

## Transformation microbienne de carbone, l'azote, du soufre et du phosphore

### 1. Les microorganismes et les cycles biogéochimiques

Les cycles biogéochimiques sont importants car ils permettent de réactiver les éléments inertes en une forme utilisable par les organismes vivants. Ces cycles biogéochimiques sont essentiellement liés aux activités microbiennes. En effet, les microorganismes sont responsables de la moitié de la productivité primaire sur terre. Ils jouent des rôles majeurs dans tous les cycles biogéochimiques (cycle du carbone, de l'azote, de l'oxygène, du soufre, du fer, ...etc). Les bactéries et *Archaea*, sont en effet les seuls à pouvoir réaliser des transformations comme la **fixation** de l'azote, la **dénitrification** et la **nitrification**. Dans le cycle du soufre, bactéries et *Archaea* assurent la **réduction du soufre** et des sulfates ainsi que l'**oxydation aérobie ou anaérobie du sulfure**. Dans le cycle de carbone, elles sont responsables de la décomposition de la matière organique, de la **méthanogenèse** et de l'**oxydation du méthane**. Certains microorganismes comme les algues et les cyanobactéries sont des producteurs primaires et d'autres, en premier lieu les protozoaires sont des consommateurs. Au niveau des cycles biogéochimiques, il y a un échange important entre lithosphère, atmosphère et hydrosphère. Ces flux ne sont que la conséquence de processus biochimiques qui se déroulent à l'échelle cellulaire.

### 2. Effets des cycles nutritifs sur l'atmosphère

Les microorganismes sont impliqués dans la plupart des transformations qui affectent l'atmosphère. Par exemple, le monoxyde d'azote N<sub>2</sub>O est un produit intermédiaire commun à deux processus bactériens distincts, la nitrification et la dénitrification. Dans l'atmosphère, la réaction photochimique de N<sub>2</sub>O avec l'ozone O<sub>3</sub> entraîne une diminution de la concentration de ce dernier.

Deux gaz à effet de serre produits par les microorganismes, le méthane et le dioxyde de carbone, sont d'autres composants de l'atmosphère. Le méthane est principalement produit par les bactéries méthanogènes mais est également produits par les émanations naturelles de gaz et lors des opérations de pompage de pétrole.

### 3. Les processus microbiens impliqués dans les transformations biogéochimiques

- **Minéralisation** : conversion de la forme organique d'un élément en forme inorganique. On parle de volatilisation quand les produits formés sont des gaz.

- **Immobilisation** : assimilation d'un élément inorganique qui va être convertie en substance organique plus ou moins complexe.

- **Oxydation** : c'est liée essentiellement aux processus énergétiques dans les cellules qu'ils s'agissent de substrats organiques ou inorganiques.

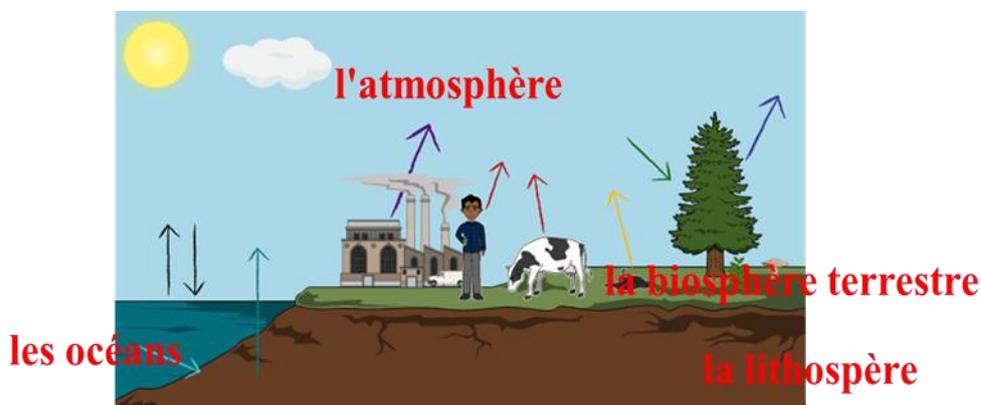
- **Réduction** : c'est le résultat de processus énergétique (accepteurs finaux d'électrons qui se réunissent), la prolifération cellulaire (ce traduit par la consommation, par une chute du potentiel rédox), puis les cellules quand elles prolifèrent, elles libèrent les composés réducteurs, souvent des acides organiques.

- **Fixation** : assimilation et conversion d'un élément gazeux en composé organique.

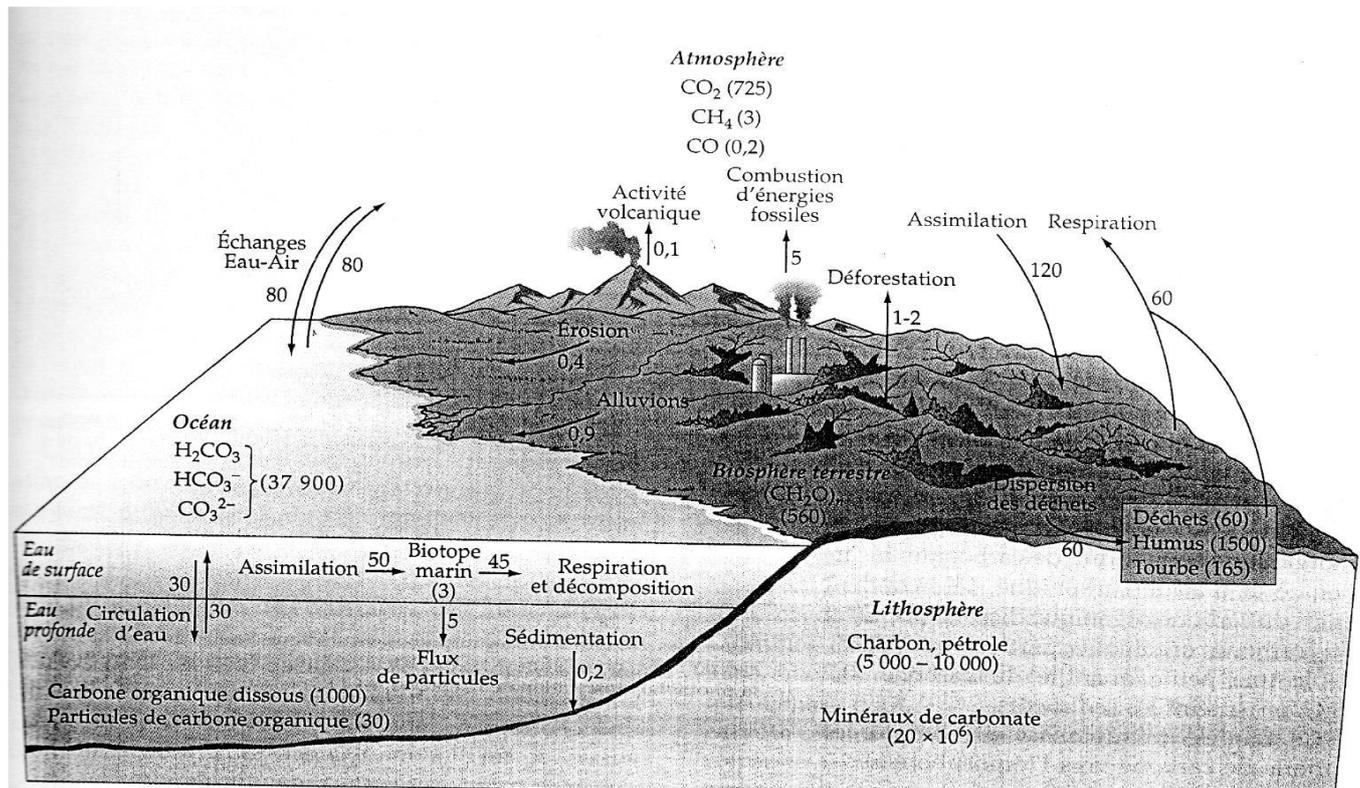
- **Diagenèse** : formation de dépôts géologiques via les microorganismes : formation de roches sédimentaires, de charbons, de pétroles, de dépôts sulfureux, etc...

### A. Le cycle de carbone

Les microorganismes jouent un rôle majeur dans le cycle du carbone, élément de base pour les organismes vivants (Figure 1). Sur cette figure, quatre **réservoirs** de carbone sont identifiés: les océans, l'atmosphère, la lithosphère et la biosphère terrestre. La quantité de carbone est contenue dans chaque réservoir, ou masse de carbone, est exprimée en PgC (Penta grammes de carbone; 1 PgC =  $10^5$ g).



Les flèches indiquent les **flux** (ou vitesse de transfert) du carbone d'un réservoir vers un autre, les valeurs étant exprimées en PgC/année. Les environnements d'eau douce ont été rattachés au compartiment terrestre. Dans les océans, les échanges de carbone vers et à partir de l'atmosphère sont en parfait équilibre. La masse du biotope marin à la surface est à l'origine du processus d'**assimilation** du carbone (résultant principalement de la fixation du CO<sub>2</sub> par les producteurs primaires), de la **respiration** et de la **décomposition**. Remarquez que pour chaque domaine les entrées et les sorties sont en équilibre. L'eau profonde contient de grandes quantités de carbone inorganique sous forme de carbonate, de bicarbonate et d'acide carbonique. Elle contient aussi le carbone organique dissous (COD) et le carbone organique particulaire (COP).



**Figure : Cycle globale du carbone.** Recyclage du carbone dans l'atmosphère, la biosphère, les océans et la lithosphère.

Ce modèle prend en compte aussi les apports de carbone vers l'atmosphère liés à l'activité volcanique (méthane, CO<sub>2</sub> et CO), à la combustion d'énergies fossiles et à la déforestaion, ces trois phénomènes se produisant dans le compartiment terrestre.

### a) La production primaire

Les producteurs primaires fixent le CO<sub>2</sub> et le convertissent en matière organique. Parmi les producteurs primaires, les organismes photosynthétiques tirent directement leur énergie des radiations solaires. Les bactéries chimiolithotrophes tirent leur énergie de la transformation des substances chimiques énergétiques (composés inorganiques réduits comme le sulfure d'hydrogène, l'ammoniac, l'hydrogène) qui proviennent des activités géochimiques ou d'autres processus biologiques dont certains peuvent dépendre de l'énergie solaire.

Les principaux producteurs primaires terrestres sont les végétaux qui constituent la source prédominante de la matière organique. Dans l'eau douce et les habitats marins, qui occupent les deux tiers de la surface de la terre, les producteurs primaires principaux sont les algues et les cyanobactéries du phytoplancton. Au contraire, les procaryotes photosynthétiques anoxygéniques et les bactéries chimiolithotrophes jouent un rôle mineur dans la production primaire exceptée dans les habitats spécialisés comme les lacs méromictiques (dont les eaux de surface et de profondeur se mélangent

moins d'une fois par an) pour les procaryotes photosynthétiques anoxygéniques et les habitats thermaux pour bactéries chimiolithotrophes.

## b) Décomposition des matières organiques

Les matières organiques provenant des producteurs primaires se retrouvent dans les organismes vivants et les composés organiques inertes qui en dérivent. Les végétaux, les animaux et un grand nombre de microorganismes réalisent la respiration pour produire du CO<sub>2</sub> et de l'eau. Pour les animaux et microorganismes aérobies, la respiration est le mécanisme par lequel ils obtiennent de l'ATP nécessaire à leur métabolisme.

Les bactéries et les champignons sont les agents de recyclage des matières organiques inertes. Ils vivent à l'état saprophyte sur les matières organiques issues des végétaux et des animaux morts et d'autres microorganismes. Ils sont assistés dans ce processus, par des animaux supérieurs (herbivores et carnivores) qui ingèrent des matières organiques particulières et les bactéries qui sont associées à ces aliments ainsi que celles qui résident dans leur tractus digestif. La décomposition organique est un processus analogue à la respiration seulement l'obtention de l'énergie pour la croissance implique la dégradation de composés organiques inertes. Si le composé organique est entièrement dégradé en composés inorganiques comme le CO<sub>2</sub>, l'ammoniac et l'eau, le processus est appelé minéralisation.

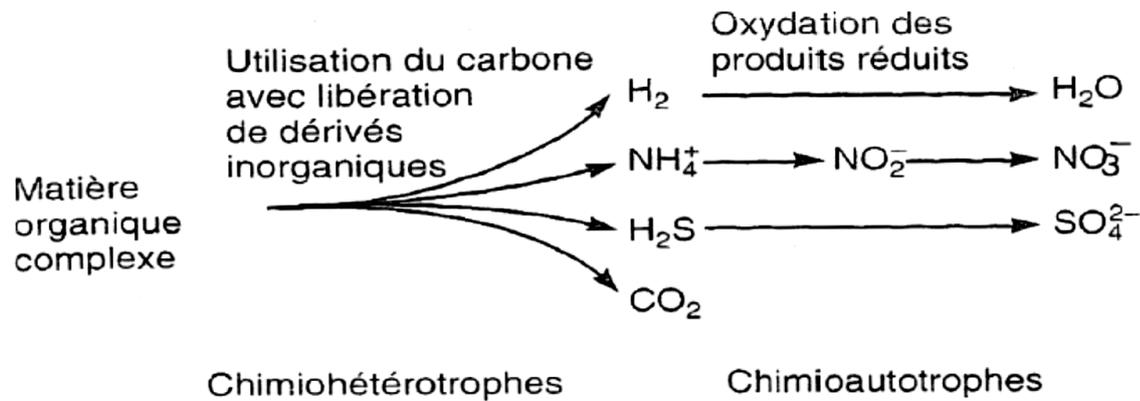
Les bactéries et les champignons sont parfaitement adaptés à la dégradation des polymères organiques comme la cellulose, la chitine et la lignine. La cellulose issue des plantes et la chitine issue principalement de crustacés, d'insectes et de quelques champignons sont dégradées par de nombreuses bactéries et champignons de la pourriture blanche. Une grande variété de microorganismes peut dégrader des composés organiques solubles comme les acides organiques, les acides aminés et les sucres.

La dégradation de la matière organique est influencée par trois principaux facteurs :

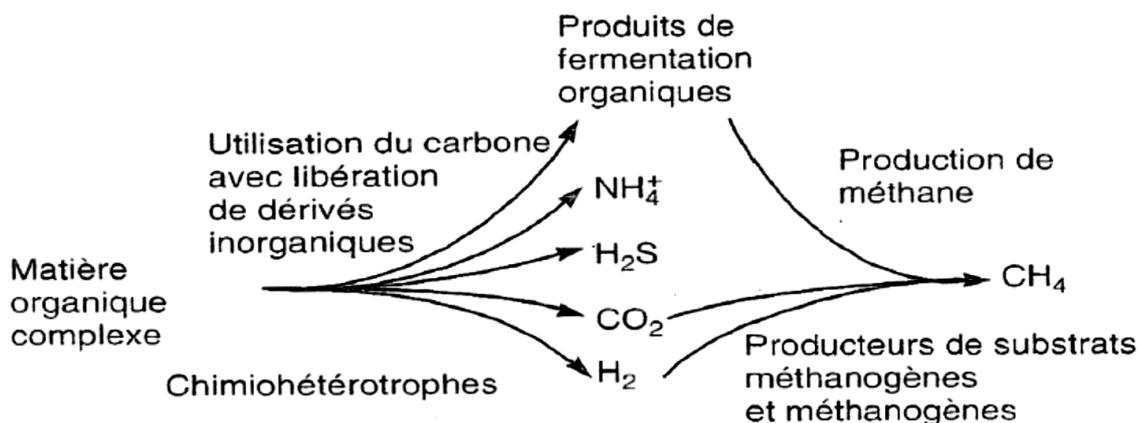
- les nutriments présents dans le milieu,
- les conditions abiotiques (pH, potentiel oxydo-réducteur, O<sub>2</sub>, conditions osmotiques),
- la communauté microbienne.

Les microorganismes forment des produits différents à partir de matières organiques complexes qu'ils dégradent en conditions aérobies ou anaérobies :

### Utilisation aérobie du carbone



### Utilisation anaérobie du carbone



### c) Méthanogenèse et oxydation du méthane

Les processus anaérobies majeurs du cycle du carbone se traduisent par la fermentation des composés organiques en acides organiques et gaz tels que l'hydrogène et le  $CO_2$ . Dans les sédiments et le tractus digestif des ruminants et des termites, des dégradations complémentaires, assurées par les méthanogènes, aboutissent à la formation du gaz méthane. Si la plupart des méthanogènes utilisent le  $CO_2$  et l'hydrogène comme substrat pour la formation du méthane, d'autres utilisent les produits de fermentation comme le méthanol ou l'acide acétique pour cette production.

Les bactéries oxydant le méthane et certaines levures dégradent le méthane dans la biosphère, mais une partie du méthane rejoint l'atmosphère et devient un gaz à effet de serre.

## B. Le cycle de l'azote

Tous les organismes vivants ont besoin d'azote car c'est un élément essentiel pour la synthèse des protéines et les acides nucléiques.

Les microorganismes jouent divers rôles importants dans le cycle de l'azote. Ils sont responsables de transformations qu'aucun autre organisme n'est capable de réaliser.

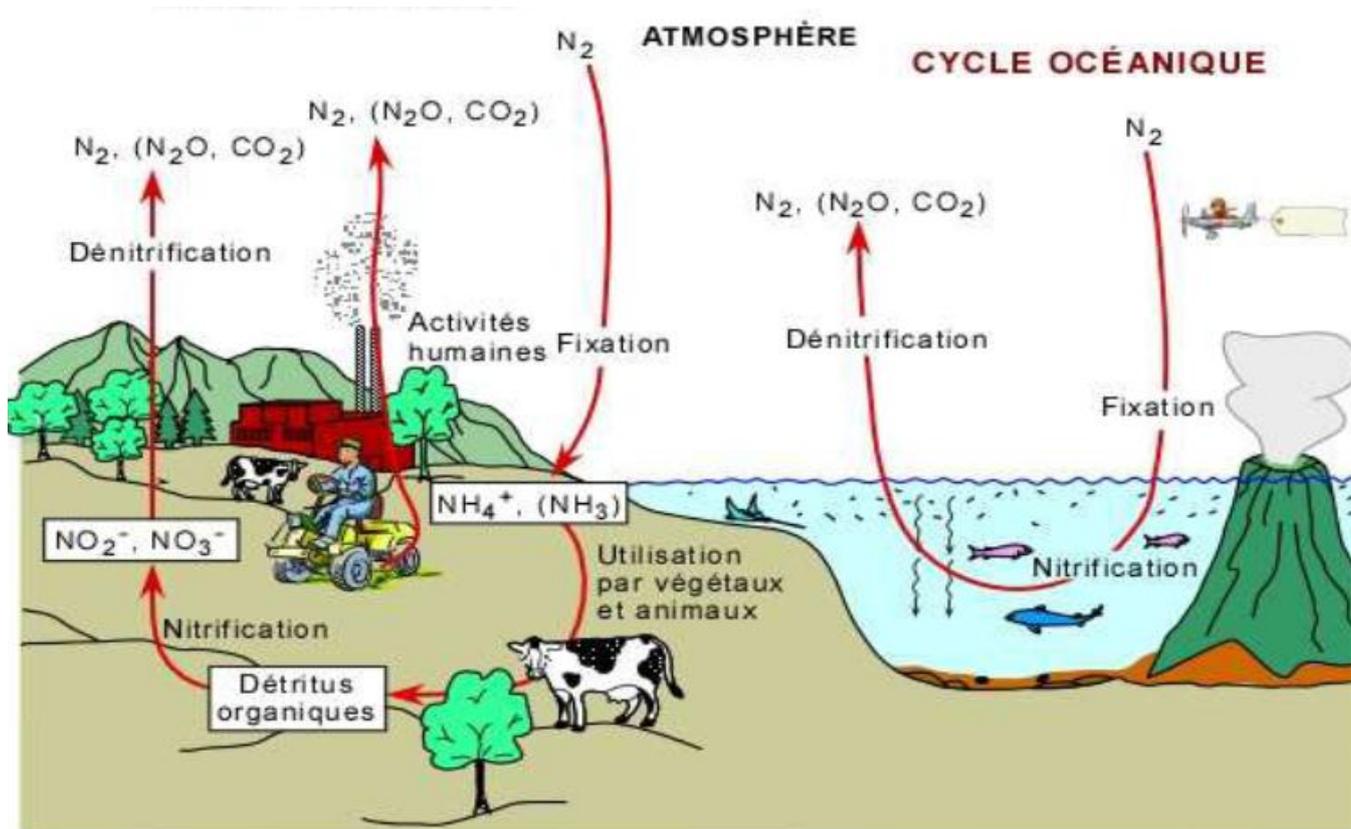


Figure : Cycle globale d'azote.

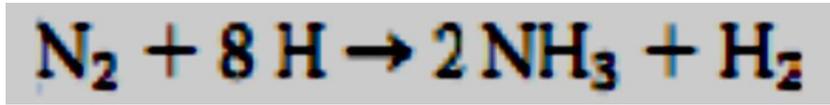
### Les différentes réactions intervenant dans le cycle d'azote

- **Assimilation** de l'ammonium en azote organique.
- **Assimilation** du nitrate ( $NO_3^-$ ) en azote organique. Ça se passe aussi bien en condition aérobie qu'en condition anaérobie.
- **Ammonification**, transformation de l'azote organique en  $NH_4^+$ .
- **Fixation** de  $N_2$  en azote organique. Ça se passe aussi en condition oxygénée qu'en anoxie.
- **Nitrification**, à partir du  $NH_4^+$ , on va donner du nitrate  $NO_3^-$ .
- **Dénitrification**, redonne du diazote  $N_2$  à partir du  $NO_3^-$ .
- **Réduction** dissimulatrice du nitrate en ammonium.
- **Annamox** qui est l'oxydation anaérobie de l'ammonium.

## 1. La Fixation l'azote

L'azote gazeux (N<sub>2</sub>) est la forme la plus stable de N et est un important réservoir de N sur la Terre.

Cependant, seulement un nombre relativement faible de **bactéries** et d'**archées**, possèdent l'enzyme **nitrogénase**, sont capable d'utiliser le **N<sub>2</sub>** comme source d'azote par un processus dépendant de l'énergie appelé la **fixation de l'azote** pour former de l'**ammoniac** (NH<sub>3</sub>).



Ce dernier (NH<sub>3</sub>) peut ensuite assimilé et intègre la chaîne alimentaire

**La nitrogénase (Complexe enzymatique) = dinitrogénase + nitrogénase réductase**

Les bactéries qui utilisent le **N<sub>2</sub>** comme **seule source d'azote** sont appelées **diazotrophe**, Ces bactéries peuvent être :

**Des phototrophe**

**Des lithotrophe**

**Des hétérotrophe**

Et elles sont présenté par :

**Aérobies obligatoires**

**Anaérobies obligatoire ou facultatives**

Ces **diversité métabolique** permet aux **diazotrophes** d'exercer leurs fonction dans une grande variété d'environnements.

**Deux catégories des bactéries fixent l'azote atmosphérique (N<sub>2</sub>)**

### 1. Les bactéries libres dans le sol ( en forte concentration dans la rhizosphère)

Parmi les bactéries de ce groupe on trouve:

**Des aérobies :** *Azotobacter*, *Beijerinckia* et Cyanobactéries photosynthétiques

**Anaérobies strictes :** *Clostridium pasteurium*

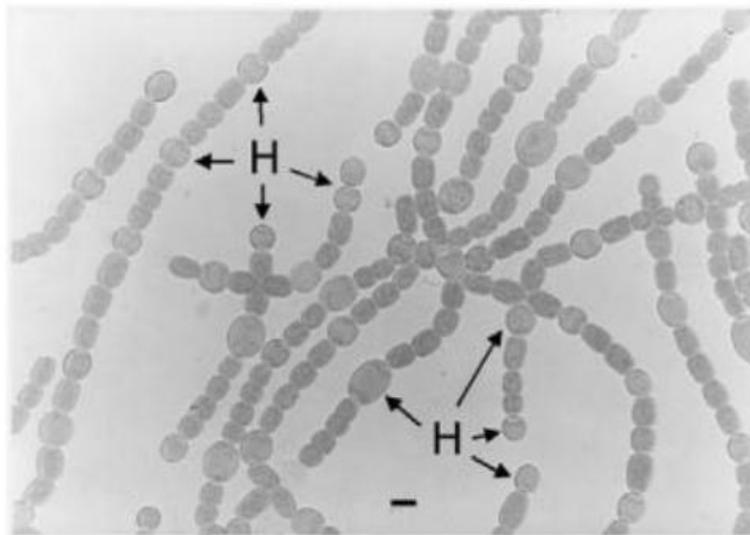
2. Les bactéries endophytes dans des associations symbiotiques avec des eucaryotes : il existe **deux** grands groupes fonctionnels d'endosymbiotes diazotrophes;

**Des bactéries qui induisent leur plante hôte à former des structures appelées les nodules racinaires**, dans lesquels ils prolifèrent et sécrètent des quantités importantes d'azote au cours de la croissance de la plante. Ces dernières fixent l'azote atmosphérique qui gagnera la matière organique des plantes et ne sera libérer qu'après la mort cellulaire

Une association entre les **bactéries fixatrices** d'azote et **des eucaryotes** peut avoir lieu à travers l'**association** d'un **mycètes** et une **algue** <<**Cyanobactéries**>>; c'est **lichens** dont l'apport en azote est important.

**La nitrogénase** (Enzyme responsable de fixation) est entrainement sensible à la dénaturation par l'**O<sub>2</sub>**. Par conséquent, les bactéries aérobies fixatrices d'**N<sub>2</sub>** ont développé divers mécanismes de protection.

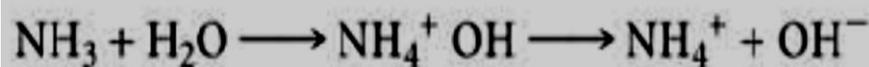
Certains **Cyanobactéries diazotrophe** produisent des **cellules spécialisées** appelées **hétérocystes** dans des conditions de fixation d'**N<sub>2</sub>**. Les **hétérocystes** ne divisent pas comme les cellules végétatives voisines, ne fixent pas le CO<sub>2</sub> et utilisent l'énergie lumineuse pour fournir l'énergie nécessaire à la fixation d'**N<sub>2</sub>**



## 2. Ammonification

L'ammoniac (**NH<sub>3</sub>**) est libéré lors de la **décomposition** des **composés organiques azotés** tels que les **AA** et les **nucléotides** (un processus appelé **ammonification**). Durant la décomposition microbienne de la matière organique et sous l'action des enzymes de **désamination**, les composés azotés perdent leurs groupement amines. Ces derniers sont convertis en **NH<sub>3</sub>**.

Dans un **sol sec** ou à **pH alcalin**, le **NH<sub>3</sub>**, qui est un **gaz**, s'échappe rapidement. Mais dans un **sol humide** et à un **pH neutre** sa dissolution conduit à la formation des ions d'**ammonium** (**NH<sub>4</sub><sup>+</sup>**) selon la réaction :



Ces ions sont rapidement recyclés et utilisés par les plantes et les microorganismes.

### 3. Nitrification

L'**ammoniac** ( $\text{NH}_3$ ) produit par l'**ammonification** peut être utilisé tel quel par beaucoup de plantes comme source d'azote pour la synthèse d'**acides aminés** ou d'autres **composés organiques azotés**.

**La nitrification** est l'**oxydation microbienne** de  $\text{NH}_3$  en formes moins réduite, principalement les **nitrites** ( $\text{NO}_2^-$ ) puis les **nitrates** ( $\text{NO}_3^-$ ) **par des bactéries spécialisées** dites **nitrifiantes**. Ces bactéries **chimolithotrophes** tirent leur énergie de cette transformation.

Les **archées** et les **bactéries** hétérotrophes peuvent également participer à **nitrification**, bien que la **nitrification autotrophe** semble être le processus dominant dans la plupart des sols.

Le processus **de nitrification** se déroule en deux étapes :

**L'oxydation de  $\text{NH}_3$  en nitrites ( $\text{NO}_2^-$ )** via l'**hydroxylamine** ( $\text{NH}_2\text{OH}$ ) est réalisée par des groupes spécifiques de **bactéries autotrophe** et d'**archées**, principalement du genre *Nitrosomonas*.

**Une oxydation supplémentaire du nitrite en nitrate** est effectuée seulement par quelques groupes de bactéries. Il s'agit notamment de *Nitrobacter* et *Nitrolancea*.



Les **bactéries nitrifiantes** étaient considérées comme une seule famille appelée *Nitrobacteriaceae*, définie par leur capacité caractéristique à oxyder l'**ammoniac** ou les **nitrites**.

Les travaux réalisés en **1892** ont classé les genres oxydant l'ammoniac des *Nitrobacteriaceae* en fonction de la **forme des cellule** et de l'**arrangement des membranes intra-cytoplasmiques**. Cela a donné cinq genres : *Nitrosomonas*, *Nitrospira*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus* et *Nitrosovibrio*.

Cependant, des **travaux récents**, basés principalement sur l'**analyse d'ARNr 16S**, placent des bactéries terrestres nitrifiantes dans la sous-classe des  *$\beta$ -Proteobacteria*

#### Anammox :

L'**ammoniac** peut être oxydé dans des conditions anoxiques dans un processus appelé **Anammox**.

Les **bactéries annamox** sont affiliées à cinq genres (*Brocadia*, *Kuenenia*, *Scalindua*, *Anammoxoglobus* et *Jettenia*) dans une seule famille **phylogénétiquement** cohésive (Brocadiaceae) au sein des planctomycetes.

Dans la **réaction anammox**, le  $\text{NH}_3$  est oxydé par voie **anaérobie** avec  $\text{NO}_2^-$  comme accepteur d'électrons, formant le  $\text{N}_2$  comme **produit final**, qui est libéré dans l'atmosphère.

Bien qu'il soit un processus majeur dans les eaux usées et dans les bassins marins et les sédiments anoxique. L'**anammox** n'est pas un processus important dans les **sols aérés**.

#### 4. Dénitrification

La **dénitrification** est la **réduction** du **nitrate** du sol en en **azote gazeux** **NO**, **N<sub>2</sub>O** et **N<sub>2</sub>**

La **dénitrification** est le seul point du cycle d'**azote** où ce dernier rentre dans l'**atmosphère** sous forme de **N<sub>2</sub>**, il sert ainsi à fermer le cycle global.

En règle générale, les **dénitrifiants** constituent **0,1** à **5%** de **population cultivable** du sol et jusqu'à **20%** de la **biomasse microbienne totale**, en utilisant les **nitrites**, les **nitrates** et l'**oxyde nitreux** comme accepteurs terminaux d'électrons au cours de la respiration anaérobie.

L'objectif de la **dénitrification** est de **générer de l'énergie (ATP)** par **phosphorylation** à travers le transport d'électrons via le système cytochrome dont la voie générale est la suivante:



Chaque étape est assurée par **une enzyme** individuelle dans l'ordre suivant : **nitrate réductase**, **nitrite réductase**, **oxyde nitrique réductase** et **oxyde nitreux réductase**.

Ces enzymes sont **inhibées** par la **présence de l'oxygène**. La dénitrification a lieu lorsque l'oxygène n'est plus disponible pour servir d'accepteur final d'électrons.

Ceci a lieu dans les **sols engorgés d'eau**, où peu d'oxygène est disponible

La **dénitrification** est effectuée par un large éventail de **bactéries du sol**, notamment des **organotrophes**, des **chimio-** et des **photolithotrophe**, des thermophiles, des halophiles et divers agents pathogènes.

Dans le sol, la plupart des **dénitrifiants cultivables** sont des **anaérobies facultatifs** appartenant à seulement 3 à 6 genres, principalement *Pseudomonas* et *Alcaligenes*, et dans une moindre mesure, *Bacillus*, *Agrobacterium* et *Flavibacterium*.

## C. Cycle de soufre

Le soufre, comme le **C** et **N**, est nécessaire aux organismes vivants comme constituant des protéines.

Les **végétaux** supérieurs captent habituellement le soufre sous forme de sulfate (**SO<sub>4</sub>**).

Les **animaux** l'obtiennent sous forme d'**acides aminés** (cystine, cystéine et méthionine) présents dans leur nourriture, à partir de protéines végétales, ou animales ou par des microorganismes comme c'est le cas pour les ruminants.

Les **microorganismes** quant à eux, captent le **soufre** par d'autres voies. Ainsi, certains utilisent les composés soufrés comme **source d'énergie**, d'autres l'utilise comme **accepteurs d'électrons** pour la respiration anaérobie, d'autres encore s'en servent comme **donneurs d'hydrogène** pour la photosynthèse.

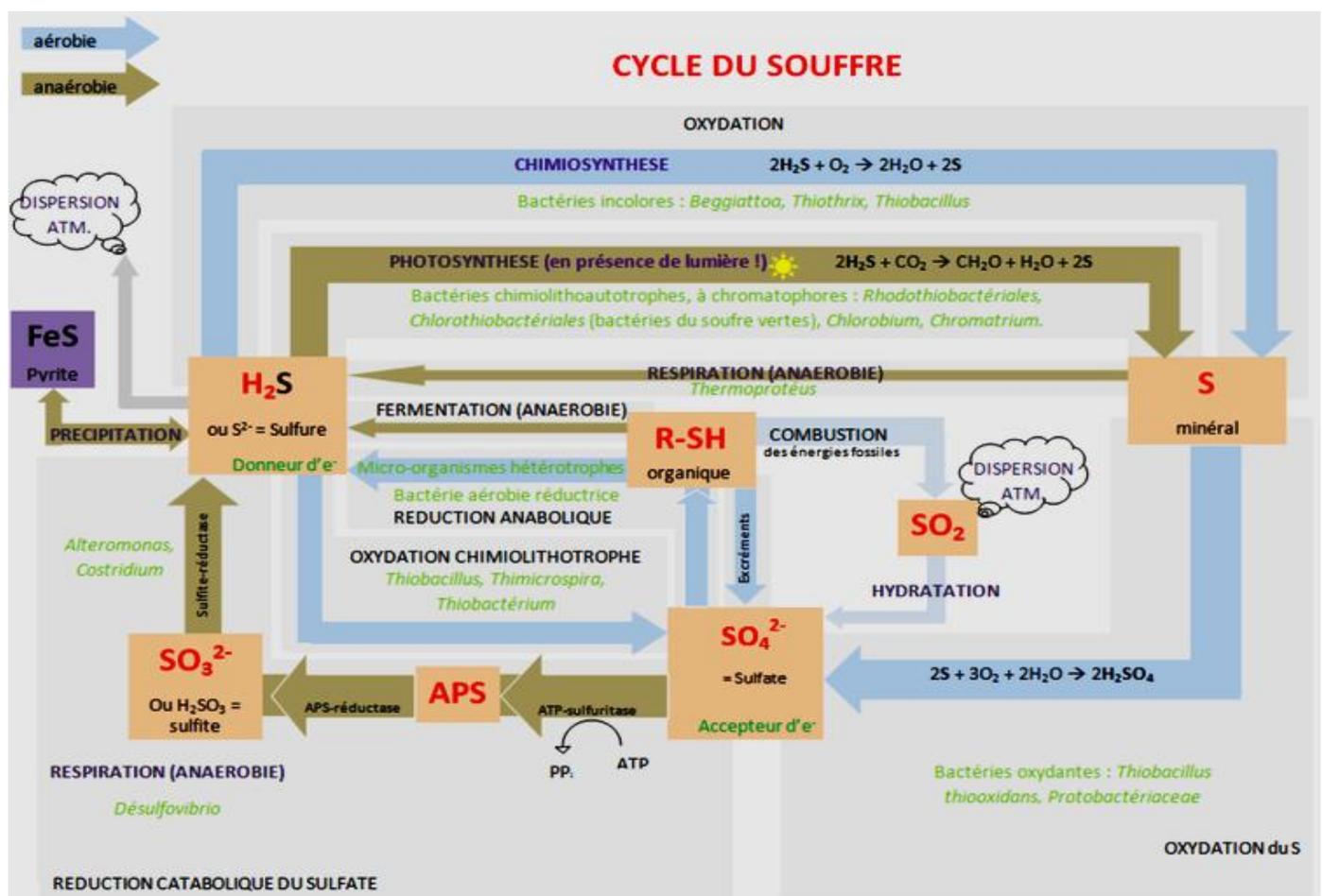


Figure : Cycle global de soufre

### 1. Oxydation du soufre

Les formes réduites du soufre inorganique, incluant non seulement le **sulfure** et le **soufre élémentaire**, mais aussi le thiosulfate et d'autres ions, peuvent être oxydés par différents groupes de microorganismes.

Les **bactéries photosynthétiques** utilisent le sulfure d'hydrogène ( $H_2S$ ), produit par les réducteurs de sulfate ( $SO_4^{2-}$ ) des milieux anaérobies, comme accepteurs d'électron pour la réduction du  $CO_2$  nécessaire à la synthèse des composés organiques.

Les **bactéries sulfureuses pourpres** et **vertes** appartiennent à ce groupe d'organismes. Elles oxydent le **sulfure** en **soufre élémentaire** puis finalement en **sulfate**.

Des bactéries non-photosynthétiques oxydent également des formes réduites de soufre.

**Chimolithotrophes**, elles utilisent les composés soufrés réduits comme source d'énergie et puisent dans les substances inorganiques le carbone nécessaire à leur croissance.

**Hétérotrophes**, des bactéries filamenteuses (*Beggiatoa*) ou unicellulaires (*Pseudomonas* spp.) et quelques archéobactéries acidophiles thermophiles (*Acidianus*, *Sulfolobus*) participent à l'oxydation du soufre.

## 2. Réduction du soufre

Le groupe de bactéries réductrices du soufre le mieux connu est celui des **bactéries sulfato-réductrices** qui utilisent les **composés organiques** comme **source de C** et les sulfates comme accepteurs d'électrons pour la respiration.

Certaines d'entre elles utilisent également **l'hydrogène gazeux** comme **source d'énergie** et ont une croissance **autotrophe** par **fixation du  $CO_2$** .

Le processus de **réduction des sulfates** est aussi appelé **sulfato-réduction dissimulatrice** pour le distinguer du processus d'**assimilation par réduction des sulfates** par lequel les plantes, les algues et beaucoup de bactéries aérobies obtiennent le soufre nécessaire à la synthèse d'acides aminés.

## 3. Transformation abiotique du soufre

Lorsque les conditions de **pH** et **d'oxydo-réduction** sont favorables, **plusieurs transformations essentielles** dans le cycle du soufre se produisent également par des **réactions chimiques normales** en **l'absence de microorganismes**.

**Un important exemple** d'un tel processus abiotique est **l'oxydation du sulfure en soufre élémentaire**. Ceci se déroule à **pH neutre** avec une demi-vie d'environ **10 minutes** pour le sulfure à température ambiante.

**Tableau : Processus clés et microorganismes du cycle de soufre**

Processus	Exemple de microorganismes
<b>Oxydation</b> ( $\text{H}_2\text{S} \longrightarrow \text{S}^\circ \longrightarrow \text{SO}_4^{-2}$ ) Aérobie	Bactéries sulfureuses chimolithotrophes ( <i>Thiobacillus</i> , <i>Beggiatoa</i> , plusieurs autres)
Anaérobie	Bactéries phototrophes vertes et pourpres, quelques chimolithotrophes
<b>Réduction du sulfate</b> (anaérobie) ( $\text{SO}_4^{-2} \longrightarrow \text{H}_2\text{S}$ )	<i>Desulfovibrio</i> , <i>Desulfobacter</i> , <i>Archaeoglobus</i> ( <i>Archaea</i> )
<b>Réduction du soufre</b> (anaérobie) ( $\text{S}^\circ \longrightarrow \text{H}_2\text{S}$ )	<i>Desulfuromonas</i> , plusieurs <i>Archaea</i> hyperthermophiles
<b>Dismutation</b> ( $\text{S}_2\text{O}_3^{-2} \longrightarrow \text{H}_2\text{S} + \text{SO}_4^{-2}$ )	<i>Desulfovibrio</i> , et autres
<b>Oxydation ou réduction du sulfure des composés organiques</b> ( $\text{CH}_3\text{SH} \longrightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S}$ ) (DMSO $\longrightarrow$ DMS)	Plusieurs organismes peuvent être impliqués
<b>Dissimilation</b> (Soufre organique $\longrightarrow \text{H}_2\text{S}$ )	Plusieurs organismes peuvent être impliqués

## D. Cycle du phosphore

Comme dans le cas de l'azote (N), le **phosphore** (P) est important pour la vie puisqu'il est essentiel à la fabrication des **acides nucléiques** ARN et ADN. On le trouve aussi dans le squelette des organismes sous forme de  $PO_4$

Contrairement aux cycles du **carbone** et de **l'azote**, le **cycle du phosphore** dans **l'écosystème sol-plante** est un cycle fermé, les échanges avec l'atmosphère étant très réduits, (**Il ne possède pas de composante gazeuse**)

Les microorganismes interviennent dans les processus de **solubilisation**, d'**assimilation** et d'**immobilisation** de cet élément.

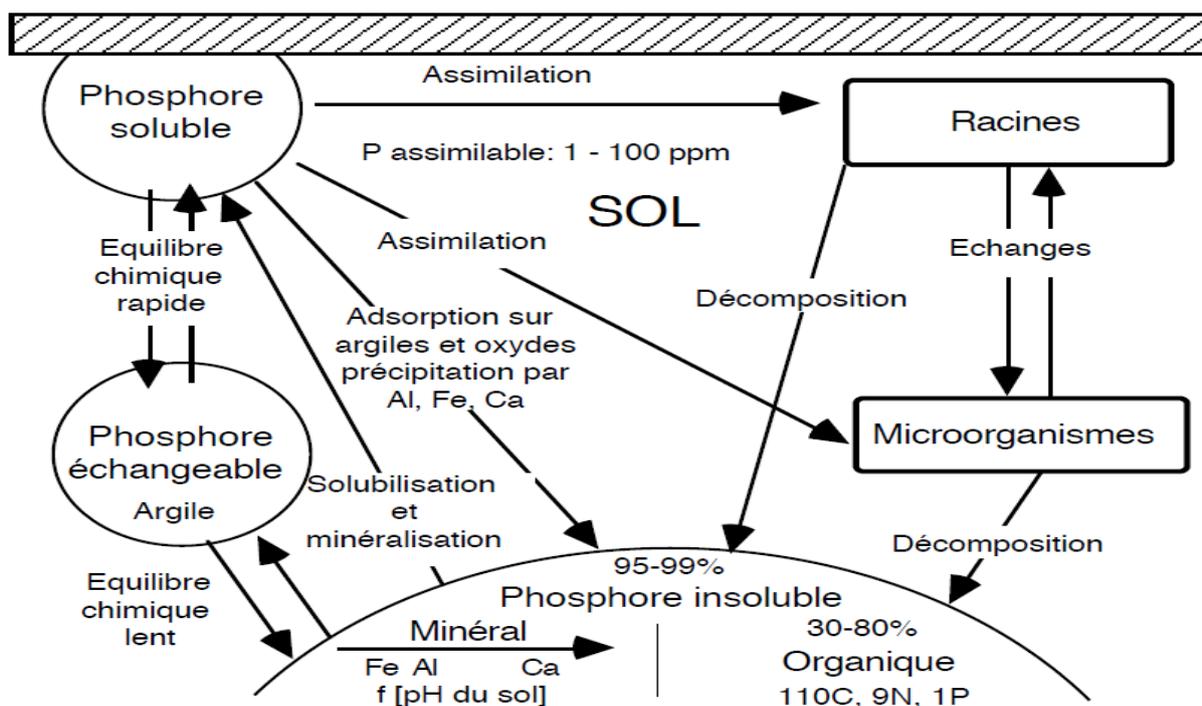
### Formes du Phosphore dans le sol :

Pour une approche écologique ou agronomique, il convient de distinguer

**Le phosphore insoluble**, non utilisable directement et qui représente entre 95 et 99 % du phosphore total  
**Sous forme minérale**: principalement fixé par le **fer** et **l'aluminium** en **sol acide** ou le **calcium** en **sol alcalin**.

**Sous forme organique** : à raison de **110 C** pour **9 N** et **1 P**. Représente entre 30 et 85 % du phosphore insoluble,

**Le phosphore soluble**, directement assimilable par les plantes ou les microorganismes



**Cycle de phosphore dans l'écosystème sol-plante**

## 1. SOLUBILISATION DU PHOSPHORE MINÉRAL

### 1.1. Solubilisation par les acides organiques

C'est le processus de solubilisation le plus important. Les **acides lactique, glycolique** ou **oxalique** par exemple solubilisent le **phosphate tricalcique**, mais les acides de **forme hydroxy** ont un pouvoir solubilisant plus important en raison de l'effet **chélateur** sur le **calcium** qui s'ajoute à l'effet de l'acidité. Par exemple, à pH 4,4, l'acide oxalique solubilise davantage de P que l'acide gluconique.

De nombreux microorganismes du sol peuvent ainsi solubiliser les phosphates insolubles: la proportion de solubilisants est plus forte dans la rhizosphère (20 à 40 %) que dans le sol non planté (10 à 15 %). Les acides organiques produits par la microflore hétérotrophe peuvent être adsorbés sur l'argile aux mêmes sites d'adsorption que le phosphore, ce qui contribue à augmenter la proportion de phosphate en solution. Une action identique est possible pour les acides organiques excrétés par la racine.

### 1.2. Solubilisation par les acides minéraux

Les bactéries chimiolithotrophes produisent des acides (**nitrique, sulfurique**) qui déplacent les ions phosphates des sels insolubles.

Dans **le procédé LIPMAN** de **fertilisation**, l'acide sulfurique, produit par oxydation du soufre élémentaire par les thiobacilles, permet la **solubilisation** du **phosphate tricalcique**.

Ce procédé est cependant peu utilisé car moins économique que les engrais habituels.

### 1.3. Solubilisation par le CO<sub>2</sub>

Bien qu'acide faible, le CO<sub>2</sub> produit par respiration microbienne ou racinaire est parfois en forte concentration dans l'atmosphère du sol (plus de 1000 fois la concentration dans l'air). L'abaissement de pH qui en résulte peut augmenter la solubilisation des phosphates.

### 1.4. Solubilisation par l'hydrogène sulfuré

En sol submergé, la réduction dissimulatrice des sulfates par les bactéries sulfato-réductrices produit des ions **HS<sup>-</sup>** qui peuvent réagir avec le fer des phosphates, en libérant de l'**acide phosphorique**. On constate en effet, que dans **ces sols** la **proportion de phosphore soluble** par rapport au **phosphore total** est **importante**.

## 2. MINÉRALISATION DU PHOSPHORE ORGANIQUE

De nombreuses bactéries **hétérotrophes** et **champignons** sont capables de minéraliser le **phosphore** sous forme de **phosphate** pour leurs synthèses et d'en libérer dans le sol. Près de **50 %** de la **microflore totale** du sol produit des **phosphatases** (glycérophosphatase, lécithinase, phytase, ribonucléase et

désoxyribonucléase). Cependant dans le sol les **composés organiques phosphorés** (phytine par exemple) sont adsorbés sur les argiles et sont alors inaccessibles à ces enzymes, qui peuvent d'ailleurs elles-mêmes être **inactivées** par adsorption sur le complexe argileux.

Il semble que pour la nutrition de la plante, l'action des phosphatases racinaires soit plus importante que celle des enzymes d'origine microbienne: l'inoculation des racines par des microorganismes actifs n'augmente pas l'activité phosphatase du système sol-plante.

### 3. IMMOBILISATION SOUS FORME ORGANIQUE

Dans l'écosystème sol-plante **la microflore totale** contient au moins autant de **phosphore** que la **végétation**. Le phosphore ainsi immobilisé est libéré et minéralisé à la mort de la cellule microbienne, mais il peut être recyclé par d'autres microorganismes sans profit pour les plantes.

### 4. OXYDATION ET RÉDUCTION DU PHOSPHORE

L'orthophosphate est la forme la plus oxydée du phosphore minéral. Certaines bactéries (*Clostridium butyricum*) peuvent réduire le **phosphate** en **phosphite** qui est lui-même assimilé et réoxydé en phosphate par d'autres hétérotrophes.