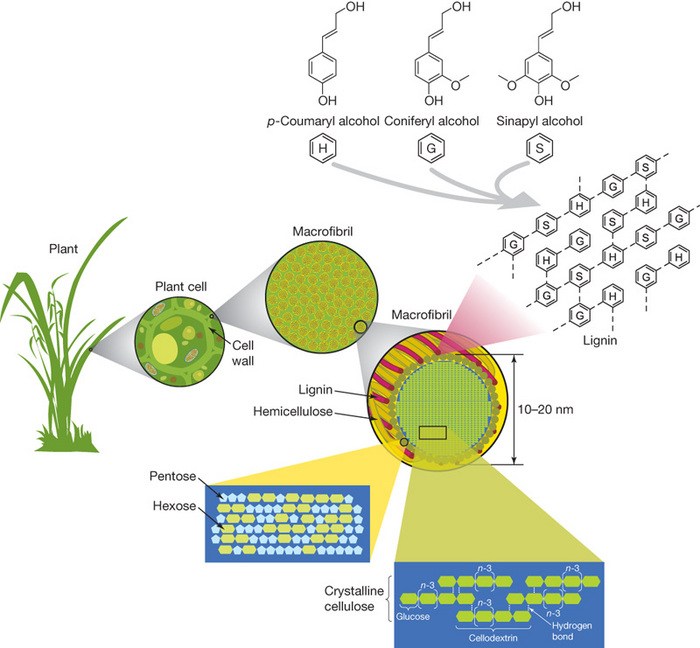


Figure 4 : Représentation de la structure de la plante, (Rubin, 2008)

### Echelle des polymères

Les sucres comme le glucose, l’arabinose et le xylose 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, la vitesse et la facilité de la dégradation dépendent également d’autres facteurs tels que la composition de l’hémicellulose par exemple. Ce polymère comprend une chaîne linéaire de xyloses sur lesquels viennent se ramifier des arabinoses. On appelle donc cette molécule 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 ligne peut être sous deux états : condensée et non condensée. Les lignines condensées contiennent un nombre important d’unités G qui présentent des liaisons C-C difficilement dégradables contrairement aux unités S (Bertrand, 2013). De ce fait, elle sera moins accessible aux microorganismes et le degré de condensation va jouer sur sa vitesse de décomposition.  
D’autre part, la teneur de la lignine en polyphénols solubles aurait aussi un impact sur la minéralisation de l’azote à court terme : les polyphénols seraient 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 (liaisons avec des cations métalliques) (Cotrufo et al., 2013).

En outre, les acides féruliques sont également des composés pariétaux impactant la décomposition de la matière organique. En effet, ces molécules sont des composés phénoliques capables de se lier aux polysaccharides par des liaisons esthers (Kroon et al., 2000),(Mastihuba et al., 2002). Ils servent alors 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 esters sont des liaisons covalentes difficilement dégradables qui nécessitent la synthèse d’hydrolases (Lapierre, 2013). De ce fait les acides féruliques contribuent à la diminution de la biodégradabilité de la paroi (Mastihuba et al., 2002) et pourrait également réduire la minéralisation à long terme (Bertrand, 2013).

Toutefois, selon Cotrufo, 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)

La prise en compte des interactions entre les composés pariétaux semble 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). De plus les liaisons éthers et esters pourraient être de bons biomarqueurs de la stabilisation du carbone (Bertrand, 2013).

### 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 influencerait toutefois la minéralisation du carbone durant les premiers stades de la décomposition mais ce facteur n’a pas d’influence sur la minéralisation à long terme (Bertrand, 2013).

### Echelle tissulaire

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 élevée de racines fines (Derrien et al., 2016). En effet, la densité de racines fines est corrélée à la quantité de litière et d’exsudats racinaires ainsi qu’à la « stabilisation des agrégats du sol ». Toutefois, bien que le colza soit une dicotylédone, la minéralisation du carbone des racines est inférieur à celle des tiges et des feuilles (Trinsoutrot, 1999). On peut expliquer ce phénomène par la plus forte proximité physique avec la zone d’interface résidus-microorganismes du sol mais aussi par la qualité chimique des différents organes (Chenu, 2013).  
Par exemple, la part de la fraction soluble qui varie selon les organes peut être un des facteurs explicatifs de cette différence de minéralisation. 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).

La longueur des racines va également impacter la vitesse de décomposition du carbone : les sols comportant des plantes à longues racines sont plus riches en matière organique. De plus, le phénomène de décomposition est plus long en profondeur ce qui laisse penser que le carbone est plus facilement stocké (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. Afin de 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.

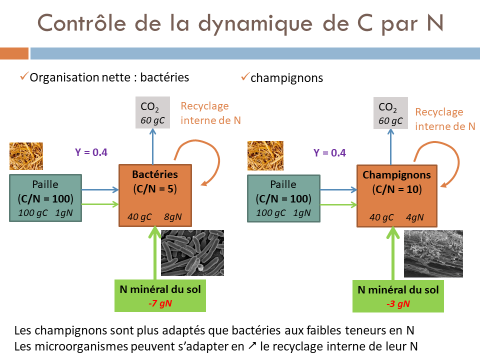


Figure 5 : Comparaison du fonctionnement d'une bactérie et d'un champignon en fonction de leur ratio C/N, (Lashermes, 2017b).

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’hydrolyse 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 des 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 reprend encore aujourd’hui ces grands principes.

#### 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 caractérisés 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 sera 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

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):

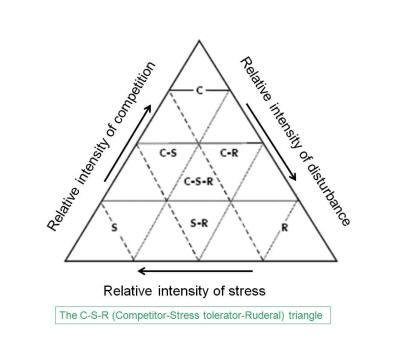
* C pour Compétiteurs : les microorganismes appartenant à cette catégorie sont capables d’utiliser rapidement les ressources lorsqu’ils sont dans un environnement propice (sans stress ni perturbation).
* S pour Stress tolérants : les microorganismes appartenant à cette catégorie sont capables de résister 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.

Figure 6 : Triangle CSR, (Oudot-Canaff Jehanne, 2016)

#### 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 hydrolytiques. 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. Ils apparaissent donc 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 un ratio C/N élevé leur permettant de se nourrir de composés plus pauvres en azote. D’autre part, ils sont capables de mettre en œuvre des processus de translocation qui leur permet 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. Leurs taux de croissance sont faibles en raison de la complexité et de 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

Comme nous l’avons abordé plus haut, les plantes produisent des exsudats racinaires qui constituent une entrée supplémentaire de carbone et qui permettent également la formation d’agrégats. Ces agrégats sont à l’origine de la stabilisation physique du sol (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).  
Enfin comme nous l’avons également déjà évoqué, 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 la porosité du sol. Or une augmentation de la porosité 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, es trouvant généralement plus en surface, où le temps de résidence du carbone y est plus court. En effet, ces agrégats sont plus sensibles aux pratiques culturales par exemple ce qui entraine des rétroactions.   
La dynamique de formation de ces agrégats 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.

D’autre part, la matrice porale du sol joue un rôle très important dans la décomposition de la matière organique. 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.  
Par exemple, les microorganismes occupant les pores du sol, la manière dont il sont connectés entre eux va déterminer l’accès des microorganismes à la matière organique et va donc influer sur la décomposition : plus ils sont connectés entre eux et plus la minéralisation est importante (Nunan et al., 2017).   
De plus, lors d’une expérience sur du fructose, la vitesse de minéralisation était corrélée à la taille des pores : plus la matière organique était placée dans des pores de grandes tailles et plus la vitesse de minéralisation était importante (Cotrufo et al., 2013 ; Chenu, 2013).   
En outre, 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 et de l’humidité du sol, l’optimum de température se situant entre 20 et 45°C selon les espèces. Un climat chaud et humide est propice au développement microbien (Vigil, Spark, 2004). Mais un climat trop humide avec des conditions anaérobie peut ralentir la décomposition de la matière organique (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).  
D’autre part, 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). De plus, il est conseillé d’adapter au mieux ses pratiques de fertilisation azotée afin de diminuer les risques de lixiviation. En effet, si la quantité d’azote disponible est nettement supérieure aux besoins des microorganismes, le surplus ne sera pas utilisé par les microorganismes et donc lixivié.  
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 à condition d’ajuster sa fertilisation azotée.  
Enfin l’aération du sol semble inévitable pour leur bonne santé. En effet, un sol compacté sera 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. Caractérisation C, N, P et S

Les teneurs en carbone et azote total sont généralement obtenues par combustion analytique selon la méthode de Dumas. Le principe de cette méthode repose sur une combustion totale en présence d’oxygène. A l’issue de la combustion les composés formés sont du CO2, de l’eau et du NO2 qui sont ensuite dosés à l’aide d’un détecteur universel (Gerhardt, 2015) .   
Toutefois, il est également possible de mesurer l’azote total par la méthode de Kjeldahl qui consiste à minéraliser l’azote organique contenu dans l’échantillon par le biais d’une oxydation à l’acide sulfurique. L’azote ainsi obtenu se trouve sous forme d’ammonium (NH4+) et est ensuite dosé (Perrin, 2011).   
La teneur en phosphore totale peut être déterminée par la méthode d’Odynsky (1936).   
Celle en soufre est déterminée par oxydation alcaline selon la méthode décrite par Tabatabai et Bremner. Le principe de cette méthode repose sur l’oxydation des composés soufrés du sol en sulfate qui est lui-même ensuite réduit en hydrogénosulfure par la procédure Johnson-Nishita avant d’être dosé par colorimétrie (Tabatabai, Bremner, 1970).  
Carbone, azote, phosphore et soufre totaux se mesurent en g pour 100g de MS.

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).  
La teneur en phosphore minéral peut être obtenue par la méthode de Watanabe et Olsen (détaillée plus bas).  
La teneur en soufre minéral s’obtient généralement par une extraction au CaCl2 suivie par la procédure Johnson-Nishita et un dosage colorimétrique.

### 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 sèche totale initiale (en g MS / 100g de MS pour la caractérisation de la matière sèche).  
Cette méthode peut être réalisée pour la matière sèche, le carbone et l’azote. Dans les deux derniers cas, le résultat s’exprimera en g de C (ou N) / 100g de MS ou encore en g C (ou N) / 100g de C (ou N) litière.  
A partir du fractionnement biochimique de Van Soest, il est possible de quantifier la teneur en parois en soustrayant au Van Soest total la fraction soluble.

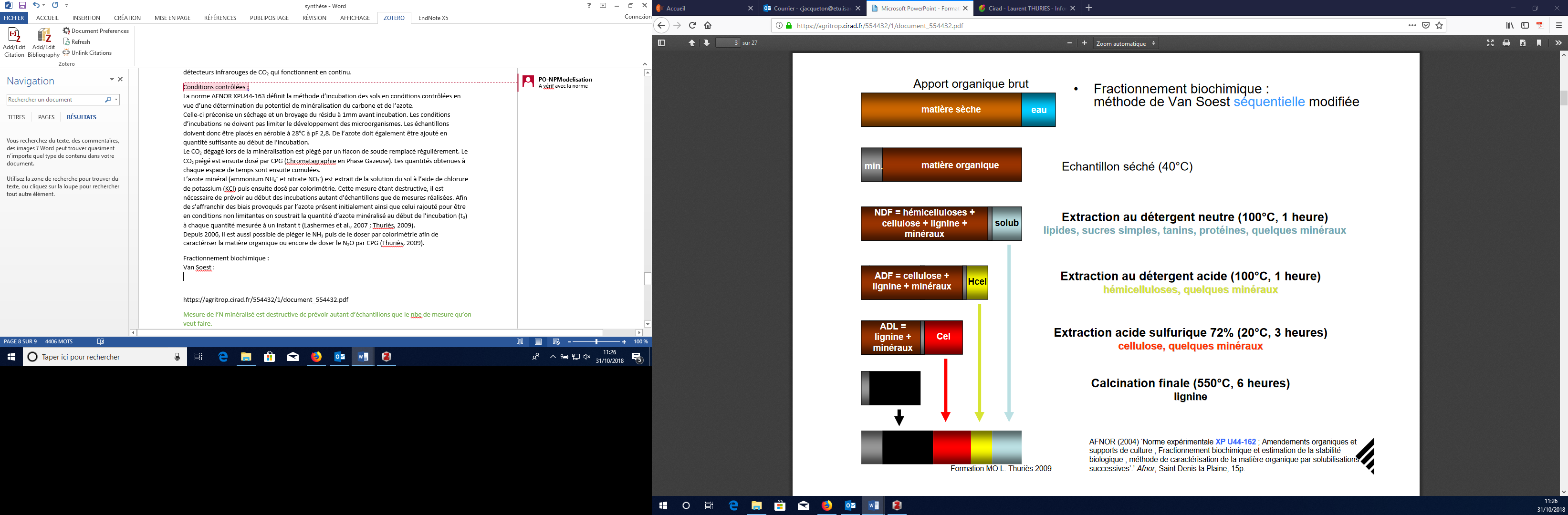


Figure 7 : Illustration du fonctionnnement de la méthode de Van Soest, (Thuriès, 2009)

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

### Sucres

Les sucres totaux sont généralement déterminés par hydrolyse acide avec dosage chromatographique en prenant le 2-deoxy-D-ribose en tant que standard interne.  
La méthode de Weende permet de caractériser la teneur en cellulose brute d’une litière. Le principe repose sur une hydrolyse acide (acide sulfurique) puis une hydrolyse alcaline. Le résidu obtenu est ensuite séché puis incinéré. La cellulose brute correspond à la différence entre le poids du résidu avant et après incinération (Gall et al., 2012), (Möller, 2014).

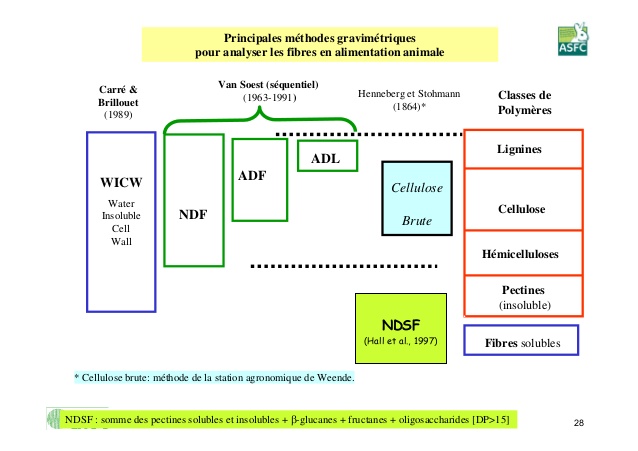


Figure 8 : Schéma reprenant la caractérisation des polymères selon les méthodes utilisées, (Gidenne, 2010)

### Phénols

Les polyphénols peuvent être obtenus par extraction au méthanol suivi d’un dosage colorimétrique. Le dosage effectué est généralement un dosage utilisant le réactif de Folin-Ciocalteu. Lorsque les phénols s’oxydent ce réactif est réduit et prend une coloration bleue. L’absorption maximum de cette coloration est proportionnelle à la quantité de polyphénols contenue dans le végétal. L’étalon utilisé peut être l’acide tannique ou encore l’acide gallique (Boizot, Charpentier, 2006).

La lignine VSC est un indicateur servant à déterminer la teneur en lignine. La méthode utilisée ici peut être une oxydation cuprique ou une thioacidolyse. Ces deux méthodes permettant la libération de trois types de monomères : Vanillyl, Syringyl et cynnamyl qui sont des phénols dérivés de la lignine. Ces monomères sont ensuite quantifiés par chromatographie gazeuse par exemple. Leur somme correspond à la teneur en lignine (Carter, Stewart, 1995), (Recous, Le Roux, 2008).

Enfin, 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).

## Cinétique de minéralisation en conditions potentielles

### Carbone et azote

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, 2017a). 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.

Enfin concernant la biomasse microbienne, la technique la plus utilisée est celle de fumigation-extraction où l’on soumet le sol à des vapeurs de chloroforme entrainant la mort des microorganismes. L’échantillon soumis à ces vapeurs est appelé l’échantillon fumigé. Un autre échantillon est non fumigé. Les quantités de carbone et d’azote sont extraites pour les deux échantillons. Le carbone/l’azote de la biomasse microbienne correspond à la différence entre les quantités extraites à partir de l’échantillon fumigé et celui non fumigé (Alavoine, Lashermes, 2018).

### Phosphore et soufre

Concernant le phosphore, il existe 3 méthodes normalisées en France : la méthode Dyer, la méthode Joret-Hébert et méthode Olsen. Cette dernière est celle utilisée par l’INRA et fait l’objet d’une norme : NF ISO 11263. Le réactif d’extraction est une solution de bicarbonate de sodium à pH 8.5. Le phosphore est ensuite dosé par colorimétrie à 882 nm (Gatoux, 2011).  
Les méthodes utilisées pour la dynamique du soufre sont les mêmes que celles utilisées pour la caractérisation du soufre minéral dans un résidu à savoir une extraction au CaCl2 ou encore au KH2PO4.  
Pour la détermination du soufre microbien, la méthode généralement utilisée est la méthode de (Saggar et al., 1981) qui reprends les grandes lignes de la fumigation-extraction.

## Cas particulier du marquage isotopique

Cette technique consiste à marquer les résidus avec des isotopes stables (qui ne se désintègrent pas) afin de pouvoir suivre le cheminement de l’élément marqué. Les isotopes stables les plus utilisés dans notre cas sont le carbone 13 et l’azote 15 et leurs teneurs sont généralement mesurées par un analyseur élémentaire couplé à un spectromètre de masse.  
Dans la plupart des cas, les résidus marqués ont grandi dans des chambres de croissance spéciales avec des solutions enrichies en isotope stable.  
On parle d’excès isotopique ou d’abondance isotopique quand on mesure la quantité de l’élément marqué par rapport aux isotopes totaux. Cette donnée s’exprime en pourcentage d’isotope stable.