

Chapitre 4: Transformations édaphiques d'origine microbienne

Cycles biogéochimiques

I. Le cycle de carbone

Introduction

Dans la nature le carbone se retrouve sous 2 formes :

Le Corganique :

- ✓ Produit par des organismes vivants.
- ✓ La liaison du carbone se fait avec d'autres carbones ou à des éléments comme l'H, N, P dans les molécules organiques ou les hydrocarbures.

Le Cinorganique :

- ✓ Il est associé à des composés inorganiques qui ne contiennent pas de lien C-C ou C-H. Exemples : le C du CO_2 atmosphérique et le C des calcaires CaCO_3 .

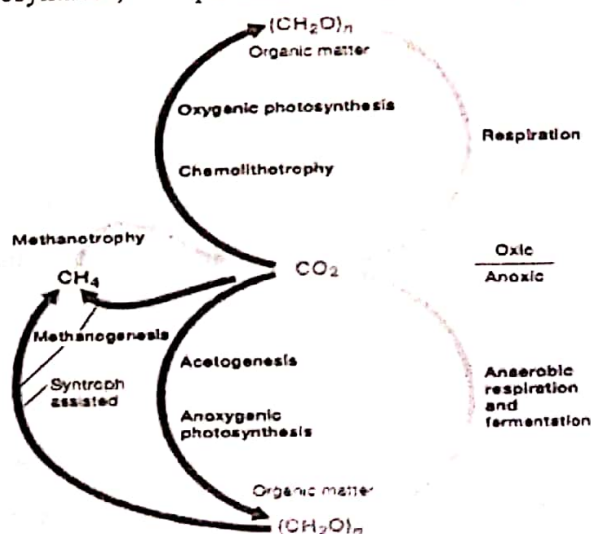
On distingue deux cycles du carbone : cycle du carbone organique et cycle de carbone inorganique. Ces 2 cycles sont reliés.

Deux phases essentielles : (cycle de carbone)

- ✓ **La phase de fixation du gaz carbonique CO_2 atmosphérique :**
 - Se réalise par les organismes photosynthétiques (plantes, algues, cyanobactéries, quelques bactéries photosynthétiques).
 - conduit à la synthèse de composés carbonés.
- ✓ **La phase de régénération :**
 - Ces composés seront ensuite retournés au sol avec les résidus végétaux, ou à travers les consommateurs après leur mort (animaux).

Le processus de base du recyclage du carbone est le couple photosynthèse-respiration, c'est à dire la conversion du C inorganique du CO_2 en C organique par la photosynthèse et subséquemment l'inverse.

Les mécanismes qui régissent le cycle du carbone au niveau de la biosphère sont : la photosynthèse, la respiration et la régénération (décomposition aérobie ou anaérobie).

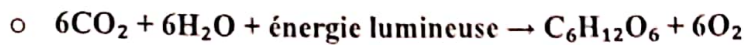


Cycle du carbone

مكتبة النور
AZROU
Près du Campus Universitaire
GSM : 06 78 18 79 36 Tél : 05 28 24 89 59

La photosynthèse

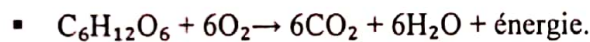
- La photosynthèse est effectuée par les producteurs primaires (végétaux chlorophylliens).
- Elle consomme le CO_2 et produit l' O_2 et de la matière organique (composés C, H, O, N).
- Il s'agit de molécules dont la base demeure les éléments C, H et O, auxquels s'ajoute d'autres éléments en faibles quantités comme l' N, le P et/ou le S. Cette partie de la matière organique correspond à la productivité primaire, et les organismes impliqués (bactéries, algues et plantes) sont les **producteurs primaires**.
- Ceux-ci captent l'énergie solaire et la transforment en énergie chimique qu'ils stockent dans leurs tissus.
- Cette énergie est transférée aux organismes **consommateurs**, incluant les animaux.
- Le bilan global des réactifs et produits de la photosynthèse :



La respiration

- Les consommateurs tirent leur énergie en ingérant les tissus des producteurs primaires et en respirant.
- La **respiration** est l'inverse de la photosynthèse : à partir de l'oxygène libre O_2 , elle transforme toute matière organique en CO_2 :
- La respiration consomme de l' O_2 et rejette du CO_2 et sert à transformer la matière organique en énergie.
- Elle est réalisée aussi bien par les végétaux que par les animaux.

○ bilan global est :



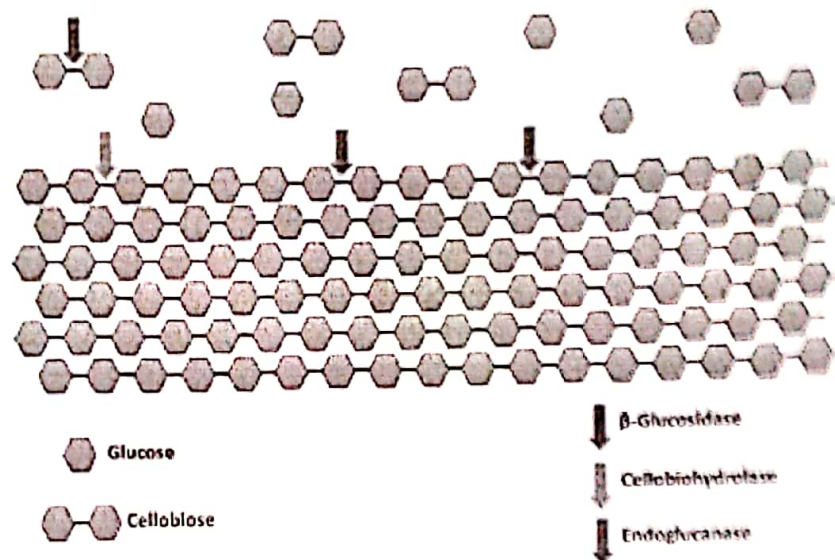
La phase de régénération : la décomposition

- La décomposition est effectuée par les microorganismes présents dans les couches superficielles du sol.
- Elle implique les microorganismes du sol qui dégradent la matière organique (amidon, cellulose, hémicellulose, lignines, protéines, cires...).
- Elle consiste soit :
 - En une décomposition aérobie en présence d' O_2 dans le sol.
 - En une fermentation anaérobie en absence d' O_2 dans le sol.
 - Ces deux mécanismes produisent du CO_2 :
 - La fermentation anaérobie produit du CO_2 et du méthane, alors que les microorganismes responsables de la décomposition aérobie produisent du CO_2 par leur respiration.

a. Dégradation de la cellulose = cellulolyse

- La cellulose est un polysaccharide très répandu dans les cellules végétales où elle constitue l'essentiel de leurs parois.

- C'est une longue chaîne de polymères de glucose alignés selon divers modes.
- Sa dégradation dans le sol dépend de sa structure et du degré de l'activité des microorganismes cellulolytiques.
- Généralement, sa dégradation enzymatique aboutit en premier temps à la cellobiose (dimère de glucose).
- La cellobiose est ensuite transformée en glucose par une enzyme : la cellobiase.
- Les microorganismes cellulolytiques appartiennent à de très nombreuses espèces, les actinomycètes sont les organismes cellulolytiques par excellence.



⚡ La microflore cellulolytique mésophile aérobie

- Bactéries : *Cytophaga*, *Cellvibrio*, actinomycètes.
- Champignons : *Aspergillus*, *Curvularia*, *Fusarium*, *Phoma*, *Trichoderma*.
- Les conditions écologiques sont :
 - pH voisin de la neutralité
 - Approvisionnement en azote ammoniacal
 - Humidité proche de la capacité au champ
- Cette microflore cellulolytique mésophile aérobie conduit à la dégradation totale de la cellulose et la production de gaz carbonique.
- Dans les sols hydromorphes: uniquement quelques bactéries:
 - *Clostridium*, *Plectidium*, *Terminosporus*.
- Dans ces conditions la cellulolyse est ralentie, on trouve en plus de CO_2 , des hydrates de carbone, de l'éthanol et des acides organiques (acétique, formique, succinique, butyrique, lactique).

⚡ La microflore cellulolytique thermophile :

- Dans les fumiers et les composts où la température est élevée ($=50^{\circ}\text{C}$)
- *Clostridium thermocellum*, *Clostridium thermocellulaseum*.

b. Dégradation de la lignine = ligninolyse:

- La lignine est classée en 3ème position de point de vue abondance après la cellulose et l'hémicellulose.
- Il s'agit de polymères de dérivés du phénylpropane (composés aromatiques).
- Les organismes ligninolytiques sont les basidiomycètes dont:
 - *Agaricus*, *Polyporus*, *Armillaria*, *Lepiota*, *Pholiota*.

II. Le cycle de l'azote

Introduction

L'azote (N) se trouve dans l'atmosphère sous forme de gaz N_2 : forme moléculaire diatomique, représente 78% de l'atmosphère terrestre.

Les organismes vivants ont besoin d'azote pour fabriquer des protéines et des acides nucléiques.

La plupart des organismes surtout les plantes ne peuvent pas utiliser la forme moléculaire diatomique N_2 . Ils ont besoin de la forme d'azote fixée :

- Ammoniac NH_3 (forme ammoniacal) : azote lié à l'Hydrogène
- Nitrates NO_3 (forme nitrique) : azote lié à l'oxygène

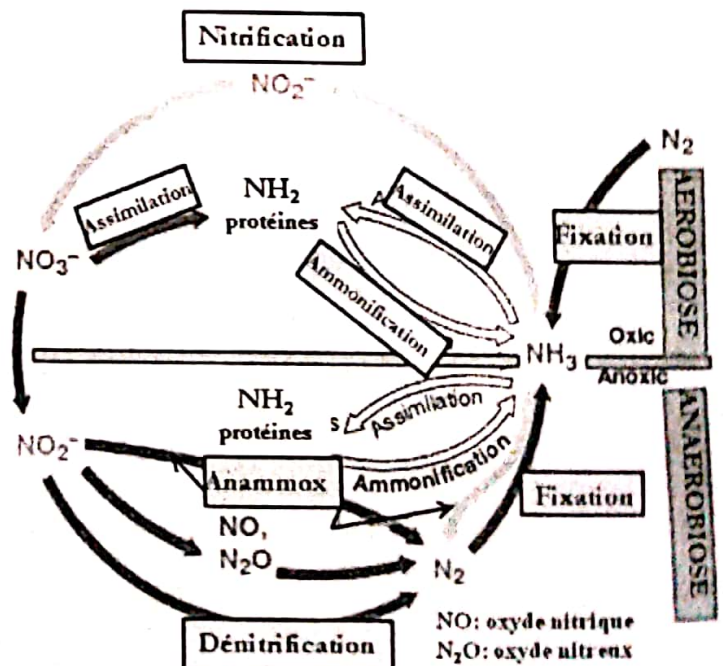
Ces formes minérales proviennent de l'action des microorganismes et des enzymes du sol sur la matière organique.

Le cycle de l'azote est très complexe : il comporte 3 processus de base

- Fixation de l'azote diatomique N_2
- Nitrification
- Dénitrification

Étapes du cycle de l'Azote et bactéries impliquées

Déroulement du cycle de l'azote au niveau du sol

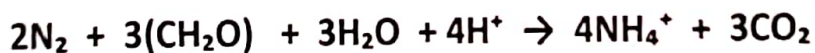


مكتبة النور
 AZROU
 Près du Campus Universitaire
 GSM : 08 78 18 79 36, TEL : 05 28 74 89 59

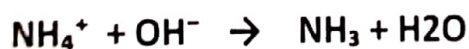
- ❖ Les organismes capables d'utiliser le nitrate comme accepteur d'électrons sont toutes les bactéries.
- ❖ Elles sont très répandues sur la surface terrestre.
- ❖ L'ammonium issu de la minéralisation de la matière organique apparaît à la surface en premier lieu, du fait de sa charge positive, il est adsorbé sur les colloïdes du sol chargés négativement et empêché de ce fait de pénétrer dans le sol.
- ❖ Le taux d'O₂ étant élevé à la surface, favorise la nitrification: l'activité des microorganismes nitrifiants est favorisée.
- ❖ Les nitrates formés chargés négativement sont facilement lessivés et enfoncés dans le sol où le taux d'O₂ est faible, le nitrate est alors utilisé par des microorganismes dénitrifiants comme accepteur d'H en présence de matière organique, les produits finaux sont alors l'N moléculaire N₂ ou l'oxyde nitreux qui diffusent dans l'atmosphère.

Fixation de l'azote moléculaire

- ❖ Fixation de l'azote: c'est la réduction de l'azote atmosphérique en azote ammoniacale utilisable par les plantes et les animaux.
- ❖ Se fait par des microorganismes possédant une enzyme: *La nitrogénase*



- ❖ Dans les sols où le pH est élevé (alcalin), l'ammonium NH₄⁺ (ammoniacale) se transforme en ammoniac gazeux NH₃:



Ammonium + hydroxyl → ammoniac (gaz) + eau.

- ❖ La fixation peut se faire selon 3 modèles:
 - ⚡ Fixation libre de l'azote moléculaire par *Azobacter*, *Clostridium* ou les cyanobactéries.
 - ⚡ Symbiose associative entre les graminées et les bactéries fixatrices d'azote moléculaire dans la rhizosphère *Azospirillum*
 - ⚡ Symbiose obligatoire : symbiose entre légumineuses et *Rhizobium*, entre les actinomycètes *Frankia* et les plantes non légumineuses (*Alnus*).
- Symbiose obligatoire

- Dans un premier temps, les racines excrètent des flavonoïdes qui attirent le *Rhizobium* au voisinage des racines et activent des gènes bactériens qui codent pour le facteur de nodulation (facteur Nod).
 - Les poils absorbants de la plante subissent une déformation suite à la réception du signal: Ensuite un filament infectieux prolifère à l'intérieur de la racine et pénètre dans les cellules corticales.
 - Les bactéries pénètrent à l'intérieur de la cellule végétale via ce filament.
 - A l'intérieur des nodules, les bactéries se transforment en bactéroïdes. Leur forme devient irrégulière et plus importante, incapable de se diviser dans ces conditions.
- La fixation libre de l'azote moléculaire est effectuée par (types respiratoires):
- des bactéries aérobies strictes: (*Azobacter*, *Beijerinckia*, *Derxia*, *Spirillum*, *Aquaspirillum*, *Mycobacterium*, *Corynebacterium*),
 - des bactéries anaérobies facultatives (*Klebsiella* et *Bacillus*) ou
 - des bactéries anaérobies strictes (*Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*).
- La fixation de l'N moléculaire s'effectue aussi par des bactéries et des cyanobactéries photosynthétiques.
- Bactéries photosynthétiques: *Spirillum* et *Chlorobium*.
 - Cyanobactéries: *Anabaena*, *Nostoc*, *Tolyphotrix*, *Calothrix*, *Gleocapsa*.
- Aucun champignon n'est capable de réaliser la fixation de l'azote moléculaire.

Ammonification

- Ammonification résulte d'une désamination des AA de la matière organique.
- C'est une minéralisation des protéines.
- Elle aboutit à la formation de l'ammoniac (NH_3) rapidement transformé en ion ammonium (NH_4^+).
- L'ammoniac (NH_3) est la forme la plus répandue dans les sols alcalins.
- Les microorganismes ammonifiants ont une grande diversité d'espèces:
- Bactéries: *Bacillus*, *Corynebacterium*, *Clostridium*, *Micrococcus*, *Proteus*, *Pseudomonas*, *Serratia*
- Actinomycètes et Champignons.

Nitrification

- La nitrification permet la transformation des produits de la fixation (l'azote ammoniacal NH_4^+ , NH_3) en nitrites NO_2^- et nitrates NO_3^- .
- C'est une réaction d'oxydation par catalyse enzymatique par des bactéries telluriques et aquatiques.
- Nitrification autotrophe: Se réalise en 2 étapes.
- Nitrification ou nitrification (Nitrosomonas):

$$2\text{NH}_4^+ + 3\text{O}_2 \rightarrow 2\text{NO}_2^- + 2\text{H}_2\text{O} + 4\text{H}^+$$
- Les bactéries nitrifiantes (*Nitrosomonas*) réalisent la nitrification ou nitrification, c'est-à-dire la transformation de l'ion ammonium en ion nitrite NO_2^- .

Nitrification

- Nitrification (Nitrobacter):

$$2\text{NO}_2^- + 2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{NO}_3^-$$
- Les bactéries nitrifiantes autotrophes, aérobies et neutrophiles réalisent la nitrification c'est-à-dire l'oxydation des ions nitrites en ions nitrates.
- L'ion nitrate est stable et assimilable par les plantes.
- Solubles dans l'eau, les nitrates en excès sont entraînés par lessivage des sols.
- Nitrification hétérotrophe:
 — Il existe des nitrifiants hétérotrophes tels que *Aspergillus fumigatus* à l'automne.

Quelques exemples de procaryotes dans le cycle de l'azote

Processus	Exemple organisme
Nitrification ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_3^-$)	<i>Nitrosomonas</i>
$\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$	<i>Nitrobacter</i>
Dénitrification ($\text{NO}_3^- \rightarrow \text{N}_2$)	<i>Bacillus</i> , <i>Paracoccus</i> , <i>Pseudomonas</i>
N_2 fixation ($\text{N}_2 + 8\text{H}^+ \rightarrow \text{NH}_4^+ + \text{H}_2$)	<i>Proteobacteria</i>
Ammonification	<i>Aspergillus</i> , <i>Cyanothrix</i> , <i>Cyanobacteria</i> , purple and green bacteria, <i>Streptococcus</i> , <i>Streptococcus</i>
Ammonification (longue: $\text{N}_2 \rightarrow \text{NH}_4^+$)	<i>Many organisms can do this</i>
Ammonification ($\text{NH}_4^+ + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NH}_3 + \text{H}^+$)	<i>Bacillus</i>

Dénitrification

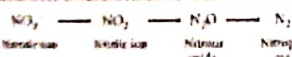
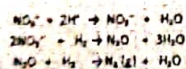
- La production du nitrate est très importante, parce que cet ion peut être réduit et incorporé dans la biomasse microbienne et végétale. Ce processus est connu sous le nom de réduction anabolique du nitrate ou réduction assimilatrice.
- Alternativement, pour certains microorganismes, le nitrate sert d'accepteur final d'électrons au cours de la respiration anaérobie (respiration nitrate). Comme l'azote nitré n'est pas incorporé dans le matériel cellulaire, on parle de la réduction catabolique du nitrate ou réduction dissimilatrice.
- Quand le nitrate est réduit en diazote gazeux (N_2), l'azote est retiré de l'écosystème (perdu) et retourne à l'atmosphère par une série de réactions appelées collectivement dénitrification.

Dénitrification

- En agriculture, la dénitrification est un processus nuisible. Par exemple, si des champs agricoles fertilisés avec des engrais de nitrate sont gorgés d'eau après de fortes pluies, des conditions anoxiques peuvent se développer et la dénitrification s'installe; cela supprime l'azote fixé dans le sol.
- Dans le cas du traitement des effluents, cependant, la dénitrification est bénéfique car elle convertit NO_3^- en N_2 . Ceci diminue la charge d'azote fixée dans l'effluent et qui serait susceptible de stimuler la croissance algale.

La réduction dissimilatrice des nitrates = dénitrification

- Dans les conditions anaérobies, les microorganismes dénitrifiants utilisent les nitrates comme accepteur final d'électrons à la place d'oxygène.
- Le nitrate est d'abord transformé en nitrite ce dernier ensuite en oxyde nitreux N_2O ou en diazote moléculaire N_2 .



La réduction dissimilatrice des nitrates = dénitrification

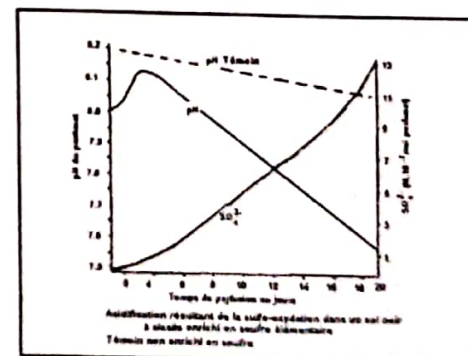
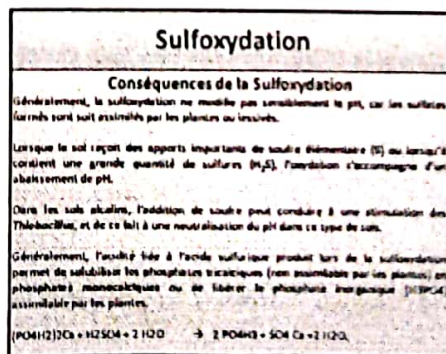
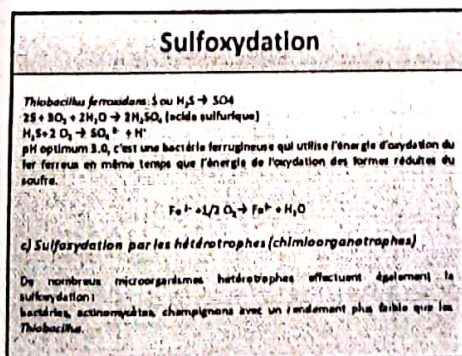
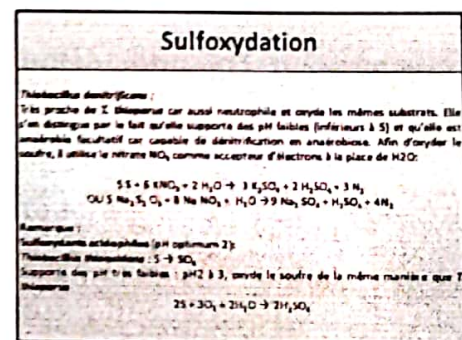
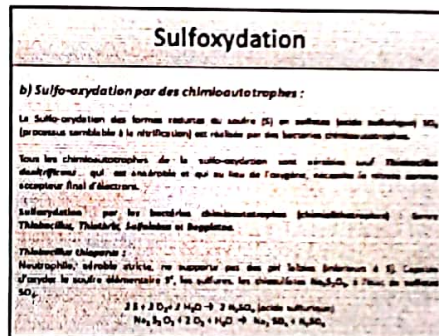
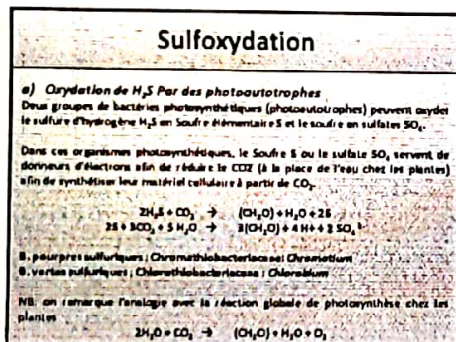
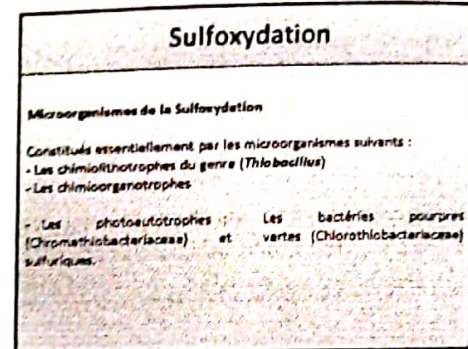
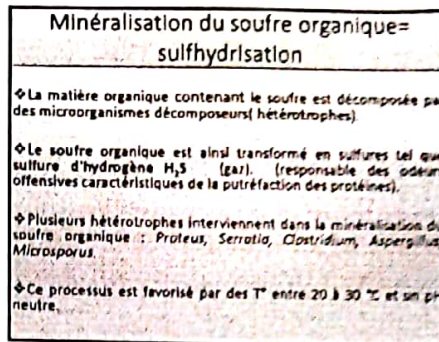
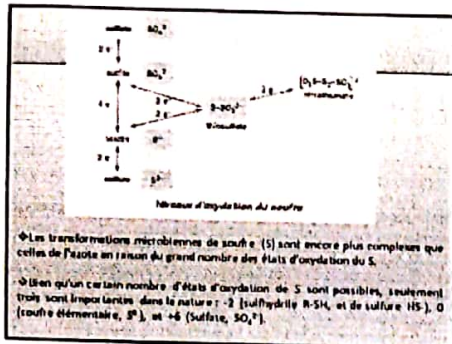
- La réaction globale de dénitrification en présence de la matière organique est la suivante:

$$4\text{NO}_3^- + 5[\text{CH}_2\text{O}] + 4\text{H}^+ \rightarrow 2\text{N}_2 + 5\text{CO}_2 + 7\text{H}_2\text{O}$$
- Nitrate + matière organique + hydrogène → azote + dioxyde de carbone + eau
- Les microorganismes responsables de la dénitrification:
 — Des hétérotrophes en nombre limité: *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Mycobacterium*, *Paracoccus*, *Denitrobacillus*.
 — Certains autotrophes: *Thiobacillus denitrificans*.
- Ce phénomène n'existe pas chez les champignons car aérobies.

Le cycle de soufre

Introduction

- Tout comme l'azote, le soufre est un élément essentiel à la vie.
- Le cycle de l'azote et le cycle du soufre se déroulent de la planète.
- Le soufre étant contenu dans les roches ignées (volcaniques) principalement dans la croûte (S₂).
- L'azote est principalement atmosphérique.
- Le dégazage de la croûte terrestre et subéquivalentement l'absorption sous des conditions aérobies produisant une grande quantité de soufre sous forme de SO_4^{2-} .
- Après être assimilé par les organismes, le SO_4^{2-} est réduit et converti en soufre organique qui est un élément essentiel des protéines.
- Dans le sol, comme pour l'azote, le soufre existe essentiellement sous forme organique: protéines contenant des AA soufrés (Méthionine, Cystéine, cystéine).
- Le cycle du soufre et le cycle de l'azote se ressemblent dans le sens où ils représentent un processus de transformation des éléments.



Sulfatoréduction

Processus semblable à la dénitrification: réduction des nitrates

Réduction des sulfates à l'état de sulfures ou hydrogène sulfurique H_2S , ce dernier est toxique pour les plantes.

C'est un phénomène qu'on observe dans les sols hydromorphes submergés et très réducteurs par les microorganismes anaérobies stricts (respirent en absence d' O_2) qui utilisent le soufre comme accepteur final d'électrons;

Desulfovibrio, Desulfotomaculum.

Sulfatoréduction

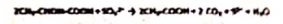
Autres genres de bactéries sulfatoréductrices:

Desulfovibrio, Desulfobacter, Desulfococcus, Desulfosarcina, Desulfotomaculum, Desulfobacillus, Desulfosphaera, Desulfobulbus, Desulfonema, Thermodesulfobacterium.

La réduction des sulfates peut s'effectuer de deux manières:

Réduction assimilatrice

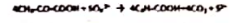
qui produit des ions sulfure, nécessaires aux synthèses cellulaires.



Acide lactique + Acétate + Acide acétique + Eau

Donneur de protons organique

ou



Acide lactique + Acétate + Acide acétique + Eau

L'acide lactique, pyruvique, malique et formique, la choline et les alcools sont des donneurs d'électrons de nature organique.

Ces éléments proviennent de la dégradation anaérobie de la matière organique.

Leur oxydation s'arrête au stade acide acétique.

Réduction dissimilatrice

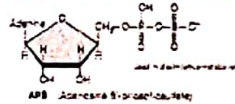
Dans laquelle le sulfate sert uniquement d'accepteur final d'électron.

Les réactions de transport d'électrons s'effectuent conduisant à une force proton-motrice et à la synthèse d'ATP par une ATPase en anaérobiose (respiration sulfates) avec production du sulfure d'hydrogène H_2S comme produit terminal de la respiration.

Biochimie et énergétique de la réduction des sulfates

L'ion sulfate est stable et ne peut être réduit sans avoir auparavant été activé.

Le sulfate est activé grâce à l'ATP. L'enzyme ATP sulfurylase catalyse l'attachement de l'ion sulfate à un phosphate de l'ATP, ce qui donne l'adénosine phosphosulfate (APS).

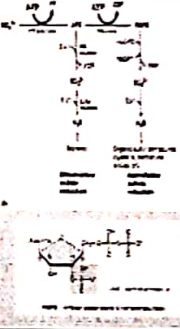


Dans la réduction dissimilative des sulfates, le sulfate de l'APS est réduit directement en sulfite (SO_3^{2-}) par l'APS réductase, avec libération de l'AMP.

Dans la réduction assimilative, un autre phosphate est ajouté à l'APS pour former la phosphoadénosine phosphosulfate (PAPS) et c'est alors que le sulfate est réduit.

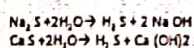
Dans les deux cas, le premier produit de la réduction des sulfates est le sulfite, SO_3^{2-} .

Une fois SO_3^{2-} créé, le sulfure est formé grâce à l'intervention d'une sulfite réductase.

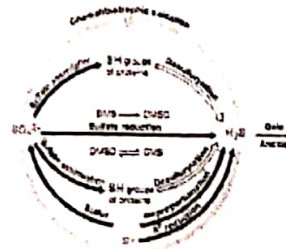


Conséquences de la réduction des sulfates

- La sulfatoréduction s'accompagne généralement par une alcalinisation du sol.
- Les ions S^{2-} peuvent former des sels sodiques ou calciques.
- En présence d'eau, les sulfures de sodium et de calcium donnent ensuite naissance à des bases.



- L'hydrogène sulfuré est généralement toxique vis-à-vis des plantes. Cependant si les conditions sont favorables à la sulfoxydation, son taux peut être réduit.
- Dans certains sols, l'hydrogène sulfuré réagit avec le fer donnant une forme sulfure de fer inoffensive (toxicité réduite).



Le cycle de soufre