pute. 115

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de

DOCTEUR de 3ème Cycle en Écologie, Option Ecologie Terrestre

ÉTUDE DE L'INCORPORATION DE LA LITIÈRE EN SYSTÈME HERBACÉ À L'AIDE DE MATÉRIEL VÉGÉTAL MARQUÉ AU ^{14}C

par

Stéphane DIETZ

soutenue le 12 Novembre 1979, devant la Commission d'Examen

Jury :

M. M. GODRON
M. P. BOTTNER
M. M. BOUCHE
M. P. LOSSAINT

U N I V E R S I T E

DES SCIENCES ET TECHNIQUES

DU LANGUEDOC

L I S T E D E S P R O F E S S E U R S

Président : L. THALER

Vices-Présidents : MM. CORRIU, PIETRASANTA et NOUAZE.

Doyens Honoraires à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

P. MATHIAS
B. CHARLES
A. CASADEVALL

Présidents Honoraires :

P. DUMONTET
J. ROUZAUD

Professeurs Honoraires de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

- R. JACQUES
- M. CASTERAS
- E. TURRIERE
- C. CAUQUIL
- G. DENIZOT
- J. GRANIER
- Ch. BOUHET
- J. SALVINIEN
- M. MOUSSERON
- P. CHATELAIN
- A.M. VERGNOUX
- E. KAHANE
- ch. SAUVAGE
- J.M. MORETTI
- G. COUCHET
- P. DEMANGEON
- J.P. ROIG

Secrétaire Général :

E. SIAU

Professeurs titulaires :

- M. J. AVIAS ..... Géologie
- M. JJ. MOREAU ..... Mécanique rationnel

- M.	B.	CHARLES	.....	Mathématiques Pures
- M.	R.	JOUTY	.....	Physique
- M.	R.	LEGENDRE	.....	Zoologie
- M.	I.	ASSENMACHER	.....	Physiologie Animale
- M.	Ch.	ROUMIEU	.....	Analyse supérieure
- M.	J.	ROBIN	.....	Physique
- M.	B.	PISTOULET	.....	Physique
- M.	A.	POTIER	.....	Chimie Minérale
- M.	R.	LAFONT	.....	Physique
- M.	R.	JACQUIER	.....	Chimie
- M.	J.	FALGUEIRETTES	.....	Minéralogie
- M.	J.	REGNIER	.....	Chimie
- Mme	J.	CHARLES	.....	Mathématiques
- M.	J.	ROUZAUD	.....	Chimie
- M.	P.	CAILLON	.....	Physique
- M.	H.	CHRISTOL (E.N.S.C.M.)	.....	Chimie
- M.	H.	ANDRILLAT	.....	Astronomie
- Mme	G.	VERNET	.....	Biologie Animale
- M.	L.	CECCHI	.....	Physique
- M.	L.	EUZET	.....	Zoologie
- M.	C.	DELOUPY	.....	Physique
- M.	M.	MATTAUER	.....	Géologie
- M.	M.	SAVELLI	.....	Physique
- M.	R.	MARTY	.....	Psychophysiologie
- M.	A.	BONNET	.....	Botanique
- M.	G.	LAMATY	.....	Chimie
- Mme	S.	ROBIN	.....	Physique
- M.	R.	CORRIU	.....	Chimie
- Mme	N.	PARIS	.....	Physiologie Végétale
- M.	J.	ZARZYCKI	.....	Sciences des Matériaux
- M.	M.	MAURIN	.....	Chimie Minérale
- M.	L.	THALER	.....	Paléontologie
- M.	S.	GROMB	.....	Chimie Physique

- M. JV. ZANCHETTA	.....	Chimie Générale
- M. P. SABATIER	.....	Mathématiques
- M. F. SCHUE	.....	Chimie Organique
- M. E. GROUBERT	.....	Physique
- M. Ch. CASTAING	.....	Mathématiques
- M. M. ROUZEYRE	.....	Physique
- M. F. PROUST	.....	Géologie
- M. J. PARIS	.....	Biologie Animale
- M. A. GROTHENDIECK	.....	Mathématiques
- M. C. DURANTE	.....	Physique
- M. G. BOUGNOT	.....	Physique
- M. G. LECOY	.....	E.E.A.
- M. R. GAUFRES	.....	Chimie
- M. JD BAYLE	.....	Physiologie Animale
- M. JL IMBACH	.....	Chimie
- M. JP FILLARD	.....	E.E.A.
- M. N. ROBY	.....	Mathématiques
- M. Ph JEANTEUR	.....	Biochimie
- M. M. AMANIEU (I.S.I.)	.....	Hydrologie et Mariculture
- M. A. COMMEYRAS	.....	Chimie Organique

Professeurs sans Chaire :

- M. G. TOURNE	.....	Chimie
- M. J. REMY	.....	Géologie
- Mme H. GUASTALLA	.....	Biologie Physico- Chimique
- M. R. LENEL	.....	Biologie Animale
- M. A. BASSOMPIERRE	.....	Physique
- M. R. JONARD	.....	Botanique
- M. R. CANO (I.U.T.)	.....	Mesures Physiques
- M. P. MOLINO	.....	Mathématiques
- M. J. LEGRAND	.....	Physiologie Animale
- M. J. D'AUZAC	.....	Physiologie Végétale
- M. G. BOUIX	.....	Zoologie

- M.	M.	DENIZOT	Biologie Végétale
- M.	B.	BRUN	Chimie Physique
- M.	L.	GIRAL	Chimie Organique
- M.	JP	QUIGNARD	Zoologie
- M.	Ph	VIALLEFONT	Chimie
- M.	A.	RAIBAUT	Zoologie
- M.	P.	VITSE	Chimie Minérale
- M.	J.	GRIMAUD (E.N.S.C.M.)	Chimie
- M.	J.	GARCIA (I.U.T. NIMES)	Génie Mécanique
- M.	P.	LOUIS	Géophysique Appliquée
- M.	Cl	BOCQUILLON	Hydrologie
- M.	A.	DONNADIEU	Physique
- M.	M.	LEFRANC	Mathématiques
- M.	G.	MASCHERPA	Chimie
- M.	C.	GOUT	Physique
- M.	JP	TRILLES (I.U.T.)	Biologie Appliquée
- M.	F.	HALLE	Biologie Végétale
- M.	G.	BORDURE (I.U.T.)	Génie Electrique
- M.	JP	NOUGIER	Electronique
- M.	M.	GODRON	Ecologie Végétale
- M.	L.	LASSABATERE (I.U.T.)	E.E.A.
- M.	J.	LAPASSET (I.U.T.)	Physique Mesure Physique
- M.	M.	AVEROUS (I.U.T.)	Physique Génie Electrique
- M.	G.	MAURY	Chimie
- M.	G.	LOUPIAS	Mathématiques
- M.	R.	BEN AIM (I.S.I.)	Génie chimique et Traitement des eaux
- M.	J.	CROUZET (I.S.I.)	Biochimie Appliquée
- M.	L.	COT (ENSCM)	Chimie
- M.	Jc	CHEFTEL (I.S.I.)	Biochimie Appliquée à l'alimentation
- M.	P.	JOUANNA (I.U.T.)	Génie Civil
- M.	H.	MATHIEU (I.S.I.)	E.E.A.

Professeurs Associés :

- M. M. MICALI	.....	Mathématiques
- M. H. BILGER	.....	Physique
- M. G. AUBERSON	.....	Mathématiques

Professeurs associés d'Université :

- M. L. DAUZIER	.....	Physiologie Animale
- M. GALZY	.....	Biochimie
- M. C. MAURIN	.....	Biologie Animale
- M. R. SENOUILLET	.....	Economie et Gestion
- M. E. SERVAT	.....	Géologie
- M. C. VAGO	.....	Biologie Animale
- Mme M. VAN CAMPO	.....	Biologie Végétale
- M. E. VERDIER	.....	Chimie
- M. F. WINTERNITZ	.....	Chimie

Maîtres de Conférences :

- M. R. HAKIM	.....	Mathématiques
- M. F. LAPSCHER	.....	Mathématiques
	.....	
- Mle M. LEVY (I.U.T.)	.....	Chimie
- M. J. LAGARRIGUE (I.U.T.)	.....	Biologie Appliquée
- M. CL DROGUE (I.S.I.)	.....	Hydrogéologie
- M. P. GENESTE (E.N.S.C.M.)	.....	Chimie Physique Appliquée
	.....	
- M. Y. PIETRASANTA (E.N.S.C.M.)	.....	Chimie Appliquée
- M. B. LEMAIRE (I.S.I.)	.....	Mathématiques Appliquées Informatique
	.....	
- M. M. VALADIER	.....	Mathématiques
- M. Jl ROBERT (I.U.T. NIMES)	.....	Génie Electrique
- M. O. MAISONNEUVE	.....	Mécanique
- M. R. BRUNEL	.....	Physique
- M. M. CADENE	.....	Physique

- M. P. DELORD	.....	Physique
- M. A. PAVIA	.....	Chimie
- M. JM BESSIERE	.....	Chimie
- M. JP BARD	.....	Géologie
	.....	
- M. P. BESANCON (I.S.I.)	.....	Physiologie de la nutrition appliquée à l'alimentation
- M. Y. NOUAZE	.....	Mathématiques
- M. J. PETRISSANS	.....	Chimie
- M. JY GAL	.....	Chimie Analytique appliquée
- M. C. BENOIT	.....	Physique
- M. H. GIBERT (I.S.I.)	.....	Génie Alimentaire
- M. A. LIEGEOIS (I.S.I.)	.....	Automatique
	.....	
- M. B. TARODO DE LA FUENTE (I.S.I.)	.....	Biochimie Appliquée e Techniques des Matières alimentaires.
- M. Y. ESCOUFIER	.....	Informatique
- M. A. SANS	.....	Psychophysiologie
- M. G. DURAND	.....	Chimie
- M. B. FILLIATRE (I.S.I.)	.....	Informatique et Gestion.
- M. JJ MACHEIX	.....	Physiologie Végétale
- M. P. HINZELIN	.....	Génie Civil
- M. CL BOKSENBAUM	.....	Informatique
- M. G. CAMBON (I.S.I.)	.....	E.E.A.
- M. J. FERRIE (I.S.I.)	.....	Informatique
- M. E. AKUTOWICZ	.....	Mathématiques
- M. CH HEBANT	.....	Paléobotanique
- M. J. LANCELOT	.....	Géophysique
- M. D. AUVERGNE (I.S.I.)	.....	E.E.A.
- M. B. LEBLEU	.....	Biochimie

- M. C. JOUANIN	.....	Physique
- M. M. RIBES	.....	Chimie
- M. JP ROQUE	.....	Chimie
- M. JL AUBAGNAC	.....	Chimie
- M. CL ALIBERT	.....	E.E.A.
- Mlle H. ASTIER	.....	Physiologie Animale
- M. F. ARTHAUD	.....	Géologie
- M. G. ROYO	.....	Chimie Organique - Mesures Physiques.
- M. PH FOUCOU (I.U.T.)	.....	Sciences Economiques

Cette étude est l'accomplissement de deux ans de travail au département d'Ecologie du Sol, du Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis Emberger, C.N.R.S.

J'exprime ma profonde reconnaissance à M. GODRON, Professeur à L'Université de Sciences et Techniques du Languedoc qui m'a accueilli au CEPE et m'a fait l'honneur de présider le jury.

Je remercie vivement M. LOSSAINT, Directeur de recherches au CNRS qui m'a ouvert le département d'Ecologie du Sol qu'il anime.

M. BOTTNER, Chargé de recherches au CNRS et M. BOUCHé, Maître de recherches à l'INRA, m'ont proposé ce thème de recherches ; avec une extrême patience, ils m'ont constament suivi, aidé et orienté dans la réalisation de ce travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma gratitude.

J'associe pleinement à ces remerciements toutes les personnes qui m'ont aidé sans réserve dans toutes les étapes de ce travail, chercheurs et techniciens du département d'Ecologie du Sol, au CEPE, de l'INRA, du GERDAT et de l'USTL, et mes camarades étudiants.

Cette approche du problème de la matière organique a été réalisée grâce à la Direction Générale de la Recherche Scientifique et Technique et à la Direction Générale de l'Enseignement et de la Recherche (Ministère de l'Agriculture) dans le cadre de l'action incitative " Liaisons recherche-enseignement supérieur dans les disciplines agronomiques et vétérinaires".

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION 1

A. GENERALITES 1

B. UTILISATION DES TRACEURS POUR L'ETUDE DE LA DYNAMIQUE DE LA MATIERE ORGANIQUE 2

C. OBJECTIFS DU TRAVAIL 3

D. FACTEURS INTERVENANT DANS LA DECOMPOSITION DE LA LITIERE 4

E. ROLE DES VERS DE TERRE 4

F. MOTIVATION DE CE TRAVAIL 4

I. DESCRIPTION DES STATIONS - PRINCIPALES CARACTERISTIQUES 6

A. STATION DE St MATHIEU DE TREVIERS 6

B. STATION DE St MARTIN DE LONDRES 7

II. SCHEMA DE LA DECOMPOSITION DES PARTIES AERIENNES PRINCIPE DES METHODES UTILISEES 16

A. SCHEMA DE LA DECOMPOSITION DANS LA LITIERE ET DANS LE SOL 16

B. PRINCIPE DES METHODES UTILISEES 18

III. DETAIL DES METHODES 20

A. MATERIEL UTILISE 20

B. DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX 21

C. ANALYSES 24

IV. VITESSE DE DISPARITION DE LA LITIERE 25

A. VITESSE DE DISPARITION DES LITIERES NATURELLES 25

B. LITIERE SUR MONOLITHES AVEC VERS DE TERRE 25

C. LITIERE DE RAY GRASS SUR COLONNES SANS VERS DE TERRE 27

D. DISCUSSION 27

V. PRODUCTION ET ILLUVIATION DES COMPOSES HYDROSOLUBLES ... 28

A. ETUDE DE LA PRODUCTION DE COMPOSES HYDROSOLUBLES ORGANIQUES *in situ* 29

B. PRODUCTION *in vitro* DES COMPOSES HYDROSOLUBLES A PARTIR DE LITIERES NATURELLES 32

C. PRODUCTION *in situ* DE COMPOSES HYDROSOLUBLES A PARTIR DE RAY GRASS MARQUE 35

D. PRODUCTION *in vitro* DE COMPOSES HYDROSOLUBLES MARQUE 35

E. DISCUSSION 35

VI. DEGAGEMENT DE CO_2 38

A. RESPIRATION DES LITIERES *in vitro* 39

B. DEGRADATION DES HYDROSOLUBLES DANS LE SOL 39

VII. ENFOUISSEMENT DE LA MATIERE ORGANIQUE 48

A. MONOLITHES DE SOL EN PLACE 48

B. COLONNES DE SOL SANS VERS DE TERRE 53

C. COLONNES DE SOL AVEC HYDROSOLUBLES 55

D. DISCUSSION 61

VIII. OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES - AUTORADIOGRAPHIES 64

A. METHODE D'INCLUSION DU SOL ET DE FABRICATION DES LAMES 65

B. COUPES DE SOL 65

C. AUTORADIOGRAPHIE 65

D. EXAMEN MICROSCOPIQUE 68

E. CONCLUSION 70

DISCUSSION - CONCLUSION 71

A. RESULTATS 72

B. CONTRIBUTION DES PARTIES AERIENNES AU PROFIL ORGANIQUE DU SOL 74

C. CONCLUSION 75

BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

A. GENERALITES

Dans l'écosystème, des interactions importantes ont lieu entre le sol et la végétation. Sous les mêmes conditions bioclimatiques, les associations végétales sont influencées par les caractéristiques physico-chimiques du sol. Réciproquement la végétation oriente la pédogénèse en modifiant la dynamique de l'eau dans le sol, la structure physique et la composition chimique du sol. Un des rôles essentiels de la végétation réside dans l'apport annuel de matériel végétal qui formera la matière organique du sol. En particulier la dynamique de l'humus est étroitement liée à la qualité et à la quantité de ce matériel, ainsi qu'à la répartition des apports dans le temps.

Le matériel végétal arrive au sol par deux voies :

- il se trouve incorporé et intimement mélangé au sol directement par les litières racinaires ou les exsudats racinaires,
- il rejoint le sol indirectement pour les parties aériennes (feuilles, écorces, tiges, fruits...). Dans ce cas, il doit être entrainé dans le sol par la faune ou l'eau.

La plus grande part de ce matériel est rapidement minéralisée sous forme de CO_2, NH_4^+, NO_3^-, PO_4^{3-}, SO_4^{2-} .... pendant que l'autre part s'humifie simultanément : les composés végétaux à haut niveau d'énergie sous de la photosynthèse sont transformés en composés moins riches, de plus en plus oxydés, plus condensés et résistants à la biodégradation. Ces transformations sont surtout dues à l'activité biologique du sol (faune et microflore). Les liaisons étroites qui s'établissent entre l'humus et la fraction minérale du sol (argiles, calcium, fer, aluminium...) augmentent la résistance à la biodégradation.

B. UTILISATION DES TRACEURS POUR L'ETUDE DE LA DYNAMIQUE DE LA MATIERE ORGANIQUE

Les méthodes physico-chimiques d'extraction et de fractionnement de la matière organique utilisées depuis longtemps ont permis de caractériser les différents types d'humus en fonction de la végétation, du sol, du bioclimat ou de l'action de l'homme. Les résultats ainsi obtenus sont statiques et rendent difficilement compte de la dynamique de la matière organique.

L'utilisation de traceurs a été privilégiée depuis une vingtaine d'années pour l'étude de ces mécanismes. Différentes méthodes ont été employées suivant les buts recherchés :

- l'incorporation au sol de composés de faible poids moléculaire rapidement utilisés par les microorganismes permet de suivre la dynamique des composés métabolisés par les champignons et les bactéries à l'exclusion des autres voies de l'humification. C'est ainsi que l'on a étudié la synthèse de composés humiques à partir de glucose, acétates, urées, ammonium ou acides aminés, tous marqués au ^{14}C ou au ^{15}N (SIMONART & MAYAUDON, 1961 ; SØRENSEN & PAUL, 1971 ; PEYRONNEL, 1975).
- l'incorporation au sol de constituants du matériel végétal marqués au ^{14}C a permis de montrer les mécanismes et de calculer les vitesses de minéralisation et d'humification de la cellulose, de la lignine et des protéines (HAIDER, 1966 ; SØRENSEN, 1975).
- enfin d'autres auteurs (JENKINSON, 1965 ; OBERLANDER & ROTH, 1968) SAUERBECK, 1968) ont utilisé du matériel végétal uniformément marqué au ^{14}C dans une chambre de croissance, puis incorporé au sol. Des travaux sont en cours avec du matériel marqué à la fois au ^{14}C et au ^{15}N. Les recherches de ce type sont généralement réalisées *in situ* ; elles sont de longue durée car les éléments traceurs permettent de suivre les processus pendant plusieurs années.

Il n'est pas possible de citer ici tous les auteurs qui travaillent sur ce sujet.

Les modèles expérimentaux réalisés *in situ* avec un tel matériel végétal marqué ont essentiellement un but agronomique : il s'agit d'étudier la vitesse de décomposition des résidus de culture (comme la paille de blé ou les tiges de maïs) et leur distribution dans les constituants de l'humus en fonction du temps. On incorpore le matériel marqué au sol en simulant un labour et on recherche le traceur utilisé quantitativement dans le sol et

les différentes fractions de l'humus. Ces travaux ont montré que le matériel végétal se décompose suivant une fonction de type exponentiel telle que :

$$y = y_0 e^{-at}$$

si y_0 est la quantité initiale de matériel

y la quantité de matériel restant au temps t

le coefficient a varie avec les conditions climatiques (température, humidité) et le type de sol.

La plupart des recherches de ce type ont été menées en climat tempéré en Grande Bretagne (JENKINSON, 1965) et en Allemagne (SAUERBECK, 1968), ou en milieu steppique froid au Canada (PAUL, 1970).

C. OBJECTIFS DU TRAVAIL

Ce travail concerne la décomposition des parties aériennes en milieu herbacé. Comme dans les modèles agronomiques, son objectif est l'étude de la vitesse de disparition, la minéralisation et l'humification de la litière dans une formation herbacée à *Brachypodium phoenicoides*, en conditions méditerranéennes du sud de la France. Cependant le modèle est rendu plus complexe par les processus d'incorporation de la litière au sol qui s'ajoutent aux phénomènes de décomposition. Le dispositif expérimental consiste à simuler une litière en disposant du matériel marqué à la surface du sol (et non plus en l'enfouissant artificiellement). Ce matériel est soumis à la fois à la décomposition et à l'incorporation au sol par des agents biologiques ou abiotiques. Les deux phénomènes seront étudiés ici essentiellement par l'utilisation de matériel marqué au ^{14}C.

D. FACTEURS INTERVENANTS DANS LA DECOMPOSITON DE LA LITIERE

Les processus de décomposition et d'incorporation de la litière sont soumis à un grand nombre de facteurs. La décomposition sous la seule influence des microorganismes (en dehors du sol) est un phénomène relativement lent, qui dépend de la composition du matériel végétal, de l'humidité et de la température. Les alternances de température et les variations de l'humidité interviennent également dans ces processus mais on ne connaît pas encore bien leur influence. Lorsque la litière est mise en contact étroit avec le sol, les conditions d'humidité deviennent plus favorables à une décomposition rapide. Ce contact peut être provoqué par le tassement dû aux chutes de neige ou aux passages d'animaux. La consommation de litière par la mésofaune (insectes, lombriciens, acariens etc.) provoque un fractionnement et un mélange intime des particules végétales avec le sol.

KURCHEVA (1960) a mis en évidence l'importance de la mésofaune en plaçant dans une chênaie sur chernozem, de la litière dans des enceintes dont la moitié était isolée de la faune par un répulsif. Dans les enceintes non isolées la litière a diminué de 55% en 140 jours ; sous l'action des microorganismes seuls la diminution a été de 9%. En utilisant des filets à mailles calibrées à 7mm, 0,5 mm et 0,03 mm, EDWARDS et HEATH (1963) ont mesuré l'importance relative des vers de terre, des nématodes et microarthropodes, et des microorganismes sur la décomposition des feuilles de chêne ou de hêtre contenues dans les filets. Ces méthodes ne permettent pas de mesurer quantitativement les phénomènes étudiés en raison d'artefacts importants.

E. ROLE DES VERS DE TERRE

En climat tempéré le rôle des vers de terre sur la disparition de la litière semble très important. Leur élimination par des pesticides dans les vergers de pommiers entraine une accumulation de feuilles mortes sur le sol (RAW, 1962). Par contre l'introduction de vers de terre dans les sols qui en sont dépourvus à l'origine cause une diminution notable de la quantité de litière, comme l'ont observé LANGMAID (1964) sur des podzols, ou VIMMERSTEDT (1973) sur des déblais de mines reboisés. En milieu herbacé la destruction des vers de terre provoque l'apparition d'un feutrage de matériel mort à la surface du sol (RANDELL et al., 1972).

F. MOTIVATION DE CE TRAVAIL

La répartition de la matière organique à travers les profils de sol est très variable. Dans le sud de la France en conditions méditerranéennes subhumides ou humides, cette répartition est limitée à la surface dans les sols lessivés alors qu'elle est profonde dans les sols calcaires. Le profil organique des sols est en effet lié à un certain nombre de facteurs, en particulier :

- les conditions climatiques ; leur influence sur les types d'humus et la vitesse d'évolution de la matière organique dans le sol a été montrée par de nombreux auteurs.

- la végétation ; BOTTNER (1972) a montré par exemple, que le profil organique des sols méditerranéens calcaires était relativement profond. Ceci est lié à la distribution importante en profondeur du système racinaire en forêt comme en prairie (PLANES, 1978).

Le matériel végétal rejoint le compartiment "matière organique" du sol par deux entrées distinctes : l'incorporation des parties aériennes et de la litière, et les racines et leurs exsudats. Ces deux modes de formation du profil organique du sol sont très différents :

- la litière racinaire est en contact étroit avec le sol et sa microflore dès sa formation ; les variations de température et d'humidité sont relativement amorties.
- la litière provenant des parties aériennes subit par contre des variations de température et d'humidité importantes depuis la mort de la plante jusqu'à son incorporation au sol.

Ce travail doit montrer quel est le rôle de cette deuxième voie dans la formation et la dynamique du profil organique des sols en climat méditerranéen.

D'autres travaux sont prévus pour étudier le rôle de la litière racinaire et des exsudats, mais le protocole expérimental reste à éprouver. L'ensemble de ces travaux en milieu herbacé tente de relier d'une part les études sur la production et la distribution des produits de la photosynthèse, et d'autre part les recherches sur la dynamique de la matière organique du sol.

CHAPITRE I

DESCRIPTION DES STATIONS - PRINCIPALES CARACTERISTIQUES

L'expérimentation a été essentiellement réalisée *in situ* dans deux formations herbacées à *Brachypodium phoenicoides*. Les stations situées à une vingtaine de kilomètres au nord de Montpellier, l'une près de Saint Mathieu de Tréviers, l'autre près de Saint Martin de Londres. Ce sont des prairies relativement anciennes sur sol brun calcaire profond.

A. STATION DE SAINT MATHIEU DE TREVIERS

C'est une ancienne friche colonisée depuis vingt ans par une pelouse à *Brachypodium phoenicoides*. Elle a été utilisée comme parcours à moutons mais n'est plus pâturée depuis une dizaine d'années. Le drainage est défectueux et le sol est souvent engorgé en période pluvieuse.

1. La végétation

Le couvert végétal est dense à première vue. En fait le sol est recouvert d'une couche de matériel mort plus ou moins continue (environ trois tonnes /hectare). La végétation verte pousse à travers cette litière. Les espèces dominantes sont par importance décroissante : *Brachypodium phoenicoides, Bromus erectus, Phleum pratense, Carex glauca, Dactylis glomerata, Deschampsia media, Hieracium pilosella.* La masse de matériel végétal photosynthétisant varie entre 0,4 et 1,6 $t.ha^{-1}$ en moyenne pendant l'année.

Pour connaître la répartition de ce matériel dans cette formation herbacée, on a déterminé un certain nombre de compartiments (tableau 1) ; chaque mois, on a récolté sur trois carrés de 50cm de côté (choisis au hasard) la totalité du matériel présent. Ce matériel est classé suivant les catégories définies ci-dessus, séché à l'étuve à 40°C et pesé. La figure 1 représente les variations mensuelles du contenu des compartiments. On constate l'abondance de la litière (2 à 4 $t.\ ha^{-1}$) et du matériel gris (1 à 2 $t.ha^{-1}$). Les variations saisonnières sont très irrégulières et difficilement interprétables. Il faut cependant remarquer l'augmentation du "vert supérieur" à la fin du printemps et sa diminution au cours de la sécheresse estivale.

Tableau I Compartiments utilisés pour l'étude de la répartition du matériel végétal

	MATERIEL DEBOUT		MATERIEL COUCHE
	Strate supérieure*	Strate inférieure **	
Photosynthétisant	Vert supérieur	Vert inférieur	————
Sénescent	Jaune supérieur	Jaune inférieur	————
Mort	Gris supérieur	Gris inférieur	Litière

* La strate supérieure est constituée par le matériel dépassant la litière.

** La strate inférieure est constituée par le matériel restant après la récolte de la strate supérieure et de la litière.

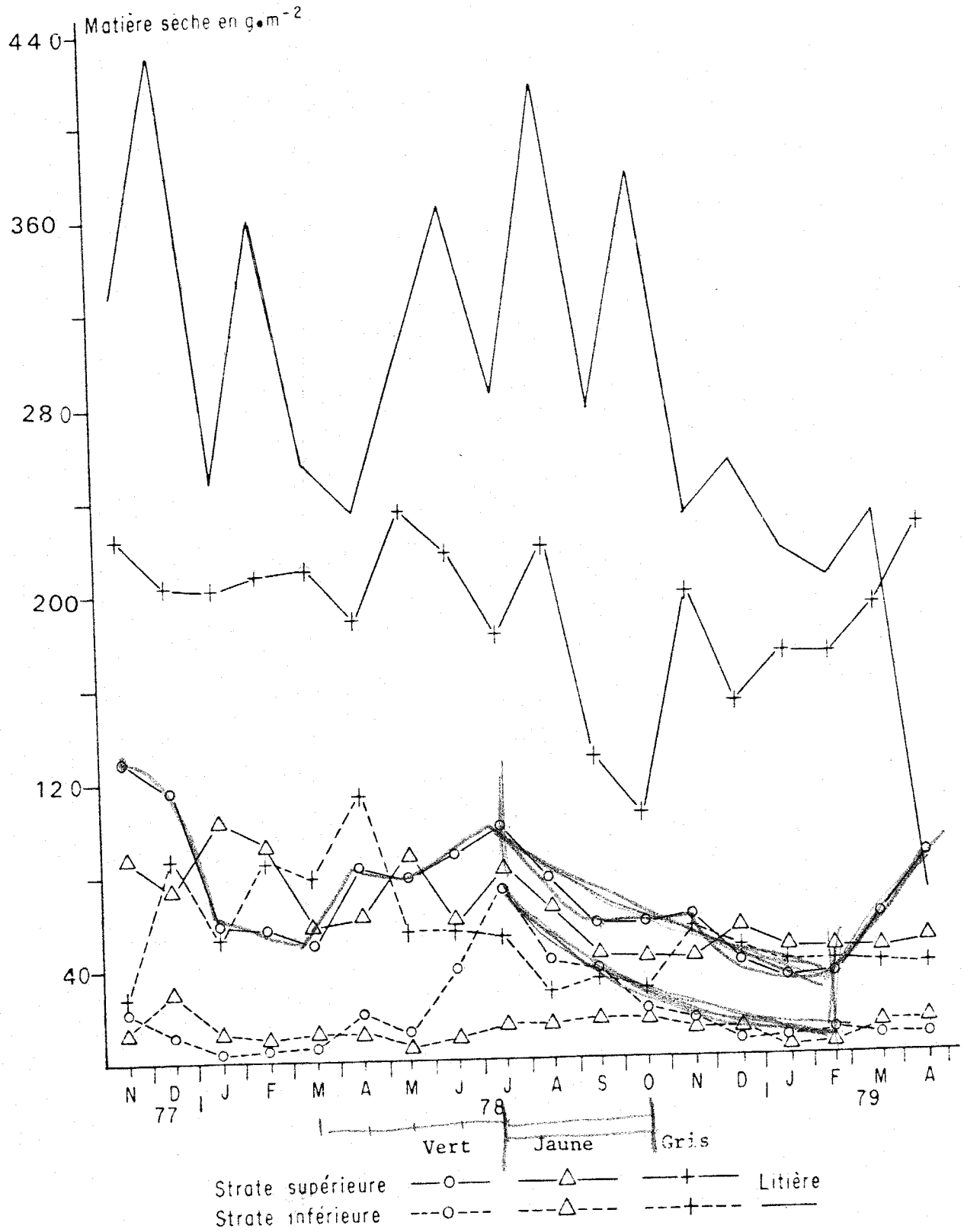


Figure 1 Variation de la répartition du matériel végétal dans les compartiments.

Cette variation ne se répercute pas de manière sensible sur les autres compartiments qui sont trop importants et hétérogènes. L'utilisation de matériel marqué peut mettre en évidence le transfert du matériel vert dans les autres compartiments (marquages courts).

Les teneurs (non représentées) en azote, en phosphore, en potassium dans les différents échantillons ne montrent pas de variations significatives au cours du temps. Il apparaît cependant que la sénescence du matériel végétal s'accompagne d'une diminution importante de N, P et K par la translocation de ces éléments vers les parties vivantes de la plante ; par contre le passage du stade "jaune" au stade "gris" puis à la litière ne modifie pas les teneurs en P et K mais entraine un enrichissement relatif en azote par le départ de carbone sous forme de CO_2 ; en effet le rapport C/N de la litière (50 à 60) est inférieur à celui du "gris" et du "jaune" (60 à 90).

2. Le sol

Les analyses physiques et chimiques du sol sont données au tableau II. Voici la description du profil :

0-5 cm : A_{11} - brun, 5% de cailloux, structure grumeleuse

5-10cm : A_{12} - brun, 5% de cailloux, structure grumeleuse à polyédrique subanguleuse

10-40cm : A_{13} - brun, sans cailloux, structure polyédrique subanguleuse

40-55cm : B1 - brun-ocre, taches blanches de $CaCO_3$, sans cailloux quelques taches d'hydromorphie, structure polyédrique subanguleuse

55-70cm : B2 - ocre, sans cailloux, structure polyédrique subanguleuse.

C'est un sol brun calcaire limoneux à structure polyédrique grossière développée sur des marnes. Son C/N est bas, la matière organique est de type mull-calcique, elle est distribuée sur toute la hauteur du profil. Le sol est très calcaire et le complexe absorbant est saturé. En période de pluie, le sol est gorgé d'eau ; l'étude de la minéralisation de l'azote montre une production annuelle de 35 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ (ABO, 1978) ce qui est faible.

Tableau II a : Analyses granulométriques du sol de "Saint Mathieu de Tréviers"

	Résultats exprimés en % de la terre totale					Résultats exprimés en % de la fraction fine séchée à 105°C				
	> 20mm	10-20 mm	5-10 mm	2-5 mm	fract. fine < 2mm	Perte au feu	2-0,5 mm	0,5-0,05 mm	0,05 0,002 mm	0,002-0 mm
0-5 cm	2	3,86	3,07	4,86	86,21	3,6	5,5	18,9	50,0	19,6
5-20	2,73	2,73	4,54	21,11	68,89	2,5	5,4	20,4	49,4	21,4
20-40	2,05	3,47	6,36	21,59	66,53	1,3	5	19,4	49,5	24,3

Tableau II b : Analyse chimique du sol de "Saint Mathieu de Tréviers"

Profondeur	En % de la fraction fine séchée à 105°C		C‰	N‰	C/N
	$CaCO_3$ total	$CaCO_3$ actif			
0-5 cm	45,2	12,5	11,0	1,5	7,3
5-20 cm	44,6	14,0	12,0	1,37	8,7
20-40 cm	45,7	14,0	9,8	1,27	7,7

3. La mésofaune

La faune du sol est surtout constituée de vers de terre de type géophage - *Vignysa popii* -, espèce particulière de la région du pic Saint Loup, bien adaptée aux sols calcaires hydromorphes (BOUCHE, 1972). On y trouve aussi quelques anéciques tels que *Nicodrilus meridionalis*.

4. Facteurs climatiques

La température du sol a été mesurée à 10 cm et à 30 cm de profondeur à l'aide d'un thermographe enregistreur (Jules Richard). Les variations de la moyenne hebdommadaire sont portées sur la figure 2. A 10 cm de profondeur la température moyenne varie entre 12°C et 28°C. Les variations journalières sont très importantes en surface du sol surtout en saison sèche. A 30 cm de profondeur, la moyenne varie entre 12°C et 24°C et l'amplitude journalière est réduite à 2°C ou 3°C. Une sonde thermique placée en surface du sol sous la litière a enregistré des variations très fortes, non indiquées sur la figure 2.

L'humidité du sol a été mesurée périodiquement (figure 3). On remarque que, en hiver, l'humidité en surface est plus forte qu'en profondeur. Ceci est lié à l'écoulement médiocre de l'eau de surface pendant les pluies importantes.

B. STATION DE SAINT MARTIN DE LONDRES

C'est également une ancienne friche sur sol profond brun-calcaire. Elle sert encore de pâturage et les bergers l'incendient parfois en hiver. Elle est bien drainée et située dans une cuvette ouverte vers le sud.

1. La végétation

Elle est de même type que celle de Saint Mathieu de Tréviers, à dominance de *Brachypodium phoenicoides*, mais le carex y est plus rare car la station est plus sèche ; par contre le genêt (*Genista scorpius*) est fréquent. Le pâturage et les incendies réduisent de beaucoup la litière et le matériel mort en général.

2. Le sol

Le tableau III donne les caractères physiques et chimiques de ce sol. Morphologiquement il est identique à celui de Saint Mathieu mais il ne montre aucune trace d'hydromorphie. Il s'agit d'un sol brun calcaire, profond, limoneux, peu caillouteux et à structure polyédrique.

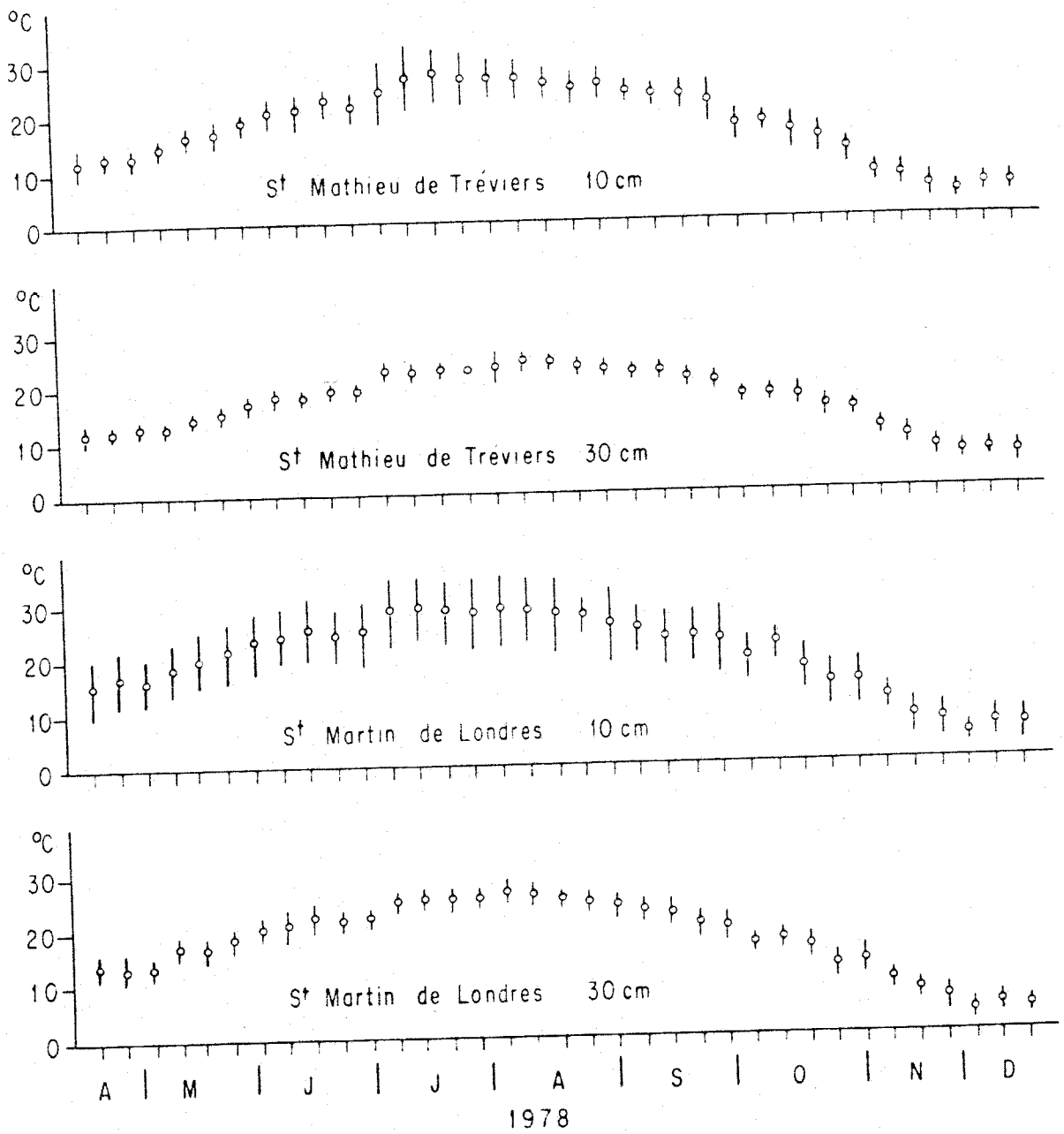


Figure 2 Température du sol à 10 cm et 30 cm de profondeur. Relevés hebdomadaires : minimum, maximum, moyenne .

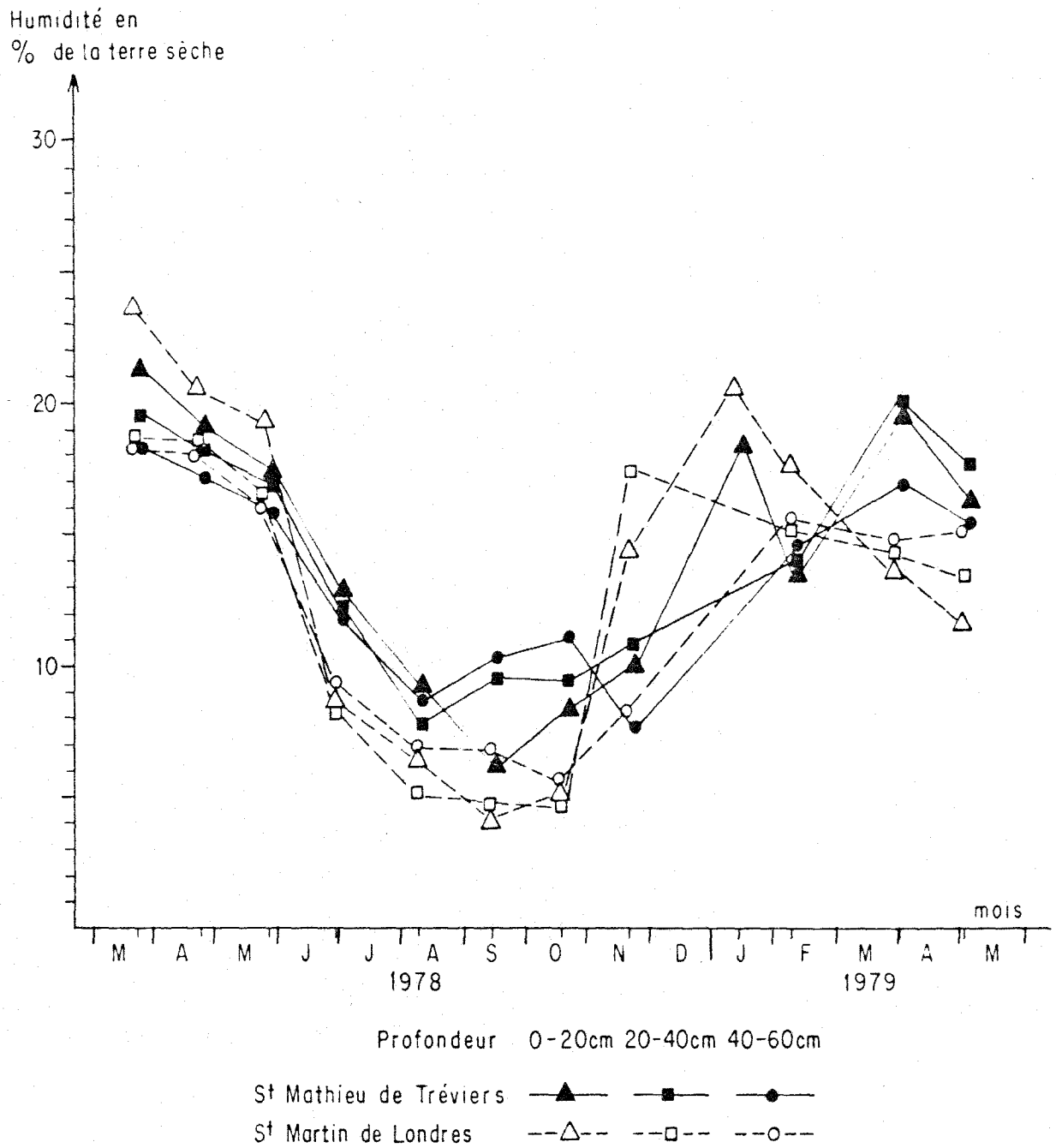


Figure 3 Humidité du sol en fonction de la profondeur dans les deux stations.

Tableau III a Analyses granulométrique du sol (Saint Martin de Londres)
Résultats en % de la terre totale.
Résultats en % de la fraction fine séchée à 105°C

Prof. (cm)	> 20 mm	10-20 mm	5-10 mm	2-5 mm	Frac. fine < 2mm	0,5 à 2 mm	0,05 à 0,5 mm	0,002 à 0,05 mm	0 à 0,002 mm
0-20	-	2,27	1,98	3,80	91,95	5,2	31,1	38,9	11,4
20-40	-	0,93	0,62	2,53	95,92	4,1	27,4	47,2	15,9
40-60	-	0,52	0,77	1,75	96,96	2,6	23,4	49,6	18,6

Tableau III b Analyses chimiques du sol

Prof. (cm)	CO_3Ca total	CO_3Ca actif	C‰	N‰	C/N
0-20	66,66	15,25	17,0	1,3	13,08
20-40	64,66	15,25	8,4	0,8	10,5
40-60	62,25	17,25	6,1	0,68	8,97

Tableau III c Analyses chimiques (Ca, Mg, K et Na : cations échangeables en méq./100 g de terre)

Profondeur (cm)	pH		Mg	K	Na
	eau 1/2,5	KCl N 1/2,5			
0-20	7,6	7,4	0,72	0,23	0,08
20-40	7,9	7,5	0,63	0,21	0,06
40-60	8,0	7,5	0,72	0,24	0,08

On trouve de la matière organique sur une grande profondeur. La minéralisation de l'azote est beaucoup plus forte qu'à Saint Mathieu (51,5 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$; ABO, 1978).

3. La mésofaune

On retrouve dans cette station *Vignysa popii* mais l'espèce principale est *Nicodrilus meridionalis*. Des espèces de plus grande taille, de type *Scherotheca* se remarquent par leur turricules.

4. Les facteurs climatiques

Le climat du bassin de Saint Martin de Londres est plus contrasté que celui de Saint Mathieu de Tréviers. La neige y est restée plusieurs jours pendant les hivers 77-78 et 78-79. Le gel y est plus fréquent. En été les températures sont très élevées sur la station qui est exposée au sud et protégée du vent. Les amplitudes thermiques en surface et dans le sol sont plus importantes qu'à Saint Mathieu (figure 2). Ce phénomène est accentué par la faible inertie thermique du sol qui est moins humide en moyenne (figure 3) que celui de Saint Mathieu.

Les recherches ont donc été menées sur deux stations différentes. L'une est humide et peu perturbée, le matériel mort s'y accumule ; l'autre est plus sèche et régulièrement pâturée, parfois incendiée.

Il n'a pas été possible de répéter tous les dispositifs expérimentaux sur les deux stations. Une partie des expériences portant sur le sol a été réalisée à Saint Martin, une partie de celles portant sur la litière à Saint Mathieu où la végétation est peu modifiée.

CHAPITRE II

SCHEMA DE LA DECOMPOSITION DES PARTIES AERIENNES

PRINCIPES DES METHODES UTILISEES

Les parties aériennes sont soumises à la décomposition dès la sénescence jusqu'à la formation d'humus stable. On peut distinguer quatre niveaux :

- au niveau du matériel végétal encore debout sénescent ou mort ; ce sont les stades "jaune" et "gris" de la strate supérieure dans la figure 4 ; la décomposition est lente car ce matériel sèche très vite après la pluie
- au niveau de la litière ; où se situe la plus grande partie du matériel végétal mort, la décomposition y est plus active parce que le milieu est plus humide et plus riche en germes microbiens.
- au niveau du sol ; l'horizon organique A_{11} qui contient le maximum de matière organique est très favorable à une décomposition rapide.
- au niveau des horizons profonds (A_{12}, A_{13}) il semble que la décomposition soit freinée ; en effet les datations au ^{14}C de l'humus de certains sols à profil organique profond montre que l'âge de l'humus est plus élevé en profondeur que dans l'horizon A_{11} ; le freinage de la deshumification serait dû au manque d'oxygène, ou à la teneur élevée en CO_2.

Ce travail concerne la décomposition dans la litière et le sol, sans tenir compte de la strate supérieure.

A. SCHEMA DE LA DECOMPOSITION DANS LA LITIERE ET DANS LE SOL

La figure 4 représente les différentes voies de la disparition de la litière ; elle est soumise à la minéralisation avec dégagement de CO_2 depuis sa formation jusqu'à son éventuel enfouissement dans le sol (A figure 4). La production de NH_4 est probable, mais celui-ci est

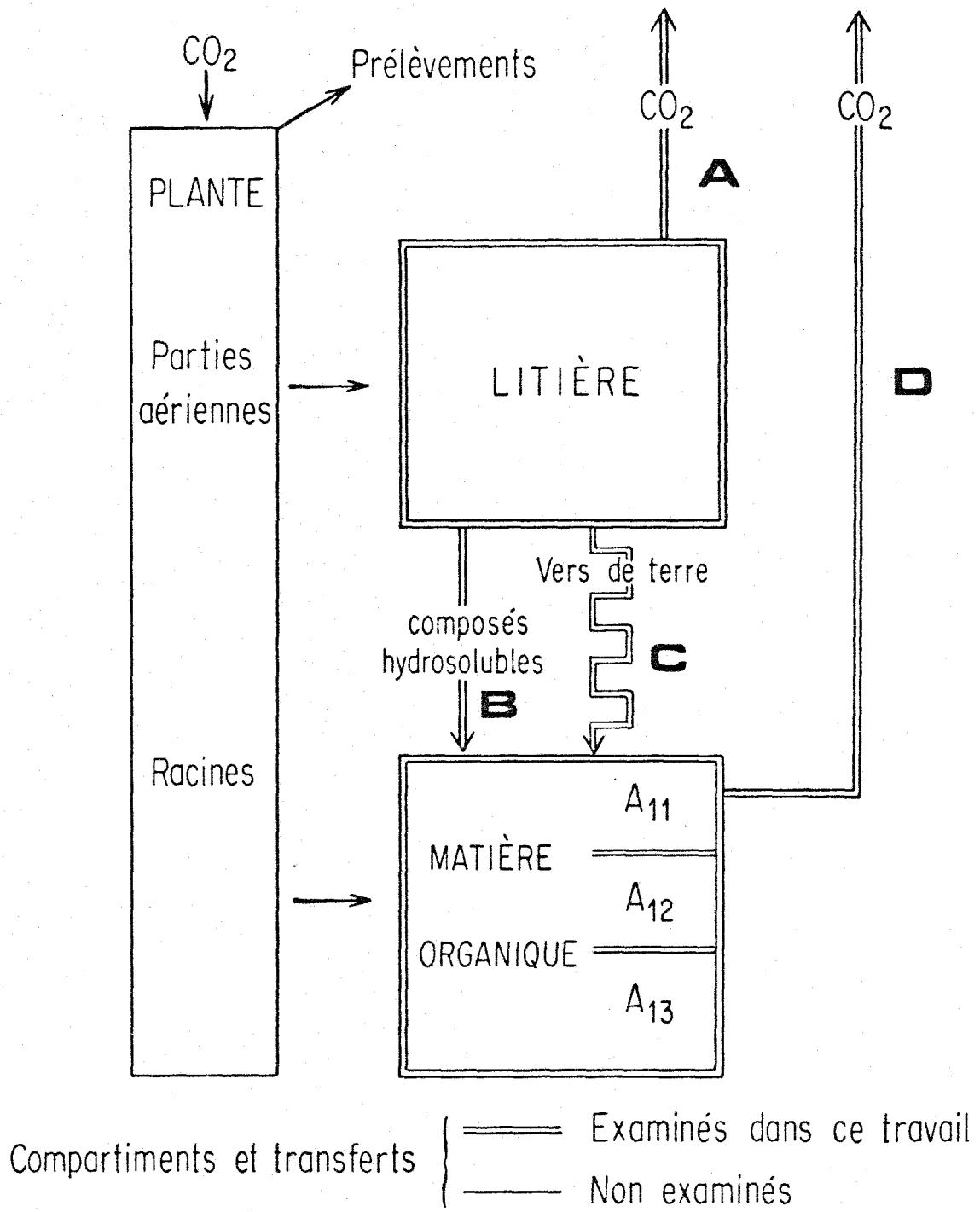


Figure 4 Schéma de la décomposition de la litière en milieu herbacé. Les différentes voies du carbone.

réorganisé. Simultanément, l'humification produit des composés d'origine microbienne ou résiduelle. Une partie d'entre eux est soluble ou pseudosoluble et est entrainée par les eaux de pluie vers le sol (B figure 4). Le plus souvent la litière est consommée par les animaux en particulier les vers de terre. Elle subit une action mécanique accompagnée d'un ensemencement par la microflore du tube digestif. Les déjections restent en surface ou bien sont incorporées au sol à des profondeurs variables (C figure 4). Enfin, les composés hydrosolubles, comme la litière enfouie continuent leur minéralisation et leur humification dans le sol avec dégagement de CO_2 (D figure 4) et production de N minéral utilisé par les microorganismes et la végétation.

L'objet de ce travail est de mesurer ou d'estimer ces transferts en conditions naturelles, en particulier les transferts de carbone. Des contraintes de temps n'ont pas permis d'examiner dans cette étude les résultats concernant le ^{15}N utilisé dans une partie de l'expérimentation. Ces résultats seront publiés ultérieurement. Tous les transferts décrits figure 4 ne peuvent être mesurés directement *in situ* ; d'autres expériences *in situ* et *in vitro* complèteront les données obtenues.

B. PRINCIPE DES METHODES UTILISEES

Deux espèces très différentes ont été utilisées pour la production de litière marquée au ^{14}C.

- *Brachypodium phoenicoides* espèce dominante dans les stations étudiées, à décomposition relativement lente, comme le montre l'accumulation de litière à Saint Mathieu de Tréviers.
- *Lolium perenne* (Ray grass), utilisé parcequ'il est facile à produire dans une chambre de marquage et qu'il se décompose rapidement.

Les dispositifs expérimentaux utilisés sont les suivants :

1. Monolithes de sol avec litière marquée et vers de terre

Vingt monolithes de sol non perturbé avec la végétation d'origine en place ont été isolés et réimplantés *in situ*. On dispose à leur surface entre les touffes d'herbe de la litière marquée et on introduit dans le système quatre ou cinq spécimens de *Nicodrilus meridionalis*, ce qui représente une biomasse de 250 $g.m^{-2}$. Les apports de litière naturelle ne sont pas modifiés.

Pendant deux années les monolithes sont prélevés périodiquement deux par deux. On peut ainsi estimer par le dosage du ^{14}C dans les diverses parties des monolithes :

- la vitesse de dispariton de la litière marquée,
- l'accumulation dans le sol des composés marqués venant de la litière, et leur distribution en fonction de la profondeur, sous l'influence des vers de terre et de l'entrainement par illuviation.

2. Colonnes de sol sans vers de terre

In situ également on dispose de la litière marquée sur des colonnes de sol reconstitué ; les vers de terre sont éliminés du sol. On mesure ainsi en prélevant les colonnes au même rythme que les monolithes :

- la vitesse de disparition de la litière par minéralisation et formation de composés hydrosolubles.
- la répartition de ces composés dans un sol non remanié par les vers de terre.

3. Colonnes de sol avec apport de composés hydrosolubles

In situ sur des colonnes de sol reconstitué, on verse une solution de composés hydrosolubles marqués (obtenus *in vitro* à partir de Ray grass marqué). On mesure ainsi par des prélèvement périodiques la la vitesse de minéralisation de ces composés indépendamment de leur production par la litière et de leur vitesse d'arrivée dans le sol. Cette vitesse de minéralisation a été également mesurée *in vitro*, à température et humidité constantes par dosage du $^{14}CO_2$ dégagé.

4. Minéralisation de la litière

Pour des raisons techniques il n'a pas été possible de mesurer *in situ* le dégagement de CO_2 venant de la litière ou du matériel enfoui dans le sol. Ces mesures ont donc été effectuées au laboratoire, à partir de litières non marquées venant des stations étudiées, et séparées en trois stades de décomposition: Le dégagement de CO_2 a été mesuré en même temps que la production de composés hydrosolubles.

La minéralisation du matériel introduit dans le sol par les vers de terre n'a pas été mesurée.

Ainsi les transferts décrits figure 4 ont été étudiés :

- *in situ* pour l'illuviation (B) des composés hydrosolubles
  et leur minéralisation (D)
  pour l'incorporation par les vers de terre et l'illuviation (B+C)
- *in vitro* pour la minéralisation de la litière (A) et la production d'hydrosolubles (B)

CHAPITRE III

DETAIL DES METHODES

A. MATERIEL UTILISE

1. Le sol

Le sol provient de la station de Saint Martin de Londres. Ses caractéristiques sont données au chapitre I. Il est utilisé en place pour la confection des monolithes. Pour les colonnes de sol reconstitué, on a prélevé le sol par strates de 10 cm d'épaisseur (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm) sur une surface de 0,5 m^2. Après un tri manuel des pierres et des racines et un séchage à l'air, les trois lots de terre ont été tamisés à 2mm et homogénéisés.

2. Les vers de terre

L'espèce utilisée dans cette étude est *Nicodrilus meridionalis* espèce dominante dans la station de Saint Martin de Londres. Elle appartient au groupe des anéciques, vivant dans des galeries subverticales et se nourrissant à la surface du sol. Les vers ont été capturés par bêchage et mis en observation quinze jours pour éliminer les animaux blessés.

3. Le matériel végétal

- matériel non marqué, il s'agit de litière naturelle de Saint Mathieu de Tréviers, répartie en trois lots (peu décomposée, moyennement décomposée et très décomposée). Chaque lot a été séché en étuve à 50°C, coupé en fragments de 3 à 5 cm et soigneusement homogénéisé.
- matériel marqué , il s'agit de Ray grass (*Lolium perenne*) marqué au ^{14}C ou de *Brachypodium phoenicoides* marqué au ^{15}N et au ^{14}C. Les plantes ont été cultivées dans une chambre de marquage où la teneur en $^{14}CO_2$ et en CO_2 était constante (BOTTNER et BILLES, en préparation). Le matériel obtenu est séché à 50°C et coupé comme précédemment.

B. DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX

1. Monolithes

On obtient ces monolithes en dégageant avec précaution un cylindre de sol de 20 cm de diamètre et 30 cm de hauteur, sans en perturber la végétation (figure 5). Un tube de PVC glisse le long du cylindre au cours de l'opération. On remplit le vide entre les parois du cylindre et celles du tube par de la parafine fondue, pour limiter l'effet de paroi sur l'aération du sol et le régime hydrique. Après solidification de la paraffine on sectionne la base du monolithe. Le fond du monolithe est fermé par une gaze de nylon, la partie supérieure du tube est réhaussée par un manchon de gaze de 15 cm de hauteur pour empêcher les vers de terre de quitter le monolithe. Les monolithes ont été placés dans une tranchée de 25 cm de largeur et 30 cm de profondeur, avec un espacement de 20 cm entre chaque monolithe. Ces intervalles ont été comblés avec de la terre et des mottes de terre avec leur végétation. Après quelques mois la végétation sur les monolithes et la tranchée offrait le même aspect que la végétation sur le sol non perturbé.

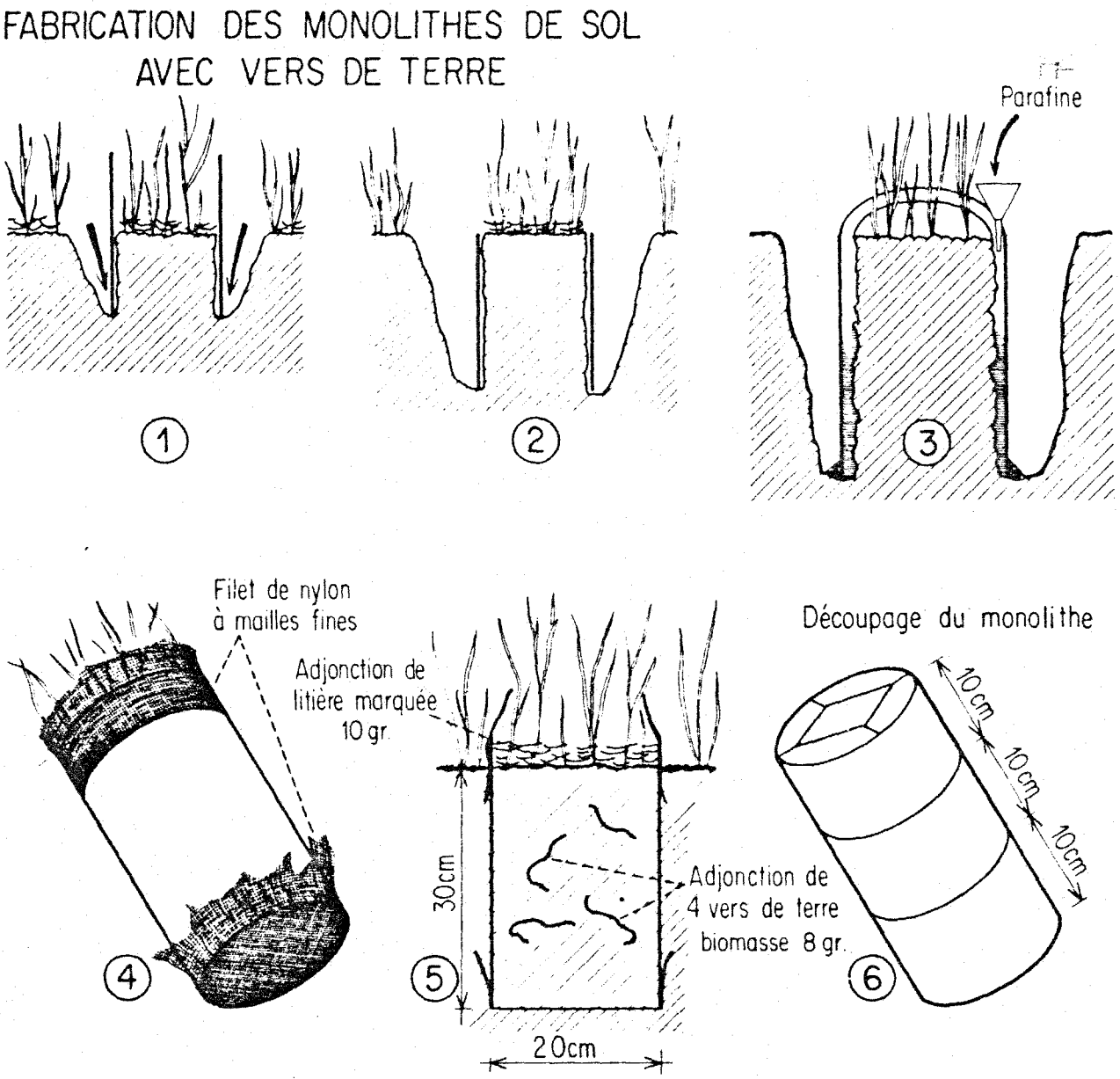
2. Colonnes de sol reconstitué

Le sol prélevé sur le terrain a été réhumidifié puis versé dans des tubes de PVC de 5,5 cm de diamètre et 30 cm de hauteur, fermés à la base par une gaze de nylon;en respectant l'ordre des strates. Il a été ramené à la densité apparente mesurée sur le terrain par une méthode dérivée de la méthode Proctor (figure 5). On applique au sol une énergie de tassement standard en laissant retomber d'une hauteur de 30 cm un piston pesant 500 g . Des essais préalables permettent de choisir le nombre de coups et l'humidité du sol optimals pour obtenir la densité désirée sans abimer la struture du sol. Les colonnes sont installées sur la station dans des trous de 30 cm de profondeur creusés à la tarière.

3. Etude des hydrosolubles

- sur le terrain. De la litière non marquée, à trois stades de décomposition est placée sur des entonnoirs garnis d'un tamis à raison de 50 g de litière par entonnoirs. Ces derniers sont posés sur des récipients qui recueillent l'eau de pluie chargée des produits de décomposition de la litière. L'ensemble est enfoncé dans le sol de telle sorte que la litière dans l'entonnoir soit au même niveau que la litière en place ; la végétation environnante recouvre partiellement le dispositif.

prélèvement après chaque précipitation
[illegible]



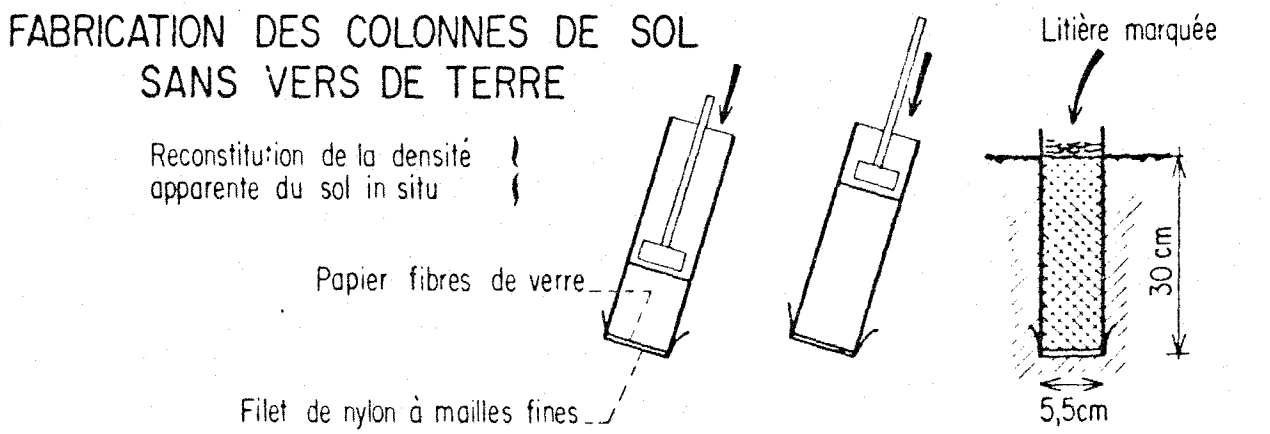


Figure 5 Fabrication des monolithes et des colonnes de sol .

- au laboratoire. La litière marquée (30 g) est placée dans six colonnes de verre de 1 m de hauteur et 5 cm de diamètre. Elle est maintenue dans un filet imputrescible pour éviter un tassement qui pourrait entrainer une anaérobiose. Les colonnes sont ventilées en permanence par de l'air sans CO_2 et saturé en humidité. Un système de lessivage permet d'extraire périodiquement les composés solubles formés par la litière. L'ensemble est placé à 28°C. La litière est lessivée trois fois par jour et les 500 cm^3 du liquide de lessivage sont renouvelés chaque jour. Le liquide obtenu a été concentré par évaporation sous vide partiel à 50°C, puis congelé à -28°C. Pour réutiliser les composés hydrosolubles, on les centrifuge pour éliminer les précipités qui se sont formés.

La litière non marquée (8g) est placée dans des colonnes plus petites (80 cm de hauteur et 2 cm de diamètre) et lessivée trois fois par semaine par 125 cm^3 de liquide. Le liquide est analysé et renouvelé chaque semaine.

4. Simulation du lessivage du sol

150 cm^3 d'une solution de composés hydrosolubles marqués ont été versés sur chacune des vingt colonnes de sol reconstitué. Cette quantité correspond à la capacité de rétention d'une colonne. Sur une colonne on provoque un lessivage intense en faisant percoler 2 000 cm^3 d'eau distillée à pression constante. Le percolat a été recueilli et analysé. On détermine ainsi la fraction des composés hydrosolubles qui est fixé dans le sol.

5. Respirométrie

On a mesuré directement par dosage du CO_2 la minéralisation de composés hydrosolubles dans le sol à 28°C au laboratoire. Un bocal de 1 000 cm^3 contient 50 g de sol imprégné de composés hydrosolubles et un bécher de 100 cm^3. Le CO_2 dégagé est piégé par les 50 cm^3 de NaOH contenu dans le bécher. La normalité de la soude est telle que la carbonatation ne transforme pas plus du tiers de la soude. La concentration en oxygène n'est jamais un facteur limitant en raison du volume du bocal et du rythme des prélèvements.

La respiration de la litière non marquée dans les colonnes de verre a été mesurée en faisant barboter l'air, à la sortie de chaque colonne dans une solution de soude. De même, la concentration de la soude est choisie en fonction du rythme de prélèvement.

C. ANALYSES

1. CO_2

Il est dosé après piégeage dans une solution de soude. On précipite les carbonates par une solution saturée de $BaCl_2$ et on neutralise la solution par HCl 0,1 N . Par comparaison avec l'échantillon témoin, on calcule la quantité de carbone dégagé sous forme de CO_2. Le $^{14}CO_2$ est dosé par scintillation en phase liquide dans un mélange scintillant (Triton X + POPOP).

2. Carbone organique

- voie humide

Le carbone de la matière organique du sol est mesuré au Carmhograph (BOTTNER & WAREMBOURG, 1976). L'échantillon après séchage, tamisage, broyage est homogénéisé. 1 g de sol placé dans un ballon est décarbonaté par 6 cm^3 de H_2SO_4 6N. La totalité du carbone minéral disparaît en 24 h. On élimine ainsi le $^{14}CO_2$ qui se fixe sous forme de carbonates après la décomposition. Le ballon est alors rempli d'un mélange d'acide phosphorique et sulfurique concentré et de bichromate de potassium puis fixé immédiatment à l'appareil. L'oxydation a lieu à chaud sous un flux d'oxygène. Le CO_2 dégagé est réparti entre le Carmhograph (3%) et un dispositif de piégeage par barbotage dans du méthyl cellosolve (97%). Le Carmhograph donne la teneur en carbone total. Le ^{14}C est dosé comme précédemment en plaçant 2 cm^3 de méthyl cellosolve dans un flacon de comptage avec 10 cm^3 de mélange scintillant (Toluène, POPOP, PPO).

Les composés hydrosolubles sont également dosés par voie humide après dessication à 50°C.

- voie sèche

Pour les végétaux et les vers de terre l'oxydation se fait par combustion dans un courant d'oxygène dans un four à 1000°C. La suite du dosage se fait dans les mêmes conditons au Carmhograph.

3. Analyses de sol et de végétaux

Les analyses complètes du sol et des végétaux ont été faites par la section d'analyses de séries du CEPE (ESPIAU & LARGUIER, 1967).

CHAPITRE IV

VITESSE DE DISPARITION DE LA LITIERE

Le contenu du compartiment litière varie par l'arrivée de matériel mort d'une part, par minéralisation et enfouissement de l'autre (figure 4). Il a été montré au chapitre II que ses fluctuations étaient trop irrégulières pour que les variations saisonnières y soient perceptibles. L'introduction d'une quantité connue de matériel marqué dans la litière permet de savoir où disparaît la litière et à quel rythme. Ce chapitre est consacré à l'étude de la vitesse de disparition de la litière.

Trois modèles expérimentaux ont été utilisés:

- des litières naturelles d'âge différents venant de Saint Mathieu et déposées sur un tamis (II, B, §3) pour l'étude des composés hydrosolubles.
- des litières de Brachypode et de Ray grass, marqués au ^{14}C et déposées à la surface de monolithes avec vers de terre.
- une litière de Ray grass marqué au ^{14}C déposée à la surface de colonnes de sol reconstitué.

A. VITESSE DE DISPARITION DES LITIERES NATURELLES

En 13 mois (mars 1978 ; mai 1979) elles subissent une perte de poids importante. La litière fraiche a eu la perte la plus forte (32%), la litière moyennement décomposée, une perte de 27% peu différente de celle de la litière très décomposée (26%).

B. LITIERES SUR MONOLITHES AVEC VERS DE TERRE

Les mesures de radioactivité de Brachypode retrouvé sur les monolithes montrent une décroissance rapide pendant 10 mois (figure 6). On peut ajuster les points obtenus à une courbe exponentielle d'équation $y/y_o = 0,78\ e^{-0,033\ t}$

ou y_o est la radioactivité initiale

y la radioactivité mesurée au temps t en semaine

Le coefficient de corrélation est de -0,95 pour 4 points.

Le temps de disparition de 50% de matériel est de 13 semaines.

Vérification de T/2

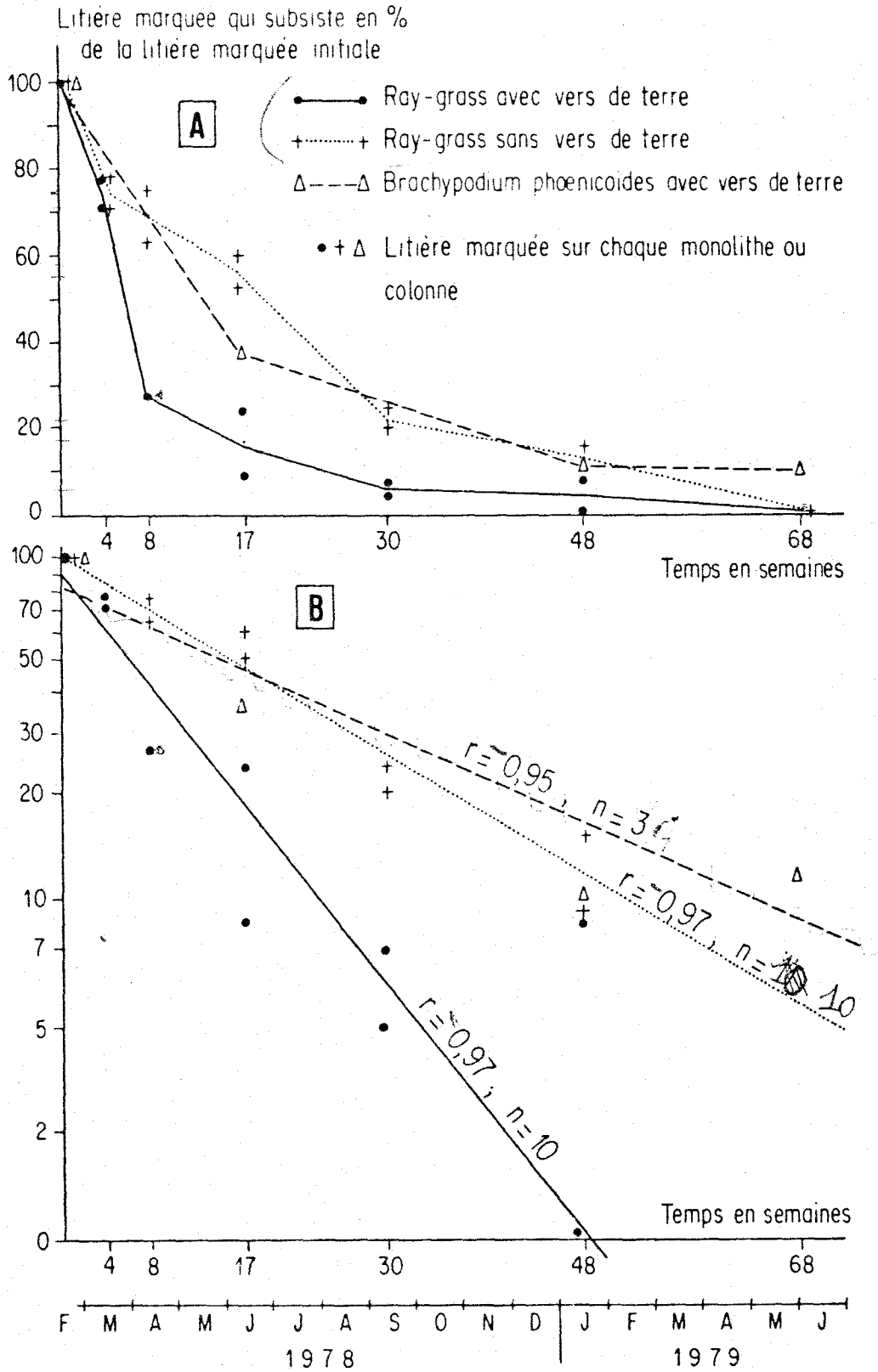


Figure 6 Vitesses de disparition des litières

Ray-grass avec vers de terre RG + Y $90,1e^{-0,103t}$; T/2 = 5,7

Ray-grass sans vers de terre RG. Y $97,5e^{-0,044t}$; T/2 = 15

Brachypodium phoenicoides avec vers de terre BP + Y $80e^{-0,033}$; T/2 = 20

t = temps en semaines ; T/2 = temps de disparition de la moitié du matériel

r = coefficient de corrélation ; n = nombre d'échantillons.

Pour le Ray grass, la disparition a été encore plus rapide ; on obtient une courbe de même type mais avec un coefficient de vitesse supérieur : $y/_{y_o} = 0,901\ e^{-0,103\ t}$

Le temps de décomposition de 50% du matériel est très bref (4 semaines). Le coefficient de corrélation est de 0,97 pour 10 points.

C. LITIERES DE RAY GRASS SUR COLONNES SANS VERS DE TERRE

Les points obtenus se regroupent de même autour d'une courbe exponentielle d'équation $y/_{y_o} = 0,975\ e^{-0,044\ t}$
Le temps de décomposition de 50% du matériel est de quinze semaines.
Le coefficient de corrélation est de 0,97 pour 10 points.

D. DISCUSSION

La disparition de la litière naturelle, quelque soit son âge, posée sur les entonnoirs est moins rapide que sur les monolithes. En effet, alors qur la presque totalité de la litière disparaissait sur les colonnes et les monolithes, en 13 mois, la diminution ne dépassait pas 32 % du matériel initial sur les entonnoirs. Ceci est probablement dû à une imperfection de l'expérimentation ; en effet, dans les conditions naturelles ainsi que sur les colonnes et les monolithes, la litière est au contact du sol, ce qui n'est pas le cas sur les entonnoirs. Le sol favorise la décomposition par son humidité ; de plus il est un réservoir de germes microbiens. Les résultats montrent que la litière disparaît assez rapidement en l'absence de vers de terre. La disparition de la litière dépend de l'apport plus ou moins régulier de matériel frais qui peut fournir un substrat énergétique aux organismes qui dégradent la litière ancienne. Cet apport est maintenu sur les monolithes mais non sur les entonnoirs.

Les différences de décomposition entre Ray grass et Brachypode ont deux causes :

- les caractéristiques morphologiques des plantes ; le Ray grass a des feuilles larges et molles, le Brachypode des tiges très dures et des feuilles étroitement enroulées
- les caractéristiques chimiques ; le Ray grass est un cultivar fourrager riche en cellulose brute alors que le Brachypode est très ligneux.

CHAPITRE V

PRODUCTION ET ILLUVIATION DE COMPOSES HYDROSOLUBLES

La formation de composés organiques hydrosolubles constitue une part importante de la disparition de la litière. Ces composés apparaissent sous l'action de la microflore dès la phyllosphère et sont très abondants dans la litière. Leur rôle est bien connu en forêt, en particulier dans les milieux acides (climats tempérés ou boréaux) où les composés hydrosolubles acides et complexants provoquent l'altération et la migration du fer et de l'aluminium. En milieu neutre ou calcique, ces composés sont rapidement immobilisés et leur action sur l'évolution des sols plus réduite. En milieu tropical, ces composés sont minéralisés très vite et les phénomènes biologiques interviennent peu dans l'altération des sols et le lessivage.

Le but de ce travail est de recueillir des données sur la production de composés hydrosolubles en milieu herbacé et sur leur migration et leur minéralisation dans le sol grâce à l'utilisation de matériel végétal au ^{14}C.

Les techniques utilisées pour cette étude sont :

- la collecte *in situ* de composés hydrosolubles provenant de litières naturelles d'âges différents posées sur des entonnoirs à Saint Mathieu de Tréviers,
- la collecte *in vitro* de composés hydrosolubles venant des mêmes litières à température et humidité contrôlées
- la production *in situ* de composés hydrosolubles à partir de Ray grass marqué pour étudier leur migration dans le sol,
- la production *in vitro* de composés hydrosolubles à partir de litières marquées, pour étudier la dynamique de leur décomposition *in vitro* et *in situ*.

L'utilisation de ^{14}C est indispensable pour distinguer dans le carbone du sol la part provenant des hydrosolubles.

A. ETUDE DE LA PRODUCTION DE COMPOSES HYDROSOLUBLES ORGANIQUES *in situ*

1. Rythme de production

- l'entraînement par les eaux de pluies des produits de décomposition de la litière est irrégulier. Dans le dispositif utilisé, la litière retient une partie des précipitations, qui s'évapore par la suite. Cette rétention augmente avec le degré de décomposition de la litière (jusqu'à 50% de l'eau de pluie). Les résultats sont exprimés en mg de carbone contenus dans le liquide recueilli sous 50 g de litière placée sur une surface de 314 cm^2 (figure 7, valeurs obtenues à chaque prélèvement ; figure 8, valeurs cumulatives).

- les résultats (Figure 7) sont très irréguliers, on constate une production importante de composés hydrosolubles quand la litière est humidifiée après une période de sécheresse et de fortes températures (juin, août et automne). Ceci se manifeste pour tous les stades de décomposition de la litière.

- les valeurs cumulatives (figure 8) atténuent les irrégularités. Les litières fraiches produisent plus de composés hydrosolubles que les litières anciennes. Ceci peut s'interpréter de deux manières :

. dans les litières anciennes, l'activité biologique est plus réduite que dans les litières plus récentes et la production de composés hydrosolubles est plus faible,

. les composés formés restent en solution dans l'eau qui imprègne la litière, et sont minéralisés sur place par les microorganismes ; en effet la rétention en eau des litières anciennes est plus importante que celle des litières plus récentes.

Les litières récentes et moyennement décomposées donnent des résultats assez comparables, entre 400 et 500 mg de carbone libéré sous forme hydrosoluble par la litière en 13 mois. Cette quantité est faible, environ 2% du carbone existant dans le matériel d'origine.

2. Dosage des éléments minéraux dans les percolats

A chaque prélèvement, l'azote total a été dosé dans les percolats. Les résultats obtenus sont très dispersés : l'échantillon témoin parfois plus riche en azote que le liquide venant des litières. L'activité biologique du liquide recueilli
un problème. Il conviendrait de recueillir le liquide chargé de composés organiques dans des récipients réfrigérés pour éviter l'altération. Il faut aussi limiter la pollution accidentelle des échantillons par des débris organiques amenés par le vent ou les animaux. Ces mesures de

merthiolate

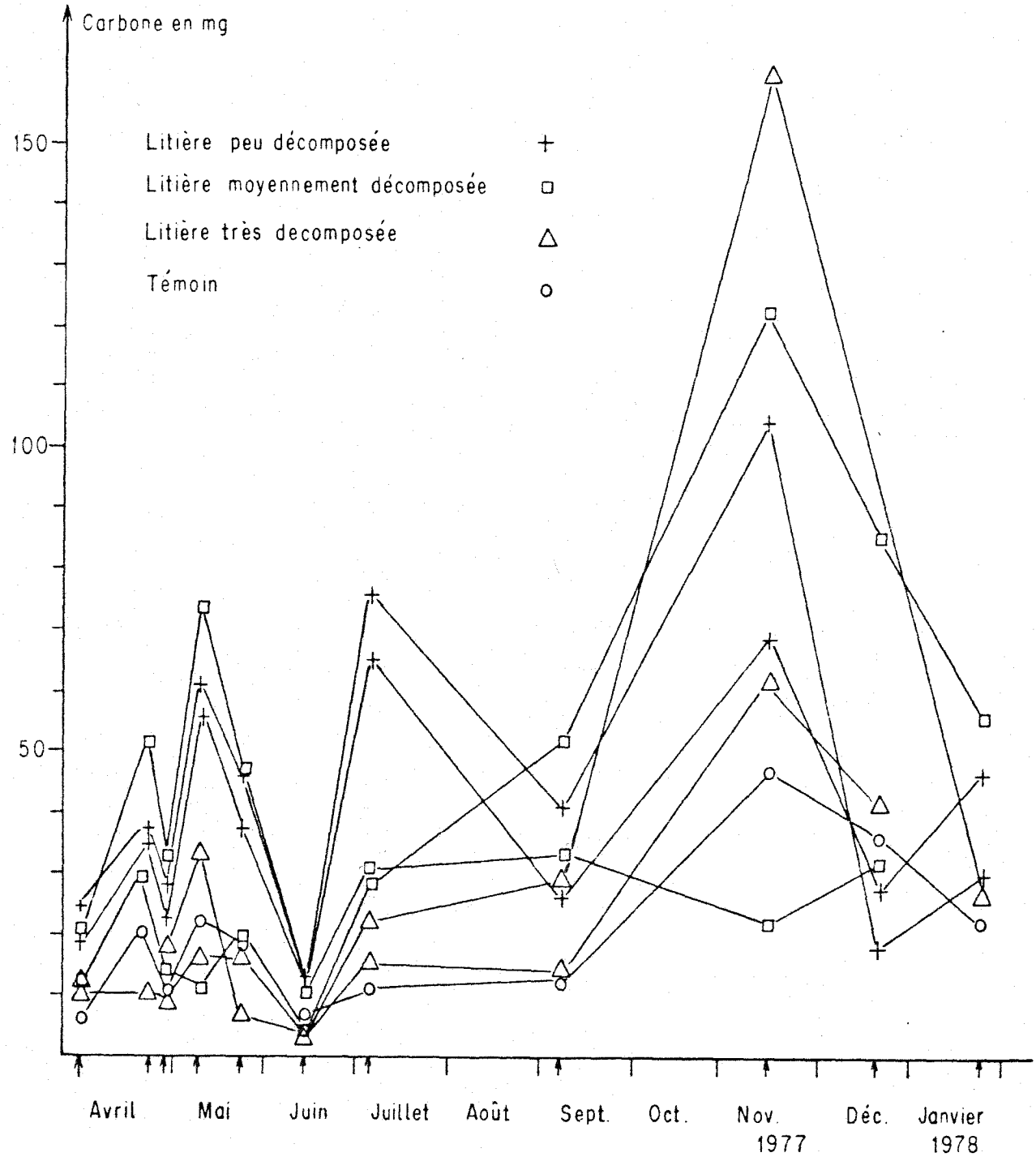


Figure 7 Production de carbone sous forme hydrosoluble par 50g de litière entre chaque prélèvement.

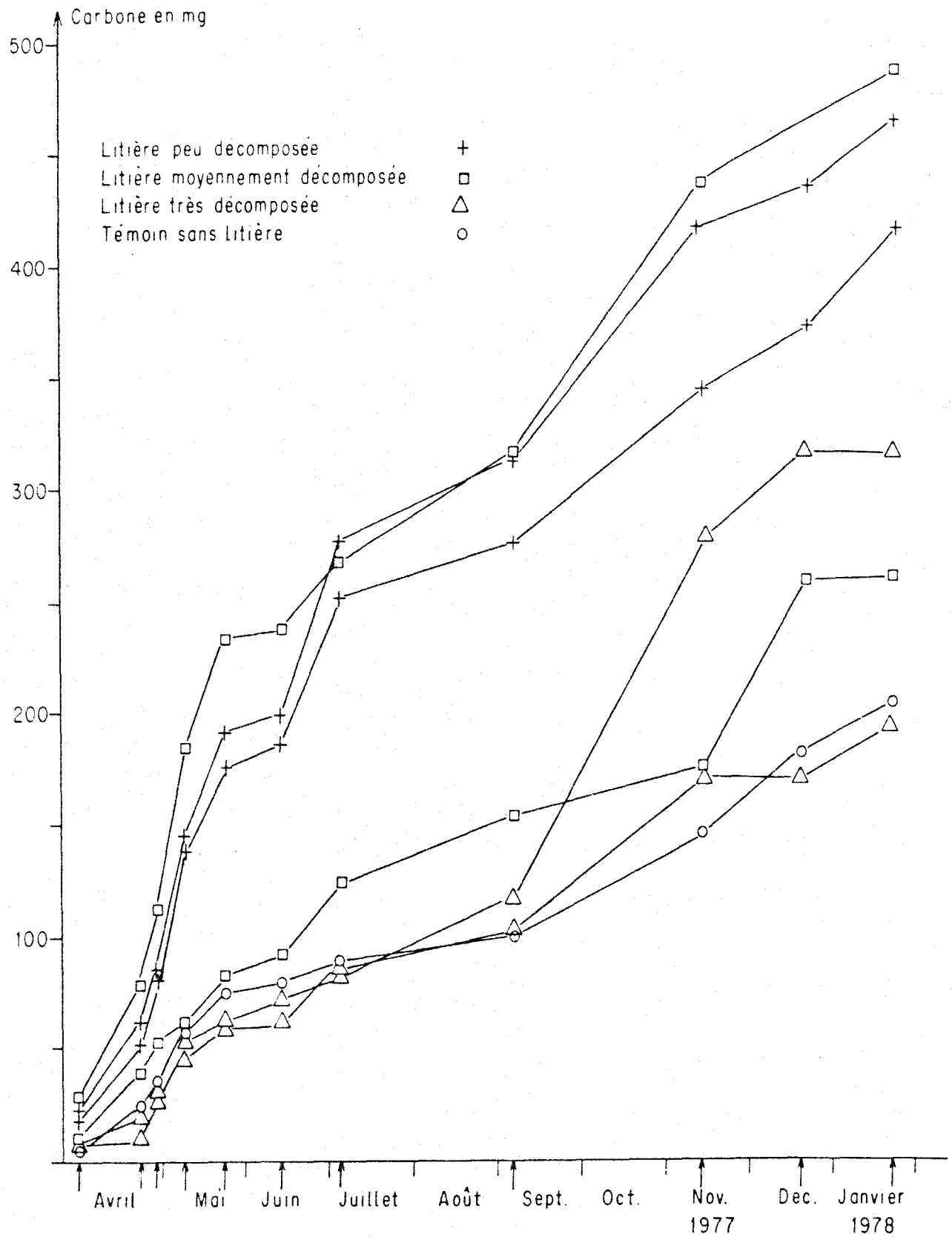


Figure 8 Quantité de carbone libéré sous forme hydrosoluble par 50 g de litière depuis le mois de mars (cumul).

protection n'ayant pas été prises, le dosage des autres éléments minéraux (qui était prévu initialement) n'a pas été effectué.

B. PRODUCTION *in vitro* DE COMPOSES HYDROSOLUBLES A PARTIR DE LITIERE NATURELLE

L'interprétation des résultats obtenu *in situ* est rendue difficile par les fluctuations de facteurs non contôlés tels que l'humidité, la température ....

In vitro, les composés hydrosolubles ont été produits à 28°C et à humidité constante de la litière (saturation). Un flux d'air humide traversait le dispositif en permanence pour éviter tout phénomène d'anaérobiose. Comme ceux obtenus *in situ* les résultats (figure 9) sont toujours très hétérogènes. On remarque cependant que les litières peu et moyennement décomposées produisent une plus grande quantité de composés hydrosolubles que les litières très décomposées (figure 10, courbes cumulatives). Cette différence est due surtout à l'importante activité des litières fraiches immédiatement après l'humidification en début d'expérience. L'activité se stabilise rapidement au même niveau pour les trois stades de décomposition. Il est probable que les composés facilement biodégradables qui interviennent dans la formation des composés hydrosolubles disparaissent rapidement des litières fraiches. Pour vérifier cette hypothèse, on a séché après cinq semaines d'incubation les litières par un courant d'air sec et chaud (30°C), puis on a repris une nouvelle série de mesures après humidification. Les résultats (figure 9 et 10) montrent que les composés hydrosolubles sont produits en moins grande quantité pendant cette deuxième période d'incubation et que la litière a un comportement semblable aux trois stades de décomposition. On peut penser qu'une incubation de cinq semaines dans de telles conditions d'humidité et de température suffit à amener les litières à un stade de décomposition semblable et à un faible niveau de production de composés hydrosolubles, suite à la disparition des composés les plus labiles. On remarque aussi que les six échantillons de litières ont un aspect morphologique semblable à la fin de l'expérience, notamment leur couleur uniformément grise (couleurs originelles : jaune paille, brun et gris). Ceci montre que les litières fraiches produisent une importante quantité de composés hydrosolubles. Cette phase de production intense est suivie d'une production plus faible lorsque les litières sont déjà plus décomposées.

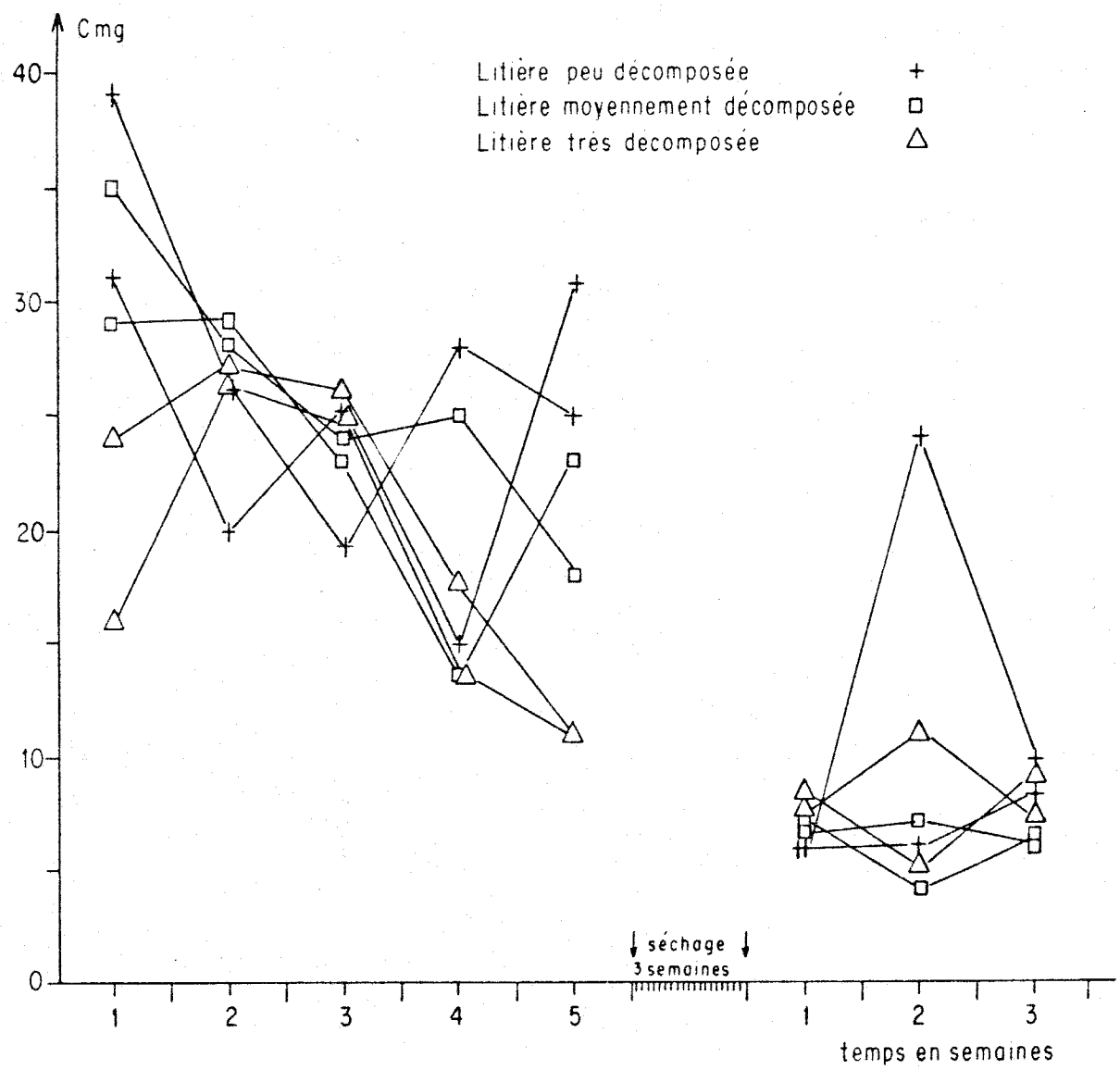


Figure 9 Quantité de carbone libéré chaque semaine sous forme hydrosoluble par 8g de litière *in vitro*.

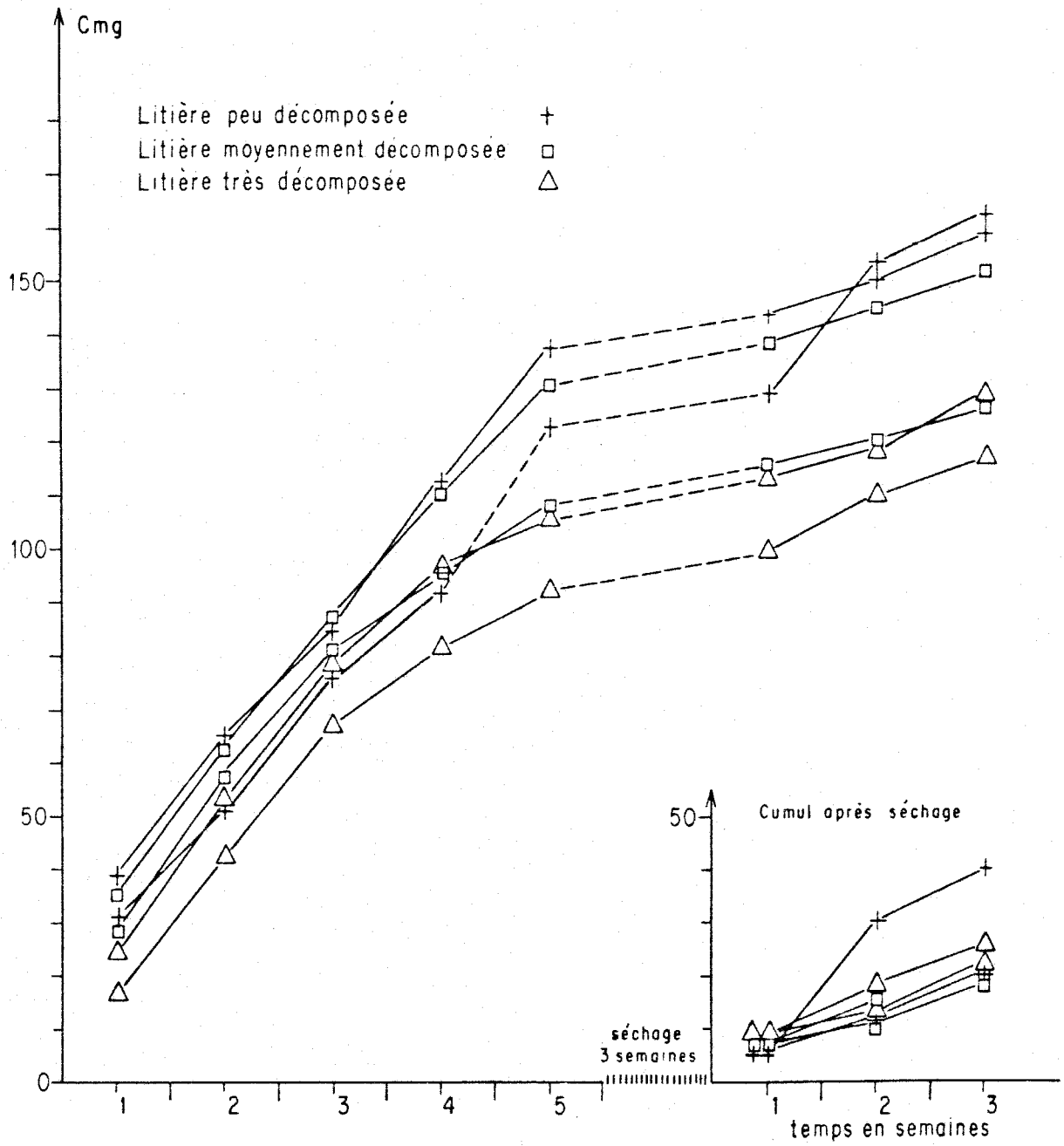


Figure 10 Quantité de carbone libéré sous forme hydrosoluble par 8g de litière *in vitro* (cumul)

C. PRODUCTION *in situ* DE COMPOSES HYDROSOLUBLES A PARTIR DE RAY GRASS MARQUE

Une litière de Ray grass marqué a été disposée à la surface des colonnes de sol sans vers de terre. Le radiocarbone retrouvé dans le sol provient exclusivement des composés organiques illuviés à partir de la surface. Une fraction de ces composés a été cependant minéralisée dans le sol. La quantité du carbone marqué retrouvée dans le sol est donc le bilan de l'illuviation et de la minéralisation. Les variations exprimées en pourcentage de la radioactivité déposée en surface du sol sont représentées figure 11. On constate que l'illuviation est supérieure à la minéralisation jusqu'à la 30ème semaine.

D. PRODUCTION *in vitro* DE COMPOSES HYDROSOLUBLES A PARTIR DE RAY GRASS MARQUE

La figure 11 ne permet pas d'apprécier la dynamique de minéralisation des composés hydrosolubles, ne connaissant pas la quantité de ces composés qui arrive au sol. Pour connaître leur vitesse de minéralisation, on a ajouté au sol une quantité connue de composés hydrosolubles produits en lessivant trois fois par jour, des colonnes remplies de matériel végétal marqué pendant six jours à 28°C. Pendant cette période, 12,6% du carbone contenu dans le matériel initial a été transformé en composé hydrosolubles.

E. DISCUSSION

L'expérience *in situ* à partir des litières naturelles donne des résultats particulièrement hétérogènes. Elle met en évidence une production d'hydrosolubles quelque soit le stade de décomposition. Cependant cette production est beaucoup plus importante pour les litières jeunes que pour les litières plus agées et appauvries en éléments facilement biodégradables. L'alternance sécheresse humidité semble jouer un rôle important dans ce processus.

En treize mois, *in situ* les litières de *Brachypodium* libèrent près de 2% de leur carbone initial ; on peut donc estimer à partir des résultats obtenus au II A, la disparition sous forme de CO_2 à 29%, 25% et 24% des litières récentes, moyennement et très décomposées.

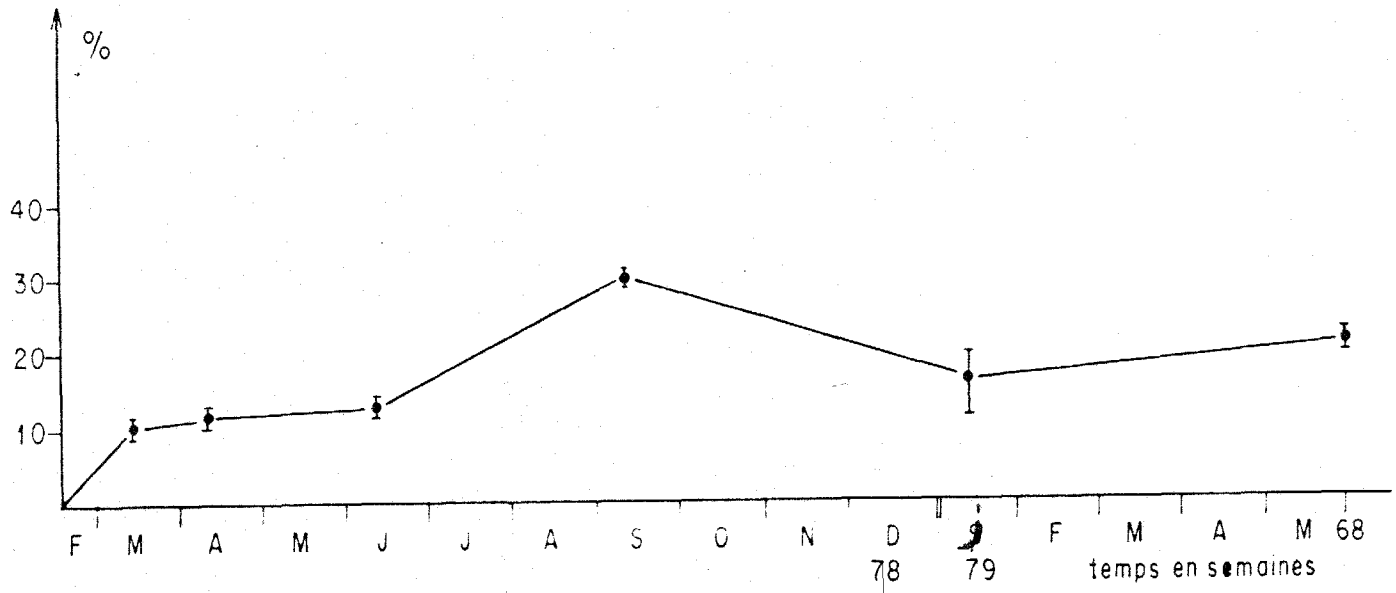


Figure 11 Accumulation dans le sol de ^{14}C venant des composés hydrosolubles émis par une litière de Ray grass marqué. Le Ray grass est disposé sur des colonnes de sol reconstitué, sans vers de terre. Les résultats sont exprimés en pourcentage de la radioactivité initiale de la litière.

Au laboratoire en conditions contrôlées à 100% d'humidité et à 28°C, la production de composés hydrosolubles est plus forte, 4,5% du carbone initial en huit semaines.

- Le Ray grass se décompose beaucoup plus rapidement en libérant une quantité d'hydrosolubles plus importante (12,5% du carbone initial en dix jours au laboratoire.

SAUERBECK & GONZALEZ (1977), JENKINSON & AYANABA (1977) ont montré que la décomposition de matériel végétal marqué incorporé au sol suivait une courbe de type exponentiel. En supposant que la production d'hydrosolubles suive la même fonction, on peut estimer le taux de production en fonction du temps :

Production hebdomadaire de composés hydrosolubles en pourcentage du matériel végétal existant.

	in situ	*in vitro*
Ray grass	> 2%	9%
Brachypode	0,2%	0,6%

Cette estimation ne peut pas rendre compte de l'influence des variations des conditons climatiques sur le terrain, et les périodes d'observation sont trop courtes pour que les variations annuelles deviennent négligeables. Cependant les différences entre le Ray grass et le Brachypode et entre la décomposition *in vitro* et *in situ* apparaissent nettement. Le Ray grass produit dix à quinze fois plus d'hydrosolubles que le Brachypode.

CHAPITRE VI

DEGAGEMENT DE CO_2

Lors de la décomposition, le carbone issu du matériel végétal est distribué entre trois compartiments : le CO_2, les corps microbiens et le matériel résiduel non utilisé, tel que certains composés de la lignine. Si on connaît cette répartition dans le cas de composés simples tels que les sucres, la cellulose ou certains composés aromatiques, il n'en est pas de même pour tous les constituants du matériel végétal. On distingue généralement deux compartiments plus facilement mesurables, le CO_2 et l'humus ; ce dernier contient les composés d'origine microbienne et les composés résiduels. Des recherches sont en cours pour définir la part des microorganismes dans l'humus.

Ce chapitre concerne le CO_2. Celui-ci provient de quatre sources :

- la litière qui est partiellement minéralisée à la surface du sol,
- la décomposition dans le sol de la litière enfouie et des composés déjà humifiés par les microorganismes,
- la décomposition des composés exsudés par les racines, et celle des racines mortes,
- la respiration racinaire

Dans les modèles expérimentaux utilisés dans ce travail, le $^{14}CO_2$ provient exclusivement de la litière et de ses dérivés. Il aurait été intéressant de mesurer *in situ* et en continu le dégagement de $^{14}CO_2$ globalement ou au niveau de chaque source. Mais ce n'était pas possible avec les moyens dont nous disposions sans perturber le milieu d'une manière importante. Tout le dispositif concernant la mesure directe du dégagement de CO_2 a été réalisé *in vitro*. Dans ce chapitre sont présentés les résultats obtenus sur la minéralisation de la litière et des composés hydrosolubles qui s'en échappent. Il est cependant possible d'estimer indirectement le dégagement total de CO_2 *in situ* en faisant la différence entre le matériel végétal initial d'une part, et les composés humiques d'autre part. Cette estimation sera utilisée par la suite.

A. RESPIRATION DES LITIERES *in vitro*

Le dispositif expérimental utilisé est le même que celui qui a servi à l'étude de la production des composés hydrosolubles. Le CO_2 dégagé est dosé périodiquement. En permanence un courant d'air (lavé de son CO_2 et saturé en humidité) traverse la litière. Les résultats sont exprimés en production journalière (figure 12) et en production cumulée (figure 13) de carbone sous forme de CO_2. Ils ne montrent pas de variations importantes entre les différents stades de décomposition de la litière. Il faut cependant remarquer que la mise en activité de la litière par humidification entraine immédiatement un dégagement de CO_2 plus intense dans la litière la moins décomposée qui est plus active que les deux autres. La respiration est ensuite comparable entre les trois stades de décomposition. En effet, les courbes restent parallèles jusqu'à la fin de la première partie de l'expérience (5 semaines). Après une dessication de trois semaines par de l'air chaud et sec, puis humidification, les résultats sont beaucoup plus hétérogènes.

Bien que cette deuxième partie de l'expérience ait été perturbée par des irrégularités de pression dans le montage, elle montre que la litière la moins décomposée reste plus active que les autres.

Par ce dispostif expérimental il est possible de comparer le dégagement de CO_2 et la production de composés hydrosolubles. Les résultats sont reportés au tableau IV. Le pourcentage carbone hydrosoluble sur (carbone hydrosoluble + carbone gazeux) varie peu pour les trois types de litière ; il est de 11% environ.

B. DEGRADATION DES HYDROSOLUBLES DANS LE SOL

Dans les conditions naturelles, les composés hydrosolubles issus de la litière sont soumis à deux phénomènes :

- ils sont entraînés dans le sol par les eaux de pluies, plus ou moins profondément suivant la capacité d'absorption du sol.
- pendant leur migration ou après leur fixation par leur sol, ils sont dégradés par les microorganismes sous forme de CO_2 et de composés humiques.

1. Mise en place

La migration et le lessivage ont été simulés sur des colonnes de sol reconstitué (III,E) en chambre froide (5°C) pour ralentir l'activité

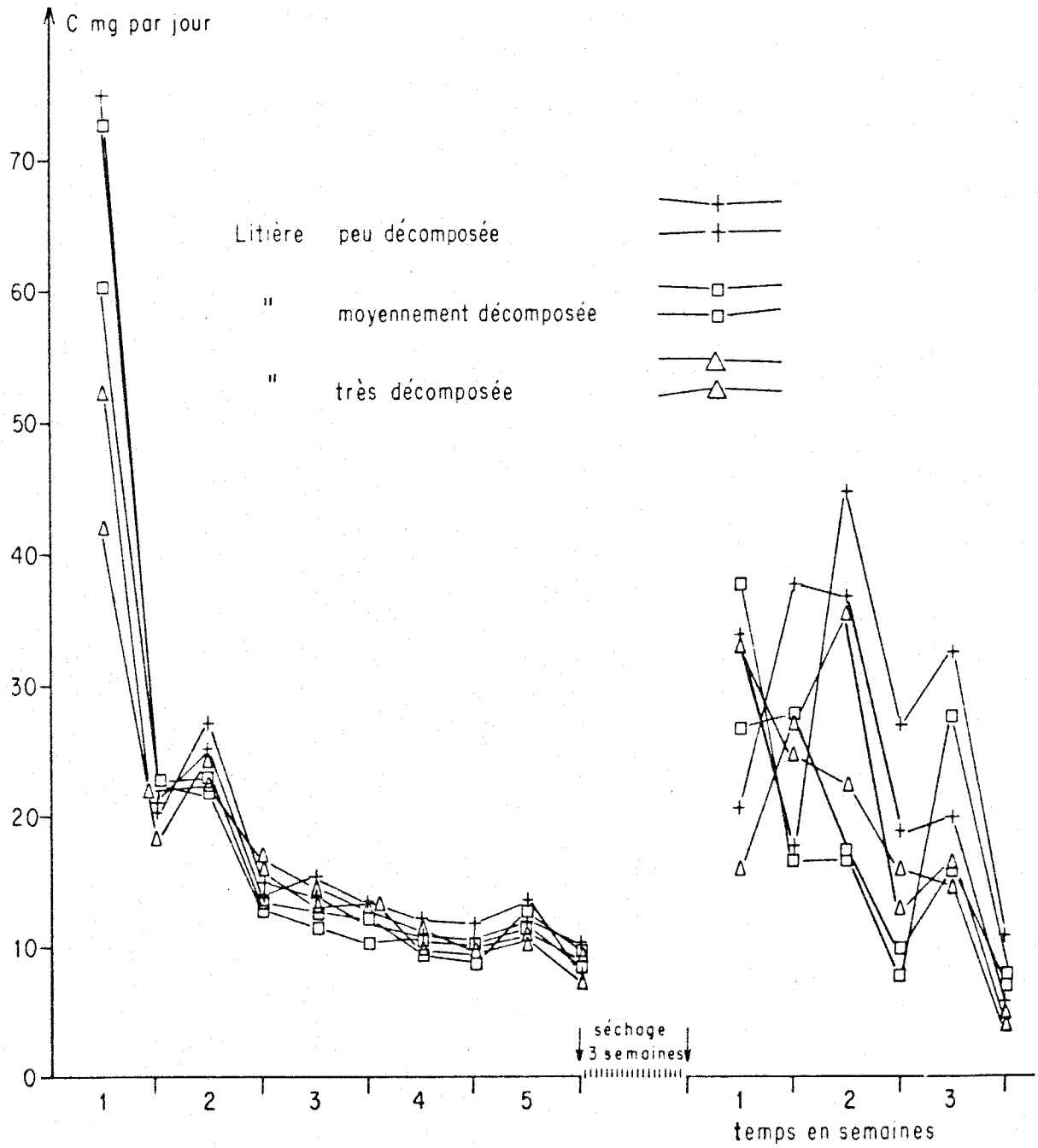


Figure 12 Production quotidienne de carbone sous forme de CO_2 à partir de 8g de litière *in vitro*

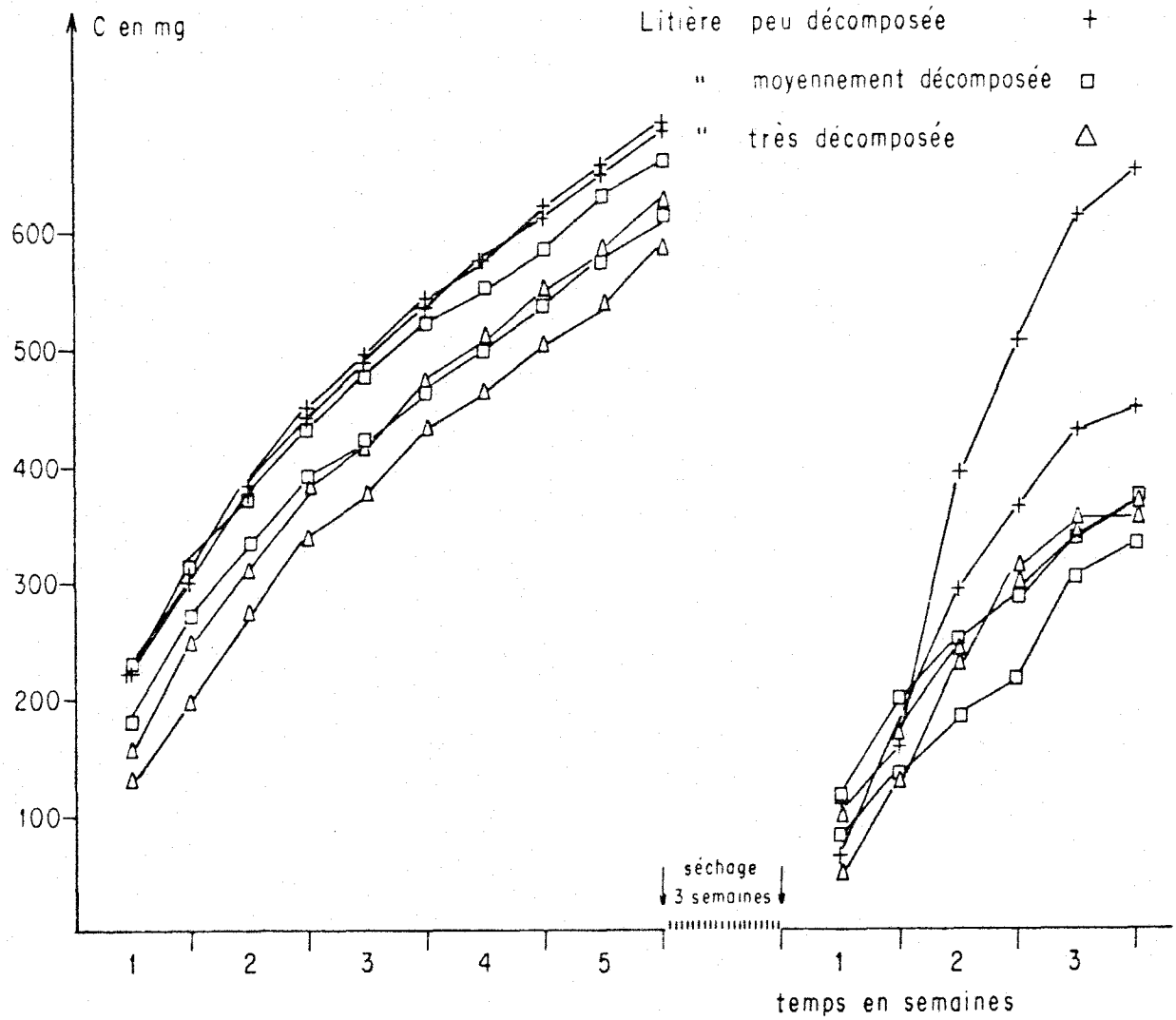


Figure 13 Dégagement de carbone sous forme de CO_2 à partir de 8g de litière *in vitro* (cumul)

Tableau IV Perte de carbone sous forme hydrosoluble et sous forme de CO_2 par la litière en huit semaines d'incubation. Résultats exprimés en pourcentage du carbone initial

	Peu décomposé		Moyennement décomposé		Très décomposé	
Carbone total	100	100	100	100	100	100
CO_2	42	35	31	30	31	28
Composés hydrosolubles	5	5	5	4	4	4
CO_2 + Hydrosolubles	47	40	36	34	35	31
$\frac{\text{Hydrosolubles}}{CO_2 + \text{Hydrosolubles}}$	0.10	0.12	0.13	0.11	0.11	0.13

microbienne. Une quantité de composés hydrosolubles marqués, correspondant à la capacité de rétention du sol, est versée au sommet de chaque colonne. Après écoulement du liquide, l'une des colonnes a été percolée par deux litres d'eau distillée (soit une lame d'eau de 840 mm. Les précipitations sont en moyenne de 750 $mm.an^{-1}$ dans la région). Le carbone contenu dans le percolat est dosé. On connaît ainsi la quantité de ^{14}C restée dans la colonne lessivée. Chaque colonne est découpée en trois tronçons (0-10 cm, 10-20 cm et 20-30cm). Après homogénéisation, on prélève dans chaque échantillon deux lots correspondants à 50 g de terre sèche qui serviront pour les mesures de dégagement de CO_2 en chambre d'incubation (28°C pendant 40 jours).

2. Résultats

Pendant les 48 heures de préparation 50% du ^{14}C contenu initialement dans le liquide chargé de composés hydrosolubles a disparu. Ceci est dû à la minéralisation des composés les plus labiles. Le lessivage a entrainé 34% du ^{14}C dans le percolat. Les résultats sont donnés dans le tableau V, en radioactivité dégagée sous forme de CO_2 par heure ou cumulée depuis le début de l'incubation exprimée en pourcentage de la radioactivité initiale avant incubation dans le sol non lessivé. Les courbes de dégagement de CO_2 cumulé sont représentées dans la figure 14. Les courbes de dégagement horaire de $^{14}CO_2$ en coordonnées semi-logarithmiques (figure 15) mettent en évidence la succession de deux phases de décomposition. La première est rapide ; elle est suivie d'une phase de décomposition plus lente. Il est possible d'ajuster les points obtenus (figure 15) à deux segments de droite. Le coefficient de corrélation le plus bas est de 0,84 pour huit points, ce qui donne une validité de plus de 95%. On peut donc admettre que les composés hydrosolubles présents dans le sol au début de l'incubation se répartissent en deux groupes :

l'un (L) à décomposition lente $\frac{dL}{L} = (0,044 \pm 0,006)\ dt$

l'autre (R) a décomposition rapide $\frac{d(L+R)}{L+R} = (0,122 \pm 0,003)\ dt$

L'estimation des valeurs à l'origine (b et b') donne la quantité initiale de ces composés dans le sol. Le rapport initial $\frac{L}{L+R}$ est donc égal à $\frac{b'}{b}$:

- dans la colonne non lessivée, ce rapport est de 0,39, 0,32 et 0,15 pour les strates 0-10, 10-20 et 20-30cm. La moyenne pondérée de ce rapport pour l'ensemble de la colonne est de 0,36, c'est à dire que la

Tableau V Dégagement de $^{14}CO_2$ de 50 g de sol imprégné de composés hydrosolubles marqués
Ces composés ont été apportés par percolation d'une dose initiale à travers deux colonnes de sol de 30 cm de hauteur et de 5,5 cm de diamètre. Une des colonne a été lessivée par 2 000 cm³ d'eau distillée avant incubation
Le liquide de lessivage a entraîné 34% de la dose initiale.

Colonne		non lessivée			lessivée		
Strate		0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30
Répartition de la dose initiale		77%	17%	5,3%	37%	20%	9%
I	2ème jour	0,209* *4,2***	0,071 *2,9*	0,028 *5,1*	0,099 *5,5*	0,091 *8,8*	0,033 *1,1*
II	4ème jour	0,094 *14*	0,037 *8*	0,009 *1,7*	0,064 *6,8*	0,042 *8,4*	0,015 *1,6*
III	7ème jour	0,072 *16,1*	0,026 *5,7*	0,006 *1,7*	0,049 *8,4*	0,031 *4,6*	0,011 *3,3*
IV	11ème jour	0,063 *22,9*	0,023 *4,7*	0,006 *1,*	0,037 *8,5*	0,028 *5,4*	0,011 *2,6*
V	18ème jour	0,032 *24,4*	0,009 *6,6*	0,003 *1*	0,018 *10,7*	0,013 *8*	0,005 *3*
VI	25ème jour	0,022 *28,6*	0,005 *6,7*	0,002 *2,2*	0,013 *11,5*	0,009 *6,8*	0,004 *3,2*
VII	32ème jour	0,015 *27,4*	0,004 *6,8*	0,002 *2,4*	0,009 *12*	0,007 *6,6*	0,003 *3,3*
VIII	39ème jour	0,009 *28,6*	0,004 *6,1*	0,002 *2,4*	0,007 *12,5*	0,006 *6,8*	0,002 *3,4*
Régression Logarithmique I à V	corr.	- 0,94	- 0,96	- 0,92	- 0,99	- 0,95	- 0,94
	a	- 0,123	- 0,122	- 0,153	- 0,118	- 0,126	- 0,121
	b	0,161	0,035	0,021	0,101	0,077	0,028
Régression Logarithmique V à VIII	corr.	- 0,96	- 0,98	- 0,84	- 0,95	- 0,98	- 0,97
	a	- 0,053	- 0,043	- 0,017	- 0,047	- 0,038	- 0,038
	b'	0,065	0,011	0,003	0,036	0,021	0,008

* dégagement horaire
** *dégagement cumulé*
en pourcentage de la dose initiale

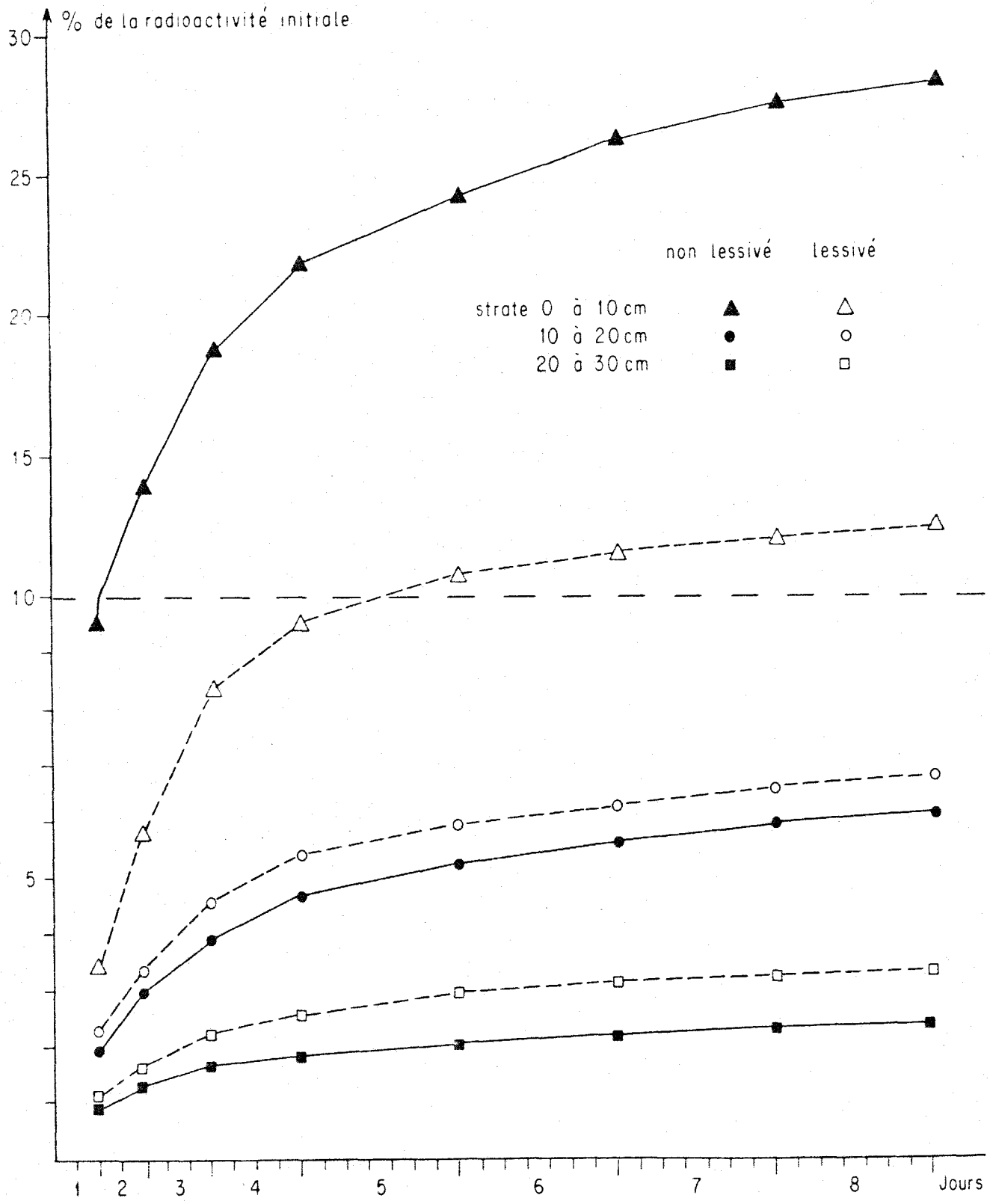


Figure 14 Dégagement total de $^{14}CO_2$ à partir de sol imprégné de composés hydrosolubles par percolation dans une colonne de sol reconstitué.

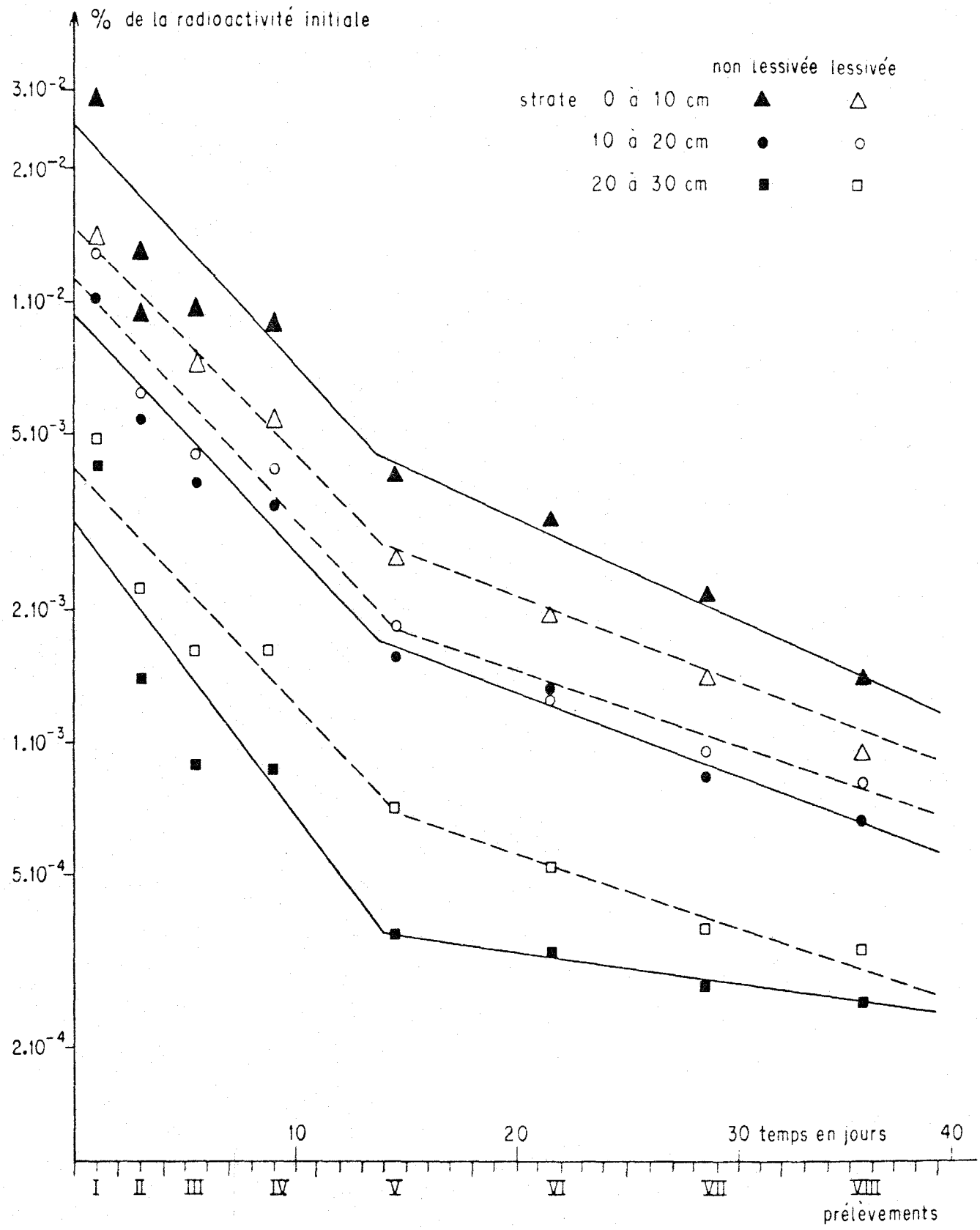


Figure 15 Dégagement horaire de $^{14}CO_2$ à partir de 50 g de sol imprégné de composés hydrosolubles.

fraction L contient 36% du ^{14}C de la solution de composés hydrosolubles.

- dans les colonnes lessivées on calcule de même 0,36 , 0,27 et 0,29 pour les strates 0-10, 10-20 et 20-30 cm. La moyenne pondérée est de 0,32, donc la fraction L contient 32% du ^{14}C retenu dans le sol et 21 % du ^{14}C de la solution initiale.

3. Discussion

Les composés hydrosolubles produits en laboratoire peuvent se répartir en trois groupes :

- le premier (50%) se dégrade très rapidement (48h)
- les deux autres (L et R) se dégradent plus lentement suivant une fonction d'équation $y = y_o\ b\ e^{-at}$.

Pendant les quinze premiers jours on a :

$L + R = 100\% \cdot e^{-0,122\ t}$ t = temps en jour

A cette date les composés de type R ont presque disparu et on a

$L = b' \cdot e^{-0,044\ t}$ b' = radioactivité initiale des composés

Il est difficle de discuter de la nature de ces composés à partir de ces résultats. Il s'agit certainement d'un mélange de molécules très différentes par leur taille et leurs fonctions chimiques. Les phases observées pendant la minéralisation de ce mélange dans le sol peuvent s'expliquer de deux manières :

- la présence de composés à vitesse de minéralisation différentes ; en effet lors du lessivage le groupe "R" (minéralisation rapide) migrent plus vite que les autres composés "L" qui restent fixés par le sol comme le montre le rapport $\frac{L}{L+R}$ dans les différentes strates. La minéralisation de ces composés "L" est de plus freinée par la liaison avec le complexe argilo humique du sol.
- par la synthèse à partir de composés facilement dégradables de composés microbiens plus stables. PEYRONNEL (1975) a observé également plusieurs phases dans la production de CO_2 d'un sol amendé par du glucose.

Ces deux phénomènes sont probablement intervenus ensemble dans cette expérience.

CHAPITRE VII

ENFOUISSEMENT DE LA MATIERE ORGANIQUE

Dans les sols méditerranéens, la matière organique est répartie profondément (BOTTNER, 1970). Ceci est également le cas du sol très calcaire des pelouses à *Brachypodium phoenicoïdes* qui font l'objet de cette étude. Deux raisons peuvent expliquer la présence de matière organique en profondeur.

- l'enracinement profond des graminées (PLANES, 1977)
- l'enfouissement de litière par la faune du sol

Nous étudierons dans ce chapitre le rôle de la litière dans la formation et l'évolution du profil organique. L'expérience comprend deux parties, l'observation de l'enfouissement de la litière dans des monolithes de sol en place implantés *in situ* avec leur faune et leur végétation, et la simulation *in situ* et en laboratoire des différentes composantes de ce système.

A. MONOLITHES DE SOL EN PLACE

Le dispositif expérimental comprend vingt monolithes de sol en place, avec leur végétation naturelle et quatre ou cinq vers de terre *Nicodrilus meridionalis* (poids frais total 8g). Seize d'entre eux ont reçu une litière de Ray grass marqué au ^{14}C et les quatre autres ont reçu une litière de *Brachypodium phoenicoïdes* marqué au ^{14}C et ^{15}N.

1. Prélèvement

Les monolithes de sol ont été prélevés par paires au bout de 4, 8, 17, 30, 48 et 68 semaines pour le Ray grass. De plus, on a prélevé un monolithe avec Brachypode aux 17 ème, 48ème et 68ème semaines. Le matériel végétal est séparé de la litière et les turricules sont récoltées. Chaque monolithe est alors découpé en trois horizons (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm) puis en cinq secteurs (un secteur central et quatre secteurs périphériques). Les quinze lots de sol obtenus sont émiettés manuellement pour extraire les racines et les vers de terre. Ceux-ci sont vidés de leur contenu intestinal et lavés Les dix huit échantillons (sol, turricules, litière et vers) sont séchés à 50°C, broyés homogénéisés, pesés, décarbonatés. Le ^{14}C et le carbone total sont dosés par oxydation (BOTTNER et WAREMBOURG, 1976).

2. Répartition du ^{14}C dans le sol

Les résultats sont exprimés en pourcentage de la radioactivité initiale de la litière. Pour tous les calculs les pourcentages sont pondérés par le poids de terre fine de chaque échantillon pour éliminer les variations dues au découpage et à la présence de cailloux.

La radioactivité retrouvée dans l'ensemble du profil (0-30cm) et sa répartition entre les horizons (0-10cm, 10-20cm, 20-30cm) sont données dans la figure 16. Le ^{14}C est essentiellement localisé en surface et les autoradiographies montreront que la plus grande part se trouve à moins de 5cm de la surface. On trouve moins de 2,5% du ^{14}C entre 10 et 20 cm, environ de 1% entre 20 et 30cm dans le cas du Ray grass; ces chiffres sont encore plus faible pour le Brachypode. Dans l'horizon de surface la concentration en ^{14}C est à son maximum à la 17ème semaine à la fin du printemps, puis varie autour d'un pallier assez élevé pour le Ray grass ; pour le Brachypode le maximum apparaît plus tard au bout de 48 semaines.

La concentration la plus forte en ^{14}C se situe dans les turricules qui contiennent dans 10 à 120 g de terre jusqu'à un tiers de la radioactivité de la strate 0-10cm (2800g). Cependant il n'est pas possible de distinguer nettement les turricules de la strate 0-10cm car l'échantillon turricules peut être en partie constitué par des turricules anciennes ; d'autre part les déjections des vers de terre sont fréquement déposées dans le sol à proximité de la surface. Les valeurs données pour la strate 0-10 cm incluent les valeurs des turricules. Les variations de ce cumul sont plus significatives que celles des deux échantillons séparés.

Dans les monolithes le ^{14}C entre dans le sol sous forme de litière et de dérivés de la litière et en sort sous forme de CO_2. Les entrées sont plus importantes que les sorties tant que la litière marquée subsiste en quantité suffisante à la surface du sol. Lorsque cette litière a presque entièrement disparu, la quantité de ^{14}C contenu dans le sol diminue. Cette diminution est très irrégulière ; en effet la méthode de fabrication des monolithes entraine une hétérogénéité dans le sol, accentuée par l'activité biologique des vers. Les résultats obtenus montrent parfaitement cette hétérogénéité. Il est pourtant possible d'en tirer des valeurs significatives qui permettent une interprétation des observations à défaut d'une modélisation.

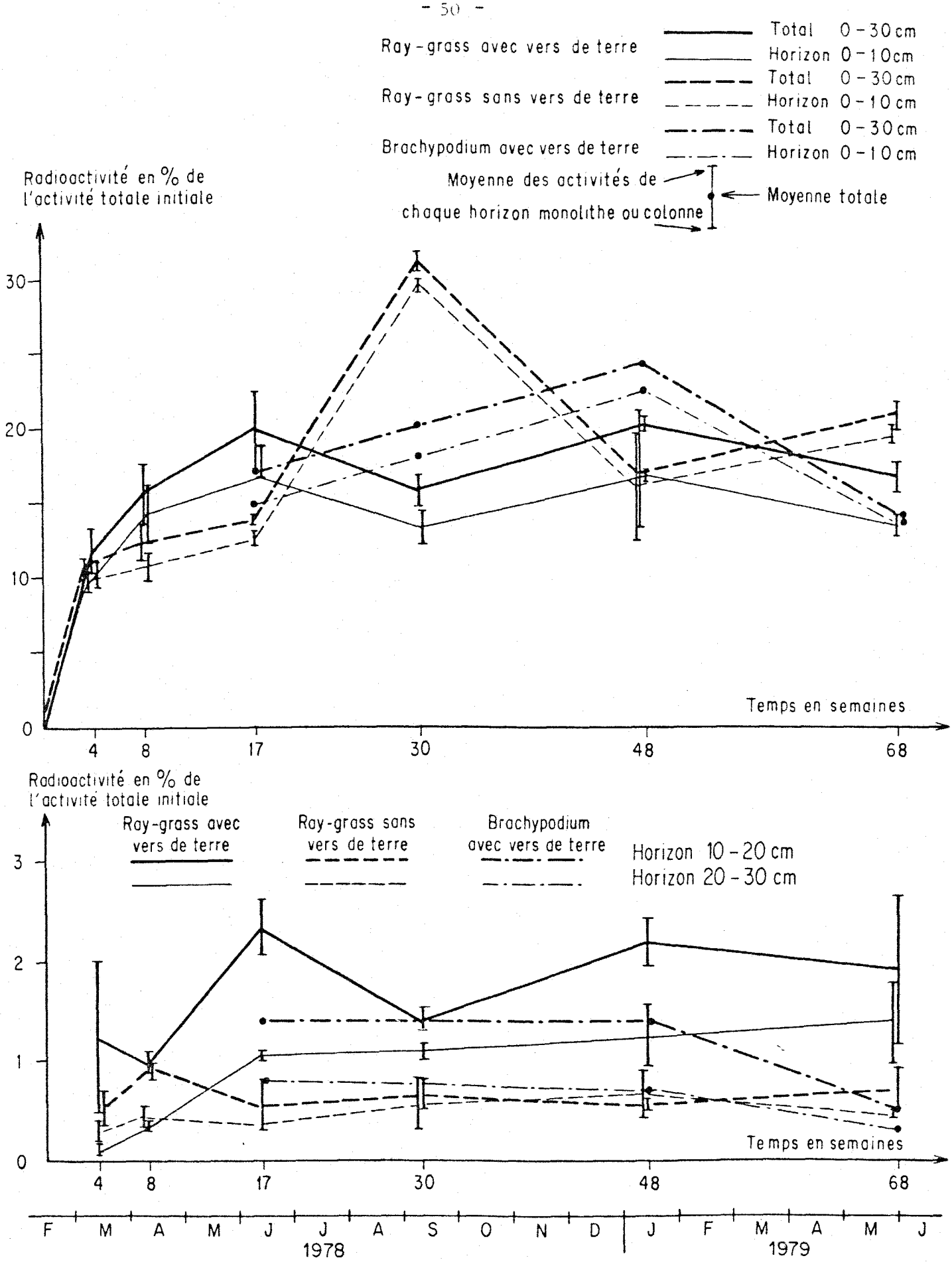


Figure 16 Répartition du radiocarbone dans les horizons du sol

3. Exploitation des résultats

Les données ont été traitées pour obtenir deux valeurs caractéristiques de chaque monolithe :

- dispersion horizontale : dans chaque strate on calcule la moyenne et l'écart type des cinq échantillons. Le pourcentage $\frac{\text{écart type}}{\text{moyenne}} \cdot 100$ exprime l'hétérogénéité apportée par les vers de terre dans chaque strate (figure 17). La strate 0-10 cm montre le moins d'hétérogénéité; en effet c'est la zone d'activité maximale des vers de terre et l'hétérogénéité de départ décroît légèrement. Les strates inférieures (10-20cm et 20-30cm) deviennent au contraire très hétérogènes au cours du temps. Ceci correspond au type d'activité des vers de terre qui ont peu exploité ces zones profondes. Ils les utilisent comme refuge en période de sécheresse en dessous de 20cm, mais n'y entrainent pas de matériel issu de la litière. Ils ont été probablement limités par la base des monolithes ; en liberté, ils façonnent leurs logettes de quiescence à plus de 50 cm ou de 1 m de profondeur comme le montre l'analyse morphologique du profil.

- répartition en profondeur : pour chaque monolithe, on a ajusté la radioactivité moyenne par strate à une équation exponentielle de type

$$y = b\, e^{az}$$

y étant la radioactivité moyenne par centimètre de profondeur,
z la profondeur en centimètre
b la radioactivité maximale et
a le coefficient de répartition.

Il s'agit d'une approximation peu exacte qui suppose que la concentration du ^{14}C en un point ne dépend que de la concentration en ^{14}C immédiatement en dessus ; les coefficients de corrélation sont d'ailleurs assez faible, de 0,853 à 0,977 pour trois points. Le coefficient de répartition a permis cependant de comparer les monolithes entre eux au cours du temps (figure 18, hachures horizontales). On observe pour le Ray grass une diminution rapide de ce coefficient puis une stabilisation après quelques semaines. En effet, le matériel marqué a d'abord été immobilisé en surface du sol surtout dans les turricules, avant d'être redistribué dans les horizons plus profonds. La minéralisation du matériel marqué en surface du sol et l'enrichissement relatif des strates inférieures ont donc contribué à la baisse du coefficient a.

Les mêmes calculs ont été faits pour les monolithes avec *Brachypodium phoenicoïdes*, mais le nombre limité de données ne permet pas de conclure. Il semble que la dispersion horizontale soit moindre que pour le Ray grass, et que le matériel marqué soit resté concentré dans la strate supérieure du sol notamment dans les turricules.

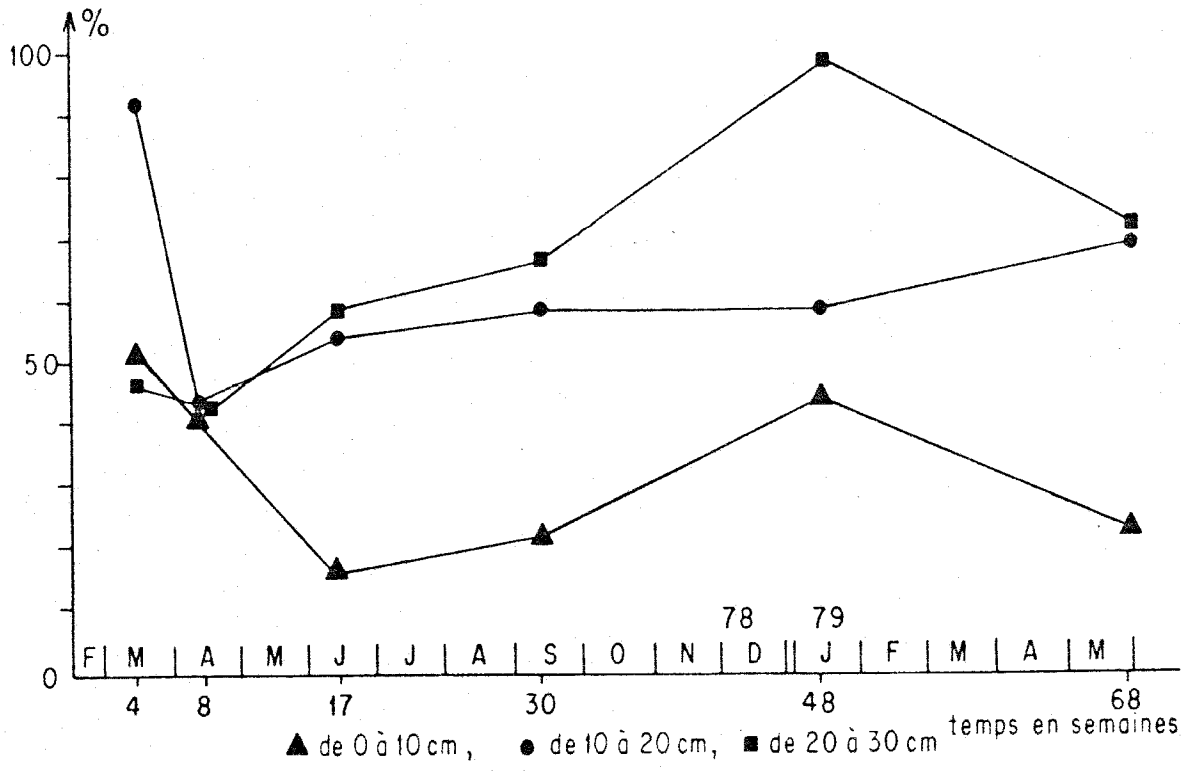


Figure 17 Variation de la dispersion horizontale du matériel marqué dans les monolithes.

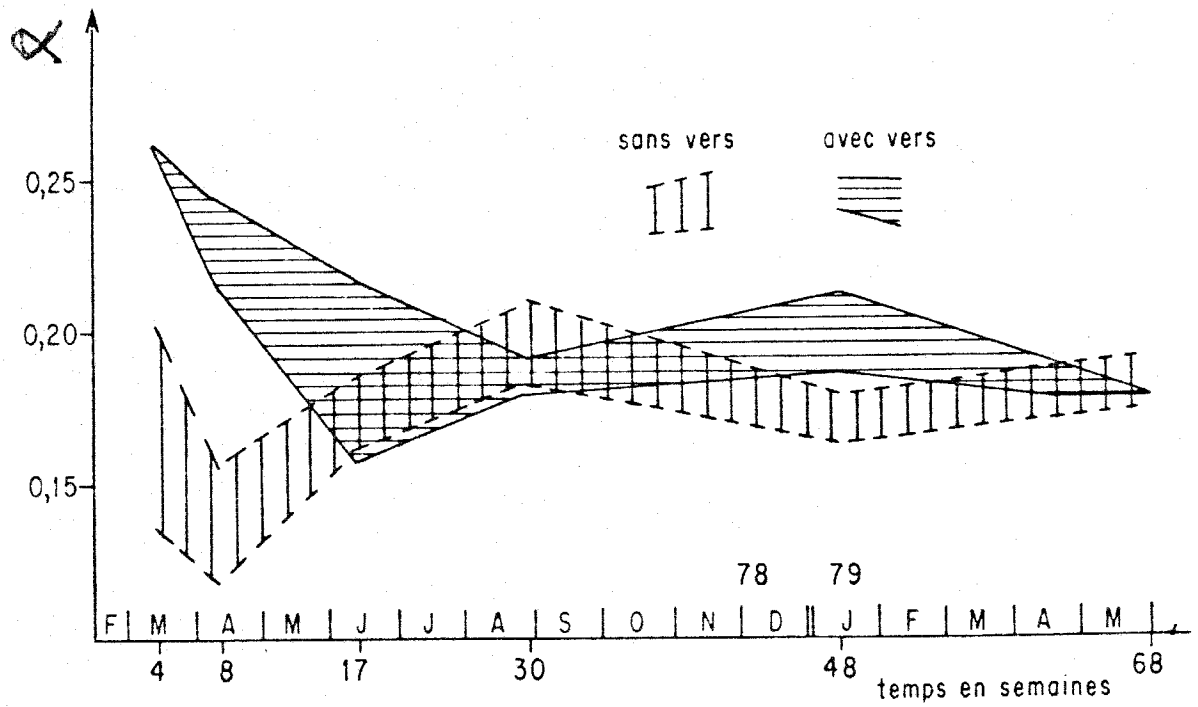


Figure 18 Coefficient de répartition de la radioactivité en profondeur.

4. Radioactivité des vers de terre

La figure 19 montre les variations du ^{14}C fixé dans les tissus des vers de terre. Dans le cas du Ray grass on observe une augmentation rapide de la radioactivité jusqu'à un maximum situé vers la 17ème semaine, puis une diminution et une stabilisation à un niveau inférieur. L'augmentation correspond à la phase de diminution rapide de la litière (figure 6). Pendant l'été les vers restent inactifs dans leurs logettes sans consommer de matériel marqué. Lorsqu'ils recommencent à s'alimenter à partir de la litière en automne celle-ci a perdu la plus grande partie de son ^{14}C et la concentration en ^{14}C des vers de terre diminue fortement.

Il n'y a pas de différences notables entre la teneur en ^{14}C des vers de terre en présence de *Brachypodium phoenicoïdes* ou de Ray grass bien que le Brachypode marqué subsistant soit plus abondant que le Ray grass à l'automne. Les vers de terre trouvent probablement dans la litière des éléments non marqués plus appétibles que les résidus de Brachypode.

On constate que si les vers de terre concentrent jusqu'à 1,7% de la radioactivité totale dans moins de 1g de carbone organique, ce qui leur donne la plus forte radioactivité par gramme de carbone du système, ils la perdent très rapidement ; ceci montre que le renouvellement du carbone est beaucoup plus rapide dans les tissus animaux que dans le stock de matière organique du sol.

B. COLONNES DE SOL SANS VERS DE TERRE

Comme précédemment, la litière est posée sur des colonnes de sol, mais sans vers de terre. Ces colonnes sont disposées dans le sol sur la station de Saint Martin de Londres et prélevées par paires aux mêmes dates que pour les monolithes. Les traitement et les analyses sont identiques. Dans cette expérience le ^{14}C provenant de la litière s'incorpore au sol uniquement sous forme soluble ou pseudosoluble.

1. Résultats

Les résultats sont donnés sur la figure 16. Alors qu'il y a une certaine régularité des variations du ^{14}C en présence de vers de terre, on constate des variations brusques en leur absence. Après une phase lente apparaît un pic important à 30% en septembre, puis la radioactivité décroît rapidement jusqu'en hiver. Cette diminution n'est pas due à l'illuviation vers les horizons plus profonds mais à la minéralisation. Comme précédemment le ^{14}C est concentré dans la strate supérieure du sol mais il est encore moins abondant dans les strates inférieures en l'ab-

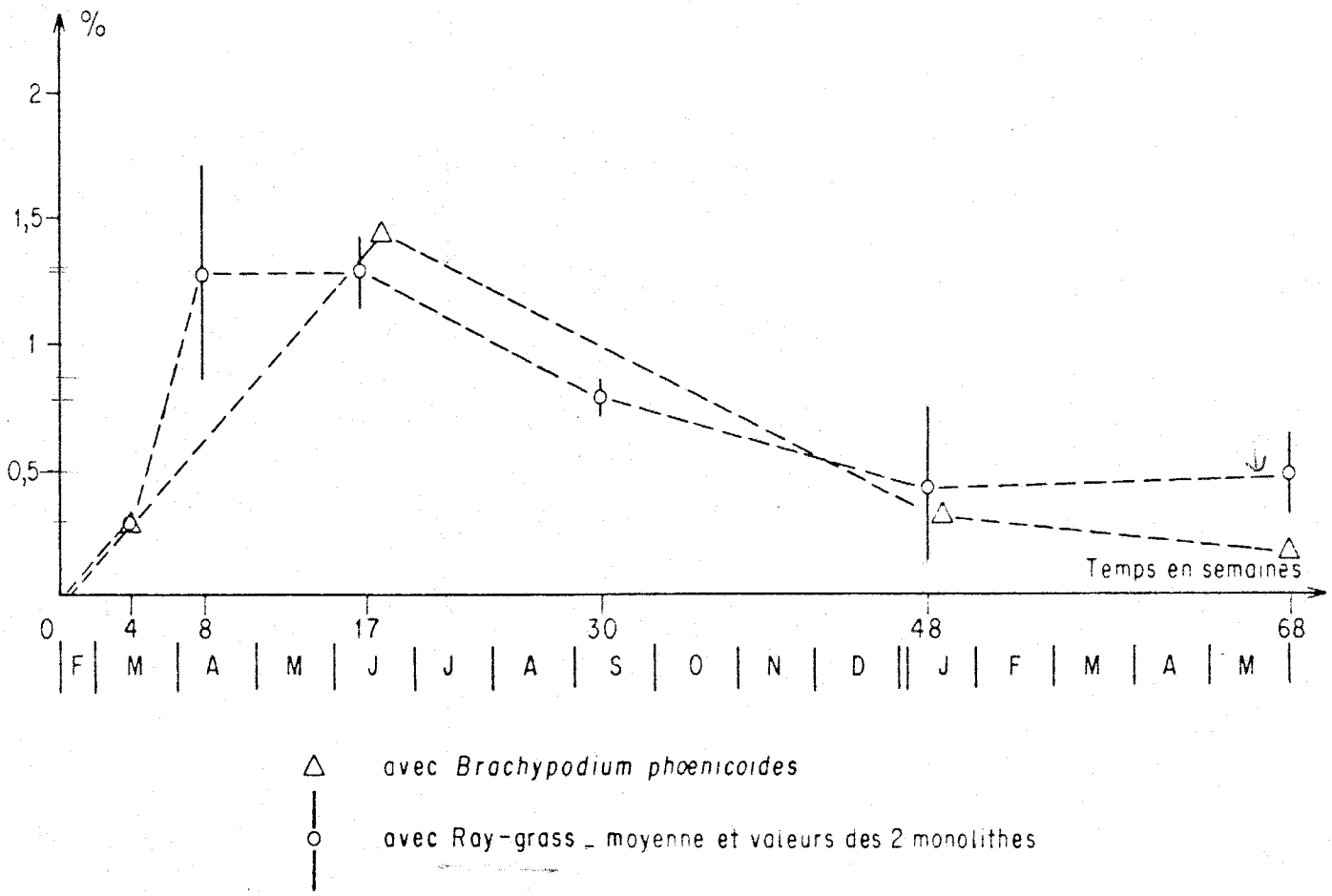


Figure 19 Variation de la quantité de matériel marqué (en pourcentage de la radioactivité initiale de la litière) dans les vers de terre.

sence de vers de terre. Après un an, l'incorporation de ^{14}C est comparable avec ou sans vers de terre. L'importance de l'incorporation de matériel marqué en l'absence de vers de terre a plusieurs causes :

- l'humidité du sol pendant les mois d'été est trop faible pour permettre l'activité des vers de terre ; par contre la décomposition de la litière s'est poursuivie à la surface du sol grâce à la température élevée et à l'humidité due à la rosée et à quelques pluies insuffisantes toutefois pour pénétrer dans le sol.

- les quantités de litière marquée présentes sur les colonnes et les monolithes sont différentes pendant l'été : sur les monolithes il n'en reste plus que 8% à 20%, sur les colonnes 50% à 60% ; les pluies de septembre ont entrainé une plus grande quantité d'éléments solubles ou pseudosolubles marqués à partir de la litière des colonnes. La radioactivité élevée de la strate supérieure des colonnes provient donc de ces débris de litière fortement décomposés qui n'ont pu être séparés du sol. Il semblerait que ces éléments aient été rapidement minéralisés pendant l'automne comme le montre la chute rapide de la radioactivité dans les prélèvement suivants.

2. Répartition en profondeur

Le coefficient de répartition verticale a été calculé par la même méthode que précédemment (figure 18). La dispersion en profondeur a d'abord augmenté jusqu'à la huitième semaine puis a diminué pour se stabiliser à un niveau comparable à celui des monolithes. La diminution du coefficient de répartition pendant les premières semaines est due à la production et à l'entrainement par les pluies de printemps des composés hydrosolubles issus de la litière. Comme le montrent les expériences décrites au chapitre précédent, les composés facilement biodégradables sont entrainés profondément. Pendant l'été, il n'y a plus d'apport par illuviation. Les composés entrainés par les premières pluies d'automne sont abondants mais restent fixés dans les premiers centimètres du sol. La distribution du ^{14}C est alors comparable dans les colonnes et les monolithes. La litière ayant presque totalement disparu de part et d'autre, les apports de matériel marqués deviennent négligeables. Les seuls facteurs qui puissent modifier la répartition du ^{14}C sont la minéralisation et la modification dans le sol.

C. COLONNES DE SOL AVEC HYDROSOLUBLES

Comme il apparaît dans l'expérience précédente, les composés susceptibles d'être entraînés par l'eau de pluie représentent une part

importante de la litière incorporée au sol, du même ordre de grandeur que ce qui est enfoui par les vers de terre. Les différences physiques et chimiques entre la litière enfouie directement et les composés entrainés par l'eau se répercutent probablement sur les caractéristiques de la matière organique du sol. Pour étudier le comportement de ces composés hydrosolubles *in situ* on a versé sur vingt colonnes de sol reconstitué du liquide chargé de ces composés (obtenus *in vitro* à partir de Ray grass marqué). La quantité de liquide correspond à la capacité de rétention du sol. Les prélèvements ont été faits 1,2,4,8,14,23,32 et 55 semaines après la mise en place. Les échantillons ont été découpés en trois strates et traités comme précédemment. Deux colonnes ont été analysées immédiatement après saturation. Les résultats sont reportés figure 20.

1. Minéralisation globale (ensemble du profil)

Pendant la mise en place de l'expérience (24h), 50% du matériel marqué ajouté au sol a disparu pour minéralisation; il s'agit probablement de composés à petites molécules ; on observe de même une minéralisation rapide en amendant un sol avec du glucose.
La décomposition est très rapide la 1ère semaine (40% de disparition) puis ralentit progressivement jusqu'à la huitième semaine. Par la suite la décroissance est très lente. On peut assimiler les deux parties de la courbe à des fragments de courbe exponentielle et comparer ces données avec celles obtenues pour le dégagement de CO_2 par un sol imprégné de composés hydrosolubles (VI,B). Les quatre premières semaines *in situ* correspondent assez bien aux quinze premiers jours *in vitro*. Par la suite les comparaisons sont plus difficiles à cause des fluctuations d'humidité et de température *in situ*. Il apparaît cependant que la fraction des composés marqués à minéralisation lente soit devenu encore plus résistante à la biodégradation *in situ* que ne le laissait prévoir la vitesse de minéralisation observée *in vitro*. Il est possible que ces composés résistants n'existent au départ qu'en petite quantité dans les hydrosolubles issus de la litière, mais qu'ils soient formés par la suite à partir de composés facilement biodégradables. Ces derniers seraient transformés par les microorganismes, protégés par le complexe argilo humique du sol et polymérisés par l'alternance sécheresse-humidité. Les conditions de température et d'humidité *in vitro* et *in situ* peuvent orienter les microorganismes du sol vers la synthèse de composés différents à partir d'un même substrat.

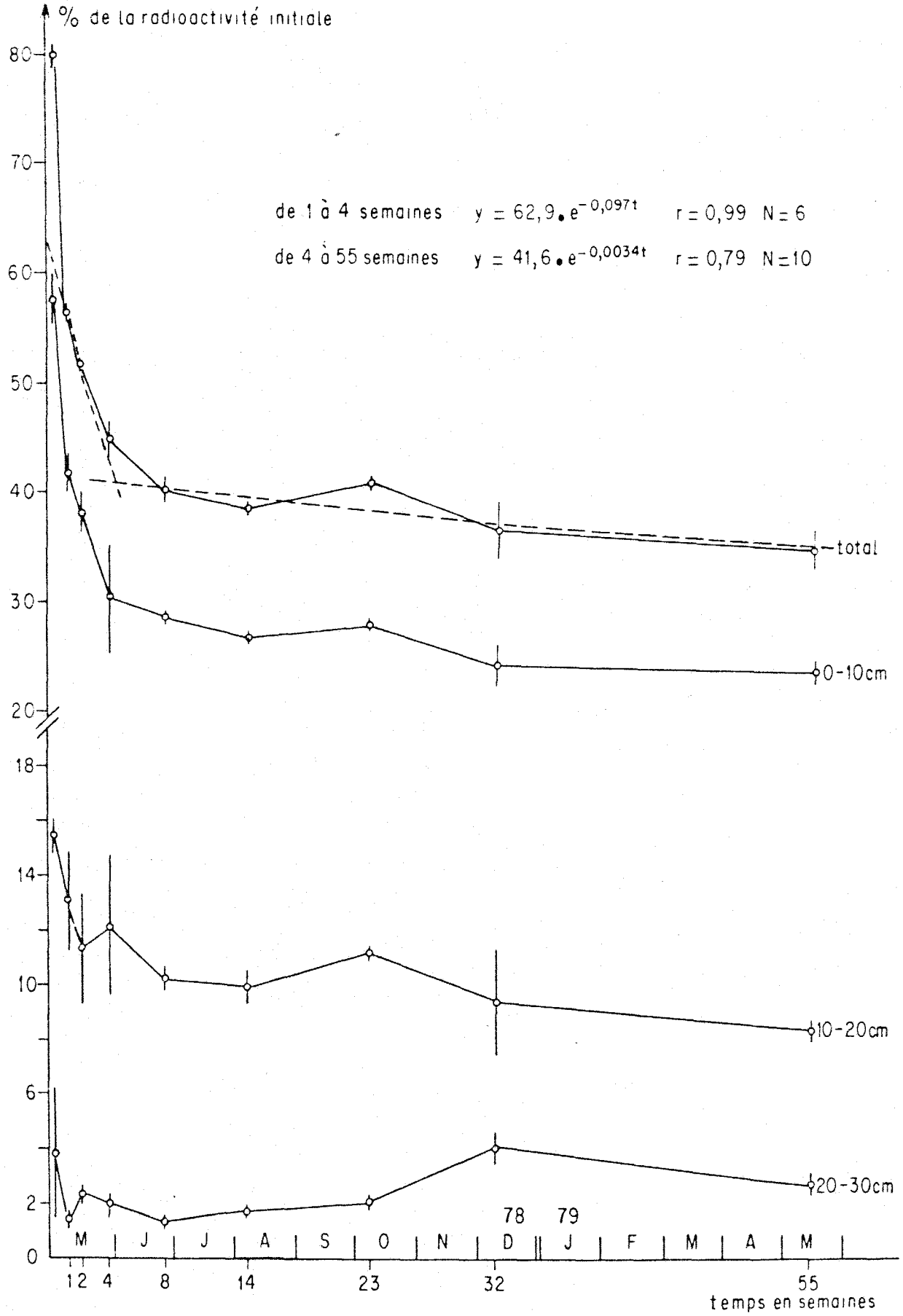


Figure 20 Variation de la radioactivité (par strate et cumulée) dans les colonnes de sol imprégné de composés hydrosolubles marqués.

2. Répartition en profondeur

In vitro : La répartition du ^{14}C en profondeur observée à chaque prélèvement est liée à la minéralisation dans chaque strate et aux transferts entre strates par lessivage. La minéralisation des composés hydrosolubles qui arrivent au sol a déjà été étudiée au chapitre VI, B. Cette expérience comportait la simulation du lessivage *in vitro*. Des colonnes de sol imprégnées de composés hydrosolubles ont été découpées en trois strates ; deux échantillons venant de chacune de ces strates ont été incubés pendant quarante jours à 28°C. Les teneurs en ^{14}C des échantillons avant et après incubation sont reportées en coordonnées semi-logarithmique figure 21. On remarque que les points s'alignent d'une manière satisfaisante et que la minéralisation n'influence pas la teneur relative en ^{14}C des échantillons : les droites de régression sont en effet parallèles avant et après incubation. Le lessivage d'une colonne immédiatement après imprégnation modifie la répartition du ^{14}C ; en effet la pente de la droite de régression est moins forte. Comme précédemment , l'incubation n'influence pas la répartition relative du ^{14}C.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux représentés figure 15 qui représentent la minéralisation en fonction du temps pour les mêmes échantillons. Dans le sol non lessivé les taux de minéralisation sont les mêmes pour les strates 0-10 et 10-20cm. Pour la strate 20-30cm, on constate une minéralisation plus rapide pendant la première phase et plus lente par la suite. Ceci a déjà été expliqué par la présence entre 20 et 30cm de composés facilement biodégradables qui auraient migré plus rapidement que les autres. Mais comme le montre la figure 15 les résultats sont identiques au bout de quarante jours. pour les colonnes lessivées les trois strates ont le même comportement pendant toute l'incubation et les droites de répartition restent parallèles ; le lessivage a en effet éliminé de l'ensemble du profil les composés les plus labiles qui étaient la cause de la différence de minéralisation observée pour la strate 20-30 cm.

In situ : Les constatations faites *in vitro* permettent d'interpréter les variations du coefficient de répartition calculé pour les colonnes placées *in situ* (figure 22). Pendant les deux premières semaines, la minéralisation est très active dans la strate 20-30 cm : la teneur en ^{14}C passe de 4% à 2% alors que dans les strates 10-20 cm et 0-10 cm, elle passe respectivement de 16% à 2% et de 60 à 40% ; ceci concorde avec les observations faites *in vitro*. Le coefficient de répartition augmente for-

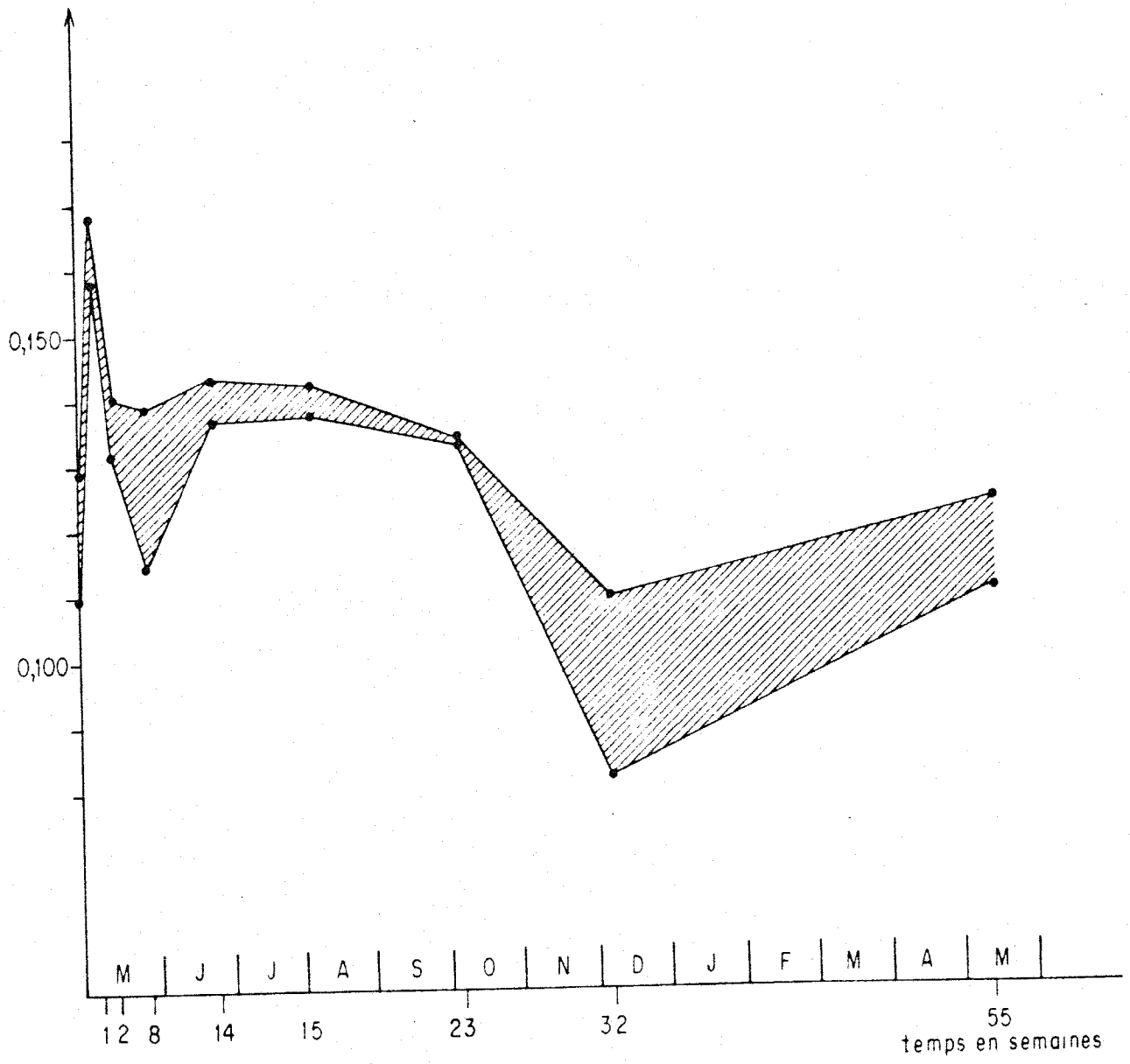


Figure 22 Variation du coefficient de répartition de la radioactivité en profondeur dans les colonnes de sol imprégné de composés hydrosolubles.

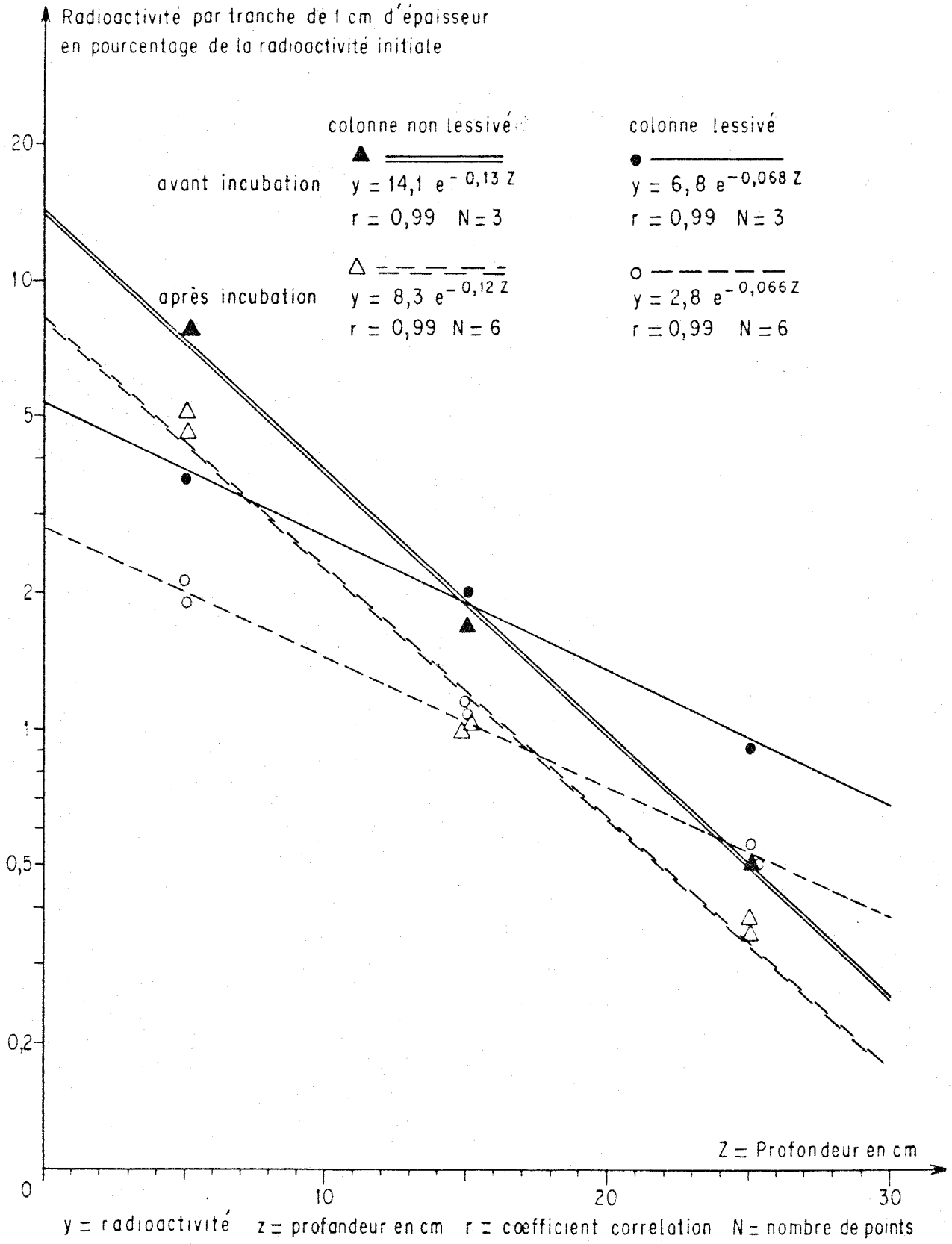


Figure 21 Répartition du matériel marqué en fonction de la profondeur dans les colonnes de sol (lessivé et non lessivé) avant et après incubation (40 jours à 28°C et à humidité constante).

tement pendant cette période . Le lessivage naturel qui a suivi a homogénéisé la répartition des éléments marqués ; le coefficient de répartition a donc diminué. Pendant l'été la minéralisation a peu modifié la répartition du ^{14}C. Les pluies d'automne ont entrainé une nouvelle migration d'éléments marqués en profondeur aux dépends de l'horizon de surface où se poursuit la minéralisation ; ceci provoque une nouvelle diminution du coefficient de répartition.

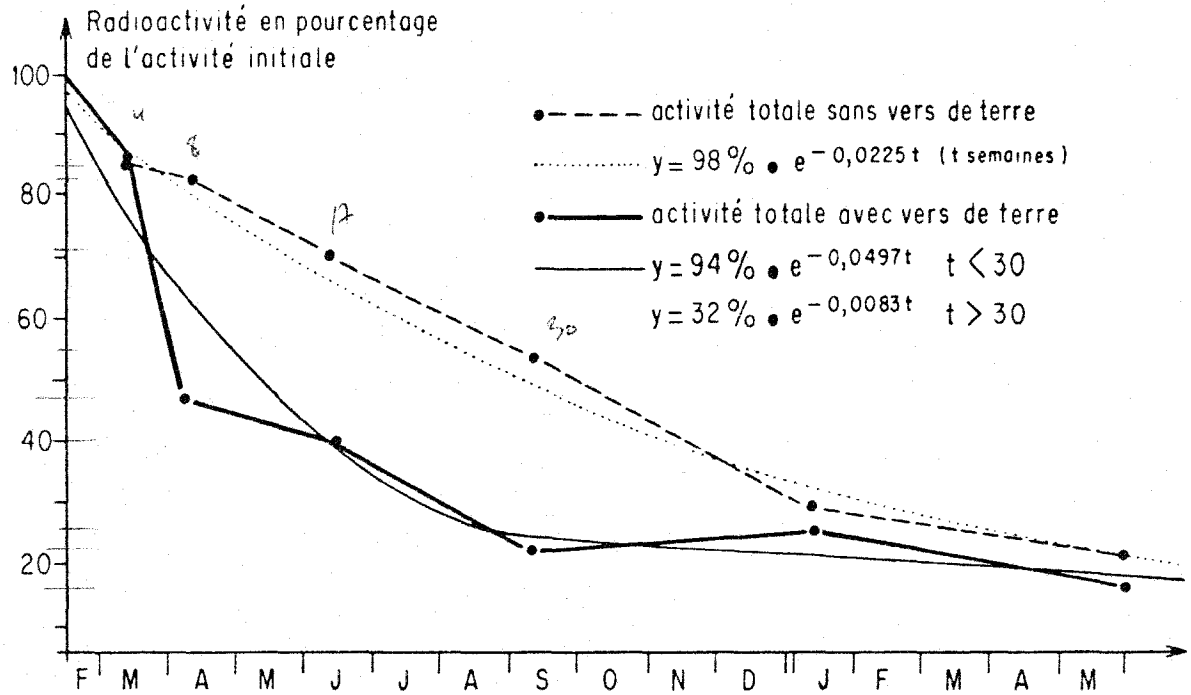
D. DISCUSSION

Dans ce chapitre a été étudié la variation du ^{14}C venant de la litière dans le sol en distinguant trois strates (0-10cm, 10-20cm et 20-30cm). Le dispositif expérimental a permis de mesurer les variations de la teneur en ^{14}C mais sans pouvoir préciser les entrées, les sorties et les échanges de ^{14}C entre les strates. L'utilisation de sol en place et de vers de terre, en respectant autant que possible les conditions naturelles, a entrainé une grande dispersion des résultats.

Le matériel marqué est incorporé au sol sans différence remarquable au bout d'une année entre le Ray grass ou le Brachypode avec ou sans vers de terre ; il subsiste entre 15 et 20% du ^{14}C initial. Comme l'ont montré JENKINSON (1965), FÜHR & SAUERBECK (1968), SHIELDS & al. (1973), la décomposition de ce matériel sera lente pendant les années à venir. Les différences entre les trois dispositifs utilisés n'apparaissent qu'en début d'expérience : le Ray grass enrichit le sol plus rapidement que le Brachypode surtout en présence de vers de terre.

Il aurait été intéressant de pouvoir formuler un modèle mathématique représentant l'apport et la minéralisation du ^{14}C dans le sol. Les valeurs observées sont trop dispersées pour qu'une fonction mathématique puisse s'en rapprocher. On peut obtenir ces valeurs indirectement : la teneur en ^{14}C de la litière et la teneur en ^{14}C du système (litière +sol) donnent par différence la teneur en ^{14}C du sol. Mais si on peut représenter les variations du ^{14}C dans la litière et dans l'ensemble litière+sol par des fonctions exponentielles, la différence de ces fonctions s'ajuste mal aux valeurs du ^{14}C dans le sol (figure 23). L'utilisation de ces fonctions pour le calcul de l'incorporation et de la minéralisation dans le sol éloigne trop de la réalité pour qu'on puisse y intégrer les données concernant la dégradation et la migration

des composés marqués dans le sol. La formulation d'un modèle mathématique efficace demanderait l'élimination des irrégularités dues au climat, en travaillant en conditions contrôlées *in vitro*, ou en ayant un échantillonnage très rapproché dans le temps *in situ*.



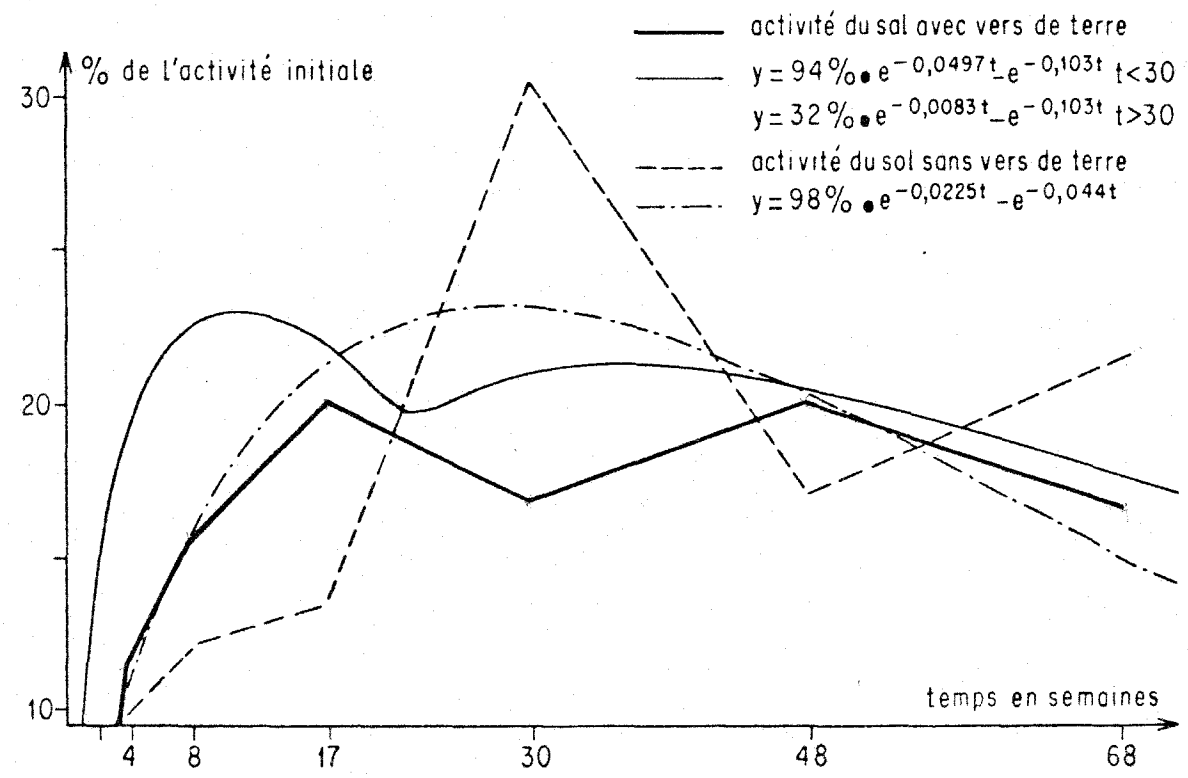


Figure 23 <u>en haut</u> : - radioactivité totale (sol + litière) monolithes et les colonnes de sol
- courbes de régression correspondante

<u>en bas</u> : - radioactivité du sol mesurée
- radioactivité estimée par différenc équations de régressions (litière)

CHAPITRE VIII

OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES. AUTORADIOGRAPHIES

Les méthodes de fractionnement et d'analyse de la matière organique du sol, ainsi que l'utilisation d'isotopes comme traceurs permettent une approche quantitative des phénomènes étudiés, mais ne rendent pas compte des caractères morphologiques, à l'échelle du vers de terre, de l'enfouissement et de la minéralisation de la litière. D'autre part, faute de temps et de méthodes appropriées, il n'a pas été possible de déterminer dans ce travail le devenir du matériel incorporé au sol, en distinguant par exemple dans l'humus les fragments qui ont conservé leur structure.

L'observation directe (à l'oeil nu, au microscope ou par autoradiographie) de coupes de sol consolidé par imprégnation de résine apporte des informations nouvelles qui facilitent la compréhension des mécanismes étudiés.

A. METHODE D'INCLUSION DU SOL ET DE FABRICATION DES LAMES

Les échantillons utilisés sont deux monolithes (prélevés à 17 et 48 semaines) et des mottes de terre (prélevées sur un autre monolithe à la huitième semaine). Les monolithes ont été découpés en trois horizons de 10 cm de hauteur (0-10cm, 10-20cm 20-30cm) ; il est en effet difficile d'inclure correctement des volumes de sol supérieurs et les traitements (sciage et polissage) n'auraient pu être effectués avec les moyens disponibles.

Après séchage à 50°C les échantillons ont été placés dans des récipients appropriés et recouverts d'un mélange de résine (Aradilte CY09 : 5/10, DY021 : 4/10 et HY 951 : 1/10). L'ensemble est entouré de glace pilée et maintenu sous vide partiel par une trompe à eau. La polymérisation de la résine s'autocatalyse par dégagement de chaleur ; en opérant à basse température on retarde la polymérisation et la résine reste fluide assez longtemps pour imprégner totalement le sol ; l'imprégnation est facilitée par le vide qui élimine les bulles d'air emprisonnées dans le sol. Au bout de 4 ou 5 heures, le mélange est gélifié. La polymérisation se poursuit à l'air libre pendant plusieurs semaines.

Le sciage des blocs de sol et de résine se fait par un disque à tranchant diamanté refroidi par un jet d'huile. Les sections sont rectifiées sur une platine diamantée pour éliminer les stries laissées par le sciage. Les parties les plus intéressantes des coupes ont été préparées pour l'examen microscopique par polissage à la poudre abrasive (carborundum 30 à 2μ et alumine 1 à 0,1μ), collage de la face polie sur une lame porte-objet et polissage de la deuxième face jusqu'à 25μ d'épaisseur.

B. COUPES DE SOL

Ces coupes d'une épaisseur de 1cm, sont situées dans un plan vertical. Il y a 8 à 10 coupes par horizon de monolithe. La figure 24 montre que les cinq premiers centimètres du sol sont très grumeleux et fortement remaniés par les vers de terre. La structure des horizons inférieurs est plus compacte mais on remarque que 10 à 30% des agrégats sont allogènes : leur couleur plus sombre que l'ensemble de la masse montre qu'il s'agit de sol venant de la surface ; il est enrichi en matière organique. La plupart des agrégats sont arrondis et ont été formés par les vers de terre. On peut donc penser que la totalité de la terre fine a été ingérée par les vers de terre à un moment où à un autre. Les galeries non obstruées sont abondantes dans les cinq premiers centimètres du sol, mais elles sont plus rares en profondeur. On remarque par ailleurs entre 20 et 30 cm des cavités grossièrement sphériques (1cm à 1,5 cm de diamètre) qui sont les logettes de quiescence des vers de terre en période défavorable. Il n'y a pas de différences remarquables morphologiquement entre les échantillons prélevés à 17 semaines et à 48 semaines.

C. AUTORADIOGRAPHIES

Sur chaque coupe de sol, on applique un film (Kodirex monocouche) sensible aux rayons β^- émis par le ^{14}C. L'exposition a duré sept jours en chambre noire. Après traitement des films exposés (Révélateur LX 24, fixateur tannant) on peut observer les zones impressionnées correspondant à la présence de ^{14}C. Il existe trois types d'images :

- des plages diffuses (a) faiblement marquées, qui correspondent à des produits solubles ou pseudo solubles à l'origine ; ils viennent de la litière ou de zones fortement marquées et imprègnent le sol sous jacent.
- des agrégats plus marqués (b), à contours définis, identifiables

morphologiquement sur les coupes de sol ; ce sont des fragments de turricules ou de déjections de vers qui tapissent et obstruent parfois les galeries. Ces composés marqués ont transité par le tube digestif des vers.

- des débris végétaux très fortement marqués (c) accumulés au fond de galeries où ils ont été entrainés par l'eau de pluie.

Pour faciliter la représentation des autoradiographies, l'intensité du marquage a été figurée par des hachures en surimpression sur les photographies des couches de sol (figure 24).

1. Prélèvement de juin 1978 : après 17 semaines on constate que les composés marqués apparaissent en plages diffuses (a) sur 5 à 10cm de profondeur. L'horizon supérieur est donc imprégné par des dérivés solubles ou pseudosolubles de la litière. Le marquage est plus intense à proximité de la surface et des galeries. Les turricules (b) sont relativement plus marquées. Au fond d'une galerie on voit des débris fortement marqués (c) qui ont été entrainés par l'eau de pluie sans intervention des vers de terre. La paroi inférieure de cette galerie est imprégnée sur quelques millimètres de substances marquées (a) qui proviennent sans doute de composés hydrosolubles émis par les débris de litière.

Les éléments marqués n'ont pas pénétré le sol en quantité suffisante pour impressionner l'émulsion des films placés sur les coupes de sol de 10 à 20 cm et de 20 à 30 cm. On ne remarque pas dans ces horizons de déjections marquées, mais à 25 cm de profondeur on trouve deux logettes de quiescence qui contiennent des vers de terre. Autour de la logette la radioactivité décroît graduellement à partir de la paroi . On peut supposer que le mucus sécrété par le vers de terre pour cimenter sa logette a imprégné le sol.

L'action des vers de terre reste très limitée pendant ces 17 semaines. L'essentiel de la radioactivité imprègne l'horizon supérieur du sol. Cette radioactivité peut provenir de composés organiques marqués mais aussi de $^{14}CO_2$ fixé sous forme de carbonate. Le traitement de lames à l'acide chlorhydrique détruit les carbonates mais n'altère pas l'intensité du marquage, contrairement au traitement à l'hypochlorite de soude qui détruit la matière organique ; ceci montre que la radioactivité est essentiellement due aux composés organiques illuviés à partir de la litière.

2. Prélèvements de janvier 1979 : après 48 semaines les plages diffuses ont presque disparu sauf dans une zone de 1cm à partir de la surface.

Monolithe prélevé après 17 semaines

1 cm

Intensité décroissante du marquage

Monolithe prélevé après 48 semaines

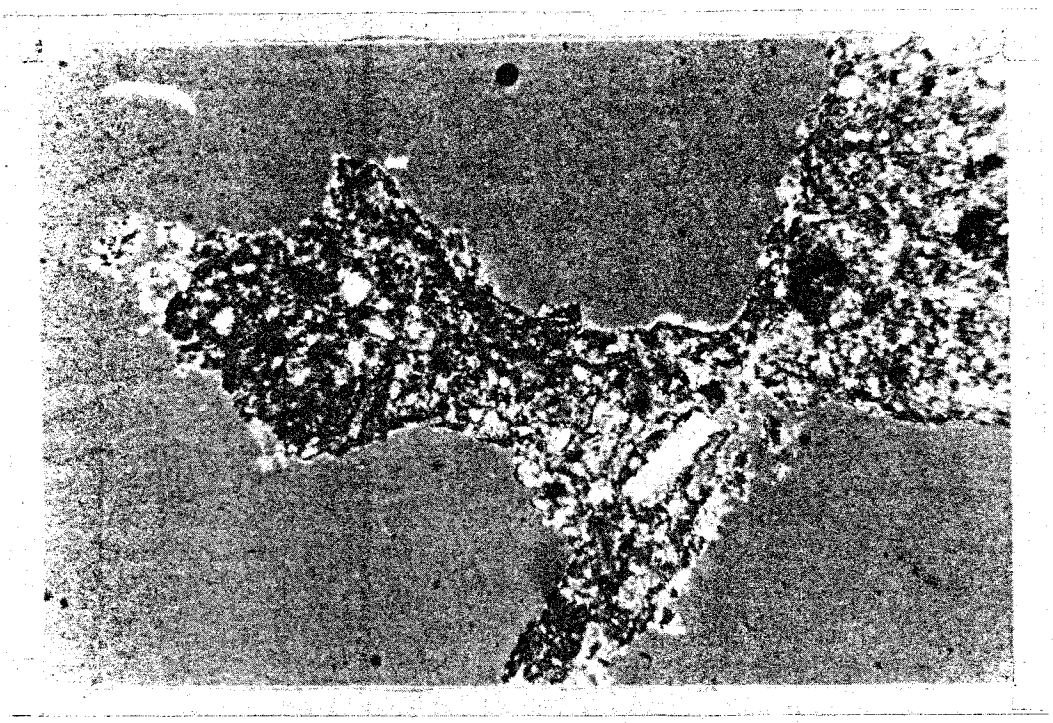
Figure 24 Photographies de coupes de sol (0-10 cm). L'intensité du marquage observé sur les autoradiographies est figurée par les hachures.

Les composés marqués qui imprègnaient le profil ont été minéralisés et subsistent en quantité insuffisante pour impressionner le film. Par contre on remarque de nombreuses taches à contours nets qui sont des turricules ou des galeries garnies de déjections riches en matériel marqué. Ces taches sont fréquentes entre 0 et 10cm, plus rares au delà.

Les composés organiques illuviés ont été minéralisés en grande partie ; l'action des vers de terre est localisée dans l'horizon de surface et devient plus importante.

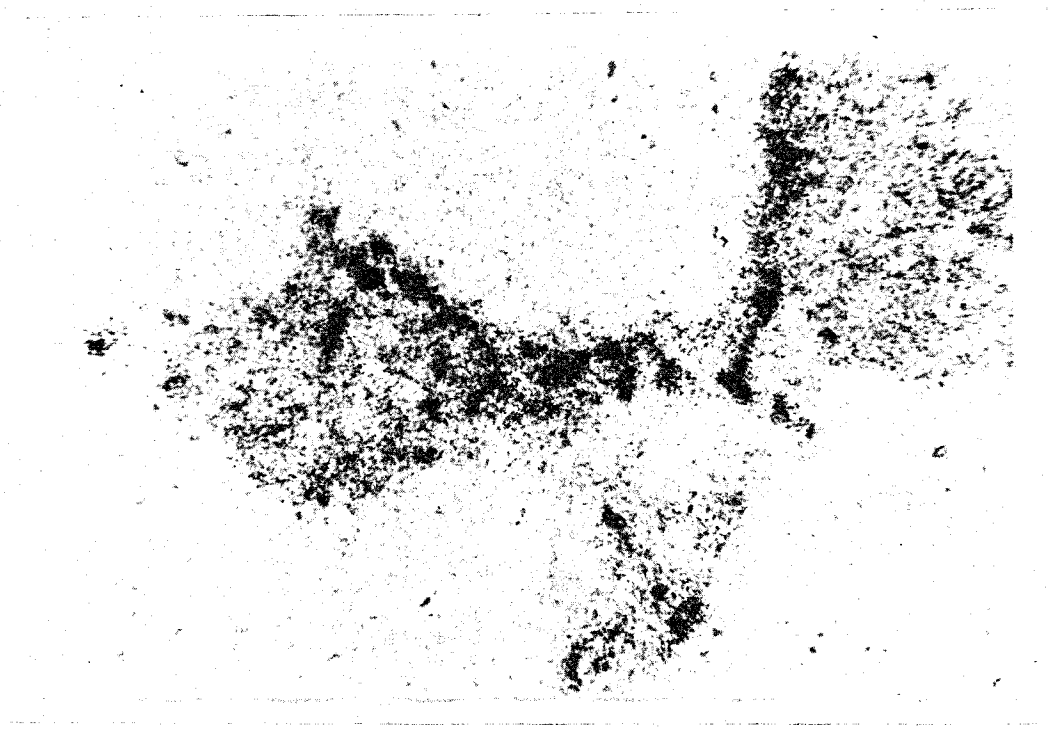
D. EXAMEN MICROSCOPIQUE

La figure 25 montre la photographie d'une lame mince de sol et l' agrandissement de l'autoradiographie correspondante. Il s'agit d'un fragment de turricule. On constate que la radioactivité dans le sol est concentrée dans des zones fortement marqués dispersés sur un fond plus faiblement marqué. Le traitement à l'acide et à l'hypochlorite de soude montre qu'il s'agit encore de composés organiques, mais ces composés sont souvent inidentifiables en tant que débris végétaux et sont intimement mélangés à la matrice du sol. Par comparaison des échantillons prélevés 8, 17 et 48 semaines après le début de l'expérience, on constate que les fragments végétaux marqués disparaissent rapidement alors que la radioactivité totale diminue plus lentement ; ceci montre que la réorganisation des composés végétaux en composés humiques est rapide. L'observation en lumière ultraviolette montre que la fluorescence verte et jaune très intense du matériel végétal frais diminue rapidement et passe à des teintes jaune orangé, orange puis brunes, ce qui est le signe d'une humification rapide. Dans les zones fortement marquées, il est possible de reconnaître les débris végétaux ; on remarque aussi des noyaux moins marqués très condensés et opaques en lumière transmise. D'après SPECKLIN (1979) il s'agirait de précurseurs qui ont fixés ultérieurement les composés marqués (mucus de vers de terre, produits humiques transitoires solubles ou pseudosolubles) qui imprègnent le sol.



Microphotographie d'un agrégat de sol lumière transmise polarisée

330µ



Agrandissement de l'autoradiographie du même agrégat

330µ

Figure 25 Comparaison des images photographiques et autoradiographiques d'un même agrégat provenant de turricules de vers de terre après huit semaines.

E. CONCLUSION

Les méthodes d'observations utilisées ci-dessus montrent que l'illuviation des composés solubles et pseudosolubles est très importante en début d'expérience. Ces composés disparaissent en grande partie rapidement. L'action des vers de terre est assez lente et limitée à l'horizon de surface pour le transfert de matériel marqué. Ce matériel est profondément transformé physiquement par l'ingestion et chimiquement par les microorganismes pendant et après le transit par le tube digestif des vers de terre. Les composés issus de cette transformation semblent être assez résistants à la biodégradation.

DISCUSSION CONCLUSION

Les études sur la décomposition du matériel végétal et son humification ont été le plus souvent réalisées en incorporant directement ce matériel au sol et en simulant ainsi un labour. Cette méthode est intéressante dans les recherches à but agronomique, mais reste insuffisante pour décrire le fonctionnement de formations végétales naturelles, forêts ou prairies. En ce qui concerne ces dernières les données bibliographiques sont rares. A notre connaissance une seule expérimentation a été réalisée par SHIELDS et PAUL en 1973. En disposant des graminées, marquées au ^{14}C, à la surface d'une formation herbacée sur chermozem brun, dans la prairie canadienne du Saskatchewan, en climat semi aride, ils constatent que le ^{14}C ne se retrouve que dans les trois premiers centimètres du sol pendant les trois années d'expérimentation. L'action de la faune (arthropodes et nématodes) sur la dégradation et l'enfouissement de la litière était faible et elle n'a pas fait l'objet d'une étude particulière. La teneur en matière organique du sol est essentiellement due au renouvellement des racines.

Ces résultats sont partiels et ne peuvent être extrapolés aux formations herbacées méditerranéennes. En effet, l'observation de profils de sols montre que les vers de terre sont capables d'enfouir à des profondeurs importantes de la matière organique venant de la litière ; la répartition de la matière organique ne dépend pas uniquement de l'apport de racines mortes.

Le travail présenté ici a été réalisé également *in situ* en milieu herbacé, sous climat méditerranéen, à l'aide de matériel végétal marqué au ^{14}C et disposé en litière sur un sol non perturbé, en respectant autant que possible les conditions naturelles. WAREMBOURG et PAUL (1977) ont montré, pour les plantes vivantes, la distribution du carbone à partir des feuilles jusqu'aux parties sénescentes et mortes (formation de litière) ; ce travail prend la suite en étudiant le devenir de la litière et son passage éventuel dans le sol.

En comparant les résultats obtenus avec et sans vers de terre, deux faits ont été mis en évidence :

- l'influence des vers de terre sur la disparition de la litière
- le rôle des composés hydrosolubles produits lors de la décomposition de la litière.

En effet une proportion importante du carbone contenu dans la litière peut rejoindre le sol sous forme soluble et migrer jusqu'à 20 ou 30 cm de profondeur. L'action des vers de terre accélère la disparition de la litière mais ne modifie pas notablement la répartition de la matière organique dans le sol.

L'introduction de matériel végétal marqué dans le compartiment "litière" a permis de suivre le traceur dans les autres compartiments du système (strates du sol, vers de terre, CO_2). Ainsi il a été possible de mesurer les diminutions de la radioactivité de la litière et du système sol-litière, et de les représenter par des fonctions exponentielles (figure 6, figure 23). Par contre la teneur en ^{14}C du sol est trop irrégulière pour être représentée par des fonctions simples du temps. En effet, l'hétérogénéité naturelle du sol en place et des rythmes d'activité des vers de terre a entraîné une grande variabilité des résultats. Il est parfois possible de les interpréter en tenant compte des accidents climatiques, mais ces interprétations restent empiriques et on ne peut pas exprimer la teneur en ^{14}C du sol mathématiquement sans introduire l'influence des variations de températures et d'humidité dans l'équation. Des modèles expérimentaux simplifiés permettront de préciser et de quantifier cette influence.

A. RESULTATS

Les données recueillies au cours de ce travail permettent de chiffrer une partie des transferts et des variations des compartiments décrits sur la figure 4.

1. Variation dans le compartiment litière

Dans tous les cas (Ray grass ou Brachypode) on observe une disparition presque totale de la litière lorsqu'elle est au contact du sol. Lorsque ce contact n'existe plus la diminution est moins rapide (25 à 30% au bout d'un an).

La disparition de la litière peut se présenter par une fonction de type $y = y_o\ e^{-at}$

avec y_o = litière initiale

y = litière au temps t

a = taux de disparition

La moitié de la litière de Ray grass disparaît en six semaines en présence de vers de terre, en treize semaines en leur absence. La litière de Brachypode disparaît plus lentement (50% de disparition en quinze semaines). Les vers de terre activent donc la décomposition de la litière. La vitesse réelle de disparition doit être comprise entre la vitesse de

disparition observée sur les monolithes et celle observée sur les entonnoirs. En effet, la litière naturelle reste souvent maintenue au dessus du sol par la végétation vivante. Son tassement par le passage des animaux accélère donc la décomposition.

2. Transferts à partir de la litière

Dans tous les cas étudiés, on peut estimer que 15% à 25% du carbone contenu dans la litière se retrouve dans le sol au bout d'un an, le reste ayant quitté le système sous forme de CO_2 soit au niveau de la litière, soit au niveau du sol (A et D figure 4). Ce dégagement global de CO_2 peut se calculer par différence entre la radioactivité initiale et la teneur en ^{14}C de la litière et du sol (figure 23) ; la courbe obtenue, d'allure exponentielle est comparable à celles obtenues pour du matériel marqué incorporé directement au sol. Les composés hydrosolubles (B, figure 4) représentent une part importante du transfert vers le sol. Les vers de terre accélèrent la disparition de la litière sans influencer quantitativement son passage vers le sol (B + C figure 4) ; mais l'apport de composés hydrosolubles (B) est minimisés par la disparition rapide de la litière sous l'action des vers de terre. On peut d'autre part attribuer aux vers l'enfouissement du matériel marqué incorporé dans les turricules (jusqu'à 7% du matériel initial).

En conditions contrôlées au laboratoire, la production de composés hydrosolubles est moindre par rapport à la production de CO_2. Il est possible que des conditions de température et d'humidité constantes augmentent la production de CO_2 (90%) au détriment de celle des composés hydrosolubles (10%) ; cependant la production *in situ* de composés pseudo-solubles ou de débris de litière qui sont entraînés vers le sol a pu augmenter artificiellement la proportion de carbone hydrosoluble par rapport au CO_2.

3. Le sol

- Répartition dans le sol

La répartition en profondeur est due au matériel enfoui par les vers de terre et aux composés solubles les plus labiles. La distribution dans le sol est approximativement exponentielle ; les vers de terre favorisent l'enfouissement en profondeur (deux fois plus de radioactivité dans les strates 10-20 cm et 20-30 cm avec vers de terre que sans vers de terre), mais immobilisent aussi une forte proportion du matériel marqué dans les cinq premiers centimètres du sol et dans les turricules

(figure 24). L'examen microscopique montre que le matériel marqué enfoui a perdu sa structure végétale et qu'il est intimement mélangé à la matrice du sol. Le calcium et les argiles contribuent à immobiliser cette matière organique humifiée et à la protéger de la minéralisation.

- Dégagement de CO_2 par le sol

Il n' a été mesuré que pour les composés hydrosolubles directement *in vitro* et indirectement *in situ*. Ici encore la décomposition a une allure exponentielle. On peut distinguer deux phases de décomposition ; la première est très rapide, la deuxième phase semble due à la décomposition des produits de dégradation formés, lors de la première phase, à partir des composés hydrosolubles.

B. CONTRIBUTION DES PARTIES AERIENNES AU PROFIL ORGANIQUE DU SOL

Après un an la répartition du matériel marqué dans les strates 0-10, 10-20 et 20-30 cm est en présence de vers de terre de 13%, 2% et 1,5%, en leur absence de 19%, 1% et 0,5%. On peut estimer d'autre part la production annuelle de la prairie à 1 $t.ha^{-1}$ (matière sèche) ce qui représente en carbone 40 $g.m^{-2}$. Au bout d'une année l'apport de carbone sous forme de matière organique stable dans le sol sera de 5,2g 0,8g et 0,6 dans chaque strate avec des vers de terre et 7,6g, 0,3g et 0,2g sans vers de terre. Il est possible d'estimer l'apport de carbone par les racines au bout du même temps à partir des travaux concernant les racines en système herbacé :

- la répartition des racines dans les trois strates étudiées est de 60%, 16% et 6% de la masse totale des racines dans une prairie de Brachypode (PLANES, 1977)

- la productivité racinaire est à peu près égale (WAREMBOURG & SHAKIBA, non publié), à la production des parties aériennes (40g de carbone par m^2)

- la décomposition des racines est de l'ordre de 40% la première année. (WAREMBOURG & PAUL, 1977).

La contribution annuelle des racines à la formation du stock de matière organique stable sera de 9,6g, 2,5g et 0,9$g.m^{-2}$, si on ne tient pas compte de l'illuviation possible des produits de décomposition.

La formation de matière organique stable à partir de la litière et des racines est donc du même ordre de grandeur.

On peut de même estimer le taux de renouvellement annuel de la matière organique du sol. Le stock de carbone organique stable par m^2 et par strate est donné par le produit de la teneur en carbone, par le pourcentage de terre fine par la densité apparente et par l'épaisseur de la strate (tableau III, chapitre I).

Le stock est donc de 2600 $g.m^{-2}$, 1700 $g.m^{-2}$ et 850 $g.m^2$. Le taux de renouvellement sera de 0,6%, 0,2% et 0,2% avec vers de terre, 0,7%, 0,15% et 0,12% sans vers de terre. Ces chiffres sont certainement inférieurs à la réalité car le stock de matière organique subit des variations saisonnières importantes de l'ordre de 15% (SAUERBECK & GONZALEZ,1977). On constate que le renouvellement de la matière organique est rapide dans la strate supérieure.

C. CONCLUSION

Dans le paragraphe précédent, nous avons montré un exemple d'utilisation des résultats obtenus au cours de ce travail. Ces résultats sont à considérer comme des ordres de grandeurs et non pas comme des valeurs absolues en raison des incertitudes liées à la méthode :

- hétérogénéité du sol
- durée de l'expérience faible par rapport au phénomène étudié

Le prélèvement dans 1 an et 2 ans des monolithes et des colonnes encore en place sur la station permettra de préciser les tendances observées notament au niveau de l'enfouissement et de l'homogénéisation du profil par les vers de terre. L'exploitation des résultats obtenus avec le matériel marqué au ^{15}N complètera les données sur le cycle de la matière organique par le cycle de l'azote.

D'autres expériences sont prévues. L'une concerne les différences de minéralisation dans un sol enrichi en matériel végétal marqué avec ou sans vers de terre; cette expérience élimine les paramètres enfouissement, aération du milieu, variations de température et d'humidité. L'autre concerne la décomposition *in situ* de matériel racinaire marqué au ^{14}C.

L'expérimentation *in situ* a mis en évidence un certain nombre de facteurs concernant la répartition dans le sol de la matière organique venant de la litière. Il faudrait maintenant approfondir l'étude de ces facteurs en particulier les composés hydrosolubles, leur caractéristiques en fonction des conditions de formation et du matériel végétal initial, la production de matériel mort dans le système étudié, la migration dans le sol (directement ou par la remise en solution de composés fixés par le complexe argilo-humique), les différences qualitatives et quantitatives éventuelles entre la minéralisation et l'humification des racines et des parties aériennes, les conséquences des variations brutales de température et d'humidité. Ces études devraient être menées sur la même station pour obtenir des résultats comparables entre eux, ou alors entièrement *in vitro* pour s'affranchir de l'hétérogénéité naturelle de cet écosystème.

BIBLIOGRAPHIE

ABO F., 1978 - Etude de la minéralisation de l'azote du sol dans deux pelouses à *Brachypodium phoenicoîdes* D.E.A. USTL Montpellier, 44 p.

BOUCHE M.B., 1972 - Lombriciens de France : écologie et systématique. Ed. INRA Ann. Zool. Ecol. Anim. N° Spécial, 72. 2,1-671

BOTTNER P., 1970 - La matière organique des principaux types de sol sous l'étage bioclimatique du chêne vert dans le midi de la France. Sc. du Sol, n° 1 p. 3-18

BOTTNER P., 1972 - Evolution des sols en milieu carbonaté. Sciences géologiques n° 37, 156 p.

BOTTNER P., WAREMBOURG F.R., 1976 - Method for simultaneous measurement of total and radioactive carbon in soils, soil extracts and plant material. Plant and Soil. 45, p. 273-277

EDWARDS C.A., HEATH G.W., 1963 - The role of soil animals in break down of leaf material. In Soil Organisms. Ed. North Holland Publ. Co., p. 76-84

ESPIAU P., LARGUIER M., 1967 - Méthodes et techniques des analyses de terre Doc. 24 CEPE CNRS

FÜHR F., SAUERBECK D., 1968 - Decomposition of wheat straw in the field as influenced by cropping and rotation. Isotopes and radiations in soil organic matter studies. IAEA Conf. proc. VIENNA p. 241-250

HAIDER K., 1966 - Untersuchungen über den mikrobiellen Abbau von Lignin. Zbl. Bakteriol. Parasitenbunde Infektionskrank. Hyf. 198. p. 308-316

JENKINSON D.S., 1965 - Studies on the decomposition of plant material in soil. I Losses of carbon from ^{14}C labelled ray-grass incubated with soil in the field. J.Soil. Sci. 16 p. 104-115

JENKINSON D.S., AYANABA A., 1977 - Decomposition of ^{14}C labelled plant material under tropical conditions. Soil Sci. Soc. Ann. J. 41. p. 912-915

KURCHEVA G.F., 1960 - Role of invertebrates in the decomposition of oak litter. Soviet. Soil. Sciences, 4 p. 360-365

LANGMAID K.K., 1964 - Some effect of earthworm invasion in virgin podzol. Can. J. Soil. Sci. 44 p. 34-37

OBERLANDER H.E., ROTH K., 1968 - Transformation of ^{14}C labelled plant material in soil under fied conditions. Isotopes and radiationsin soil organic matter studies. IAEA. Conf. proc. VIENNA. p. 251-264

PAUL E.A., 1970 - Plant component and soil organic matter. Rec. Advan. Phytochem. C. Steelink and V.C. Runeckles Ed., New York, p. 59-104

PAUL E.A., WAREMBOURG F.R., 1977 - Seasonnal transfers of assimilated ^{14}C in grassland : plant production and turnover, soil and plant respiration. Soil Biol. Biochem. 9, p. 295-301

PEYRONNEL A., 1975 - Etude expérimentale de l'évolution de l'humus de synthèse microbienne dans deux sols fersiallitiques. Thèse de spécialité USTL. Montpellier, 72 p.

PLANES E., 1977 - Méthode d'étude du système racinaire *in situ*. D.E.A. USTL, Montpellier. 28 p.

RANDELL R., BUTLER J.S., HUGHES T.D., 1972 - The effect of pesticides on thatch accumulation in "Kentucky" blue grass turf. Hort. Science. 7 February 72,p. 64-65.

RAW F., 1962 - Studies of earthworm population leaf burial in apple orchards. Ann. appl. Biol. 50, p. 389-404

SAUERBECK D., 1968 - Stability of recent formed compounds in soil. Isotopes and radiations in soil organic matter studies IAEA. conf. proc. VIENNA p. 219-225

SAUERBECK D., GONZALEZ M.A., 1977 - Field decomposition of ^{14}C labelled plant residues in various soils of the Federal Republic of Germany and Costa Rica. IAEA. conf. proc. VIENNA. p. 159-170

SHIELDS J.A., PAUL E.A., 1973 - Decomposition of ^{14}C material under fields conditions. Can. J. Soil Sci. 53, p. 297-306

SHIELDS J.A., PAUL E.A., LOWE W.E., PARKINSON D., 1973 - Turnover of microbial tissus in soil under field conditions. Soil Biol. Biochem. 5-6, p. 753-764

SIMONART P., MAYAUDON J., 1961 - Humification des protéines ^{14}C dans le sol. 2ème Symp. int. sur les sciences nucléaires appliquée à la pédologie Gand. p. 91-103

SØRENSEN L.H., 1975 - The influence of clay on rate of decay of amino acid metabolites synthetized in soils during decomposition of cellulose. Soil. Biol. Biochem. 7, p. 171-177

SØRENSEN L.H., PAUL E.A., 1971 - Transformation of acetate carbon into carbohydrates and amino acid metabolites during decomposition in soil. Soil Biol. Biochem. 3, p. 173-180

SPECKLIN G., 1979 - Applications de la microscopie en réflection et de fluorescence à l'étude micromorphologique des sols. Détermination des constituants organiques et minéraux. Analyse du système poral sur lame mince Thèse de 3ème cycle USTL. Montpellier

VIMMERSTEDT J.P., FINNEY J.H., 1973 - Impact of earth worm introduction on litter burial and nutrient distribution in Ohio strip-mine spoil banks. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 1973; 37, p. 388-391