

THESE
PRESENTÉE
A L'UNIVERSITÉ D'ORLÉANS
POUR L'OBTENTION DU GRADE DE
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ D'ORLÉANS

Discipline : Sciences de l'Univers

par

Oumarou MALAM ISSA

Etude du rôle des croûtes microbiotiques dans les sols de deux écosystèmes sahéliens (jachères et brousse tigrée) au Niger : micromorphologie, propriétés physiques et biogéochimiques.

Soutenue publiquement le 18 juin 1999 devant le jury composé de :

M. Jean TRICHET	Président	Professeur, Université d'Orléans
M. Christian VALENTIN	Rapporteur	Directeur de Recherche à l'IRD, Paris
M. Lucas J. STAL	Rapporteur	Directeur de recherche NIOO, Yerseke (Hollande)
M. Alain COUTE	Examineur	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
Mme Anne FOURNIER	Examinatrice, invitée	Chargée de recherche, IRD, Orléans
M. Yves LE BISSONNAIS	Examineur	Chargé de recherche, l'INRA, Orléans
M. Jean-Claude TOURAY	École doctorale	Professeur, Université d'Orléans

"Les sols désertiques, considérés autrefois comme stériles, renferment des micro-organismes à l'état de vie active. " (page 15)

"Nous avons enregistré, avec surprise, le fait nouveau que, malgré l'extrême sécheresse des sols sahariens en été, les Algues s'y maintiennent." (page 30)

"Il est un fait, frappant au premier chef : tous ces sols sahariens renferment beaucoup d'azote nitrique." (page 31)

"C'est là un fait important qui prouve qu'il s'effectue, même dans les sols désertiques, une fixation de l'Az atmosphérique." (page 31)

"Au point de vue pratique, l'enrichissement en humus constitue, par conséquent, un desideratum particulièrement important pour la productivité des sols désertiques." (page 34)

"Il résulte de ce qui précède qu'en créant des conditions de vie optimales pour les micro-organismes du désert, on stimulerait leur activité ; par le fait, la nitrification, de même que la fixation de l'Az atmosphérique, subirait une hausse telle qu'on pourrait utiliser tous ces sols sans se servir d'engrais azotés artificiels." (page 38)

Il y a 60 ans paraissait l'ouvrage pionnier intitulé "Recherches sur la Microbiologie des sols désertiques", par

Ch. Killian et D. Fehér

qui travaillaient au Laboratoire de Biologie saharienne de la Faculté des Sciences d'Alger.

Nous leur dédions cette page, en reproduisant textuellement certaines de leurs conclusions les plus pertinentes.

Remerciements.....	5
INTRODUCTION GÉNÉRALE	8
PREMIÈRE PARTIE.....	11
RAPPELS SUR LES CROÛTES PÉDOLOGIQUES SUPERFICIELLES : DÉFINITIONS-MODES DE FORMATION-TYPOLOGIE.....	11
I. Les croûtes physiques.....	13
A. Répartition géographique.....	13
B. Typologie.....	13
B-1. Les croûtes structurales (" <i>structural crust</i> ").....	13
B-1-1. Les croûtes structurales à un seul microhorizon (ST1).....	13
B-1-2. Les croûtes structurales à deux ou trois microhorizons (ST2, ST3).....	14
B-2. Les croûtes de dépôt (" <i>depositional crust</i> ").....	14
B-3. Les croûtes d'érosion (" <i>erosion crusts</i> ").....	15
II. Les croûtes biologiques (croûtes microbiotiques).....	15
A. Répartition géographique.....	15
B. Typologie des croûtes microbiotiques.....	16
DEUXIÈME PARTIE.....	19
PRÉSENTATION DU MILIEU NATUREL ET DES SITES ÉTUDIÉS	19
PREMIER CHAPITRE : MILIEU NATUREL.....	20
I. Le cadre géologique.....	21
II. Le climat et la végétation.....	23
III. Le Cadre humain.....	24
DEUXIÈME CHAPITRE.....	25
PRÉSENTATION DES SITES ÉTUDIÉS	25
I. Les jachères.....	25
A. Les jachères anciennes.....	25
A-1. Parcelle Abdou ("AB").....	25
A-2. Parcelle Chef 1 ("CH1").....	25
A-3. Parcelle Chef 2.....	25
A-4. Parcelle Chef 3 ("CH3").....	26
A-5. Parcelle Hama ("HM").....	26
A-6. Parcelle Mali Djibo ("ML").....	26
B. Les parcelles expérimentales destinées aux mesures de ruissellement et des pertes en terres.....	26
II. La brousse tigrée (BT).....	27
A. Description d'une brousse tigrée "typique".....	27
B. Les sites étudiés dans la brousse tigrée.....	29
III. Prélèvements des échantillons.....	29
TROISIÈME PARTIE	31
CARACTÉRISTIQUES MACRO- ET MICROMORPHOLOGIQUES DES CROÛTES MICROBIOTIQUES	31
PREMIER CHAPITRE.....	33
MACRO- ET MICROMORPHOLOGIE DE LA SURFACE DES CROÛTES MICROBIOTIQUES.....	33
I. Faciès de la surface des croûtes microbiotiques observés à l'oeil nu.....	33
A. Résultats des observations <i>in situ</i>	33
B. Discussion.....	34
II. Micromorphologie et microstructure de surface des croûtes microbiotiques.....	35
A. Observations au stéréo-microscope.....	35
A-1. Méthodes d'observation.....	35
A-2. Résultats des observations.....	35
A-2-1. Les croûtes de jachères.....	35
A-2-2. Les croûtes de la brousse tigrée.....	38
A-3. Conclusion.....	39
B. Observations en microscopie électronique.....	40
B-1. Caractéristiques de la surface de croûtes observées au MEB.....	40
B-1-1. Méthodes d'observation.....	40
B-1-2. Présentation des différents faciès observés.....	40
B-1-3. Conclusions.....	44
B-2. Observations de la surface des croûtes au CryoMEBEC.....	45
B-2-1. Méthodologie.....	45

B-2-2. Résultats obtenus.....	45
B-2-3. Discussion.....	47
DEUXIÈME CHAPITRE.....	48
DÉTERMINATION DES MICRO-ORGANISMES.....	48
I. <i>Rappels sur la morphologie des cyanobactéries et des algues</i>	48
A. Les cyanobactéries.....	48
B. Les algues microscopiques.....	49
II. <i>méthodes d'observation Des organismes isolés</i>	50
III. <i>Présentation des résultats</i>	50
A. Aspect général.....	50
B. Description des différents taxons.....	51
B-1. Les espèces non hétérocystées.....	51
B-2. Espèces hétérocystées.....	56
B-3. Les chlorophycées.....	56
C. Répartition des micro-organismes dans les différentes croûtes.....	57
C-1. Jachères.....	57
C-2. Brousse tigrée.....	57
IV. <i>Discussion</i>	57
TROISIÈME CHAPITRE.....	60
CARACTÉRISTIQUES MICROMORPHOLOGIQUES DES PROFILS DE CROÛTES MICROBIOTIQUES.....	60
I. <i>Description, au microscope photonique, des profils de sols encroûtés</i>	60
A. Matériels et méthodes d'observations.....	60
B. Présentation des résultats obtenus.....	60
B-1. Echantillons de jachères.....	60
B-1-1. Parcelle A2 (jachère récente).....	60
B-1-2. Parcelle Abdou (jachère ancienne).....	61
B-1-3. Parcelle Chef 2 (jachère ancienne).....	61
B-1-4. Parcelle Chef 3 (jachère ancienne).....	61
B-1-5. Parcelle Hama (jachère ancienne).....	62
B-1-6. Parcelle J2 (jachère ancienne).....	63
B-2. Brousse tigrée.....	63
B-2-1. Site 1.....	63
B-2-2. Site 2.....	63
B-2-3. Site 3.....	64
B-2-4. Site 4.....	64
B-2-5. Site 5.....	64
II. <i>Description des profils de sols encroûtés au MEB</i>	64
A. Matériels et méthodes d'observation.....	64
B. Présentation des résultats d'observations.....	65
B-1. Les échantillons de jachères.....	65
B-1-1. Parcelle Abdou.....	65
B-1-2. Parcelle Chef 3.....	65
B-1-3. Parcelle Hama.....	65
B-2. Brousse tigrée.....	66
B-2-1. Site 2.....	66
B-2-2. Site 3.....	66
B-2-3. Site 4.....	66
C. Discussion.....	66
QUATRIÈME PARTIE.....	69
PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DES CROÛTES MICROBIOTIQUES.....	69
CHAPITRE I.....	71
MESURE COMPARÉES DE PROPRIÉTÉS PHYSIQUES D'HORIZONS ENCROÛTES ET D'HORIZONS DEPOURVUS DE CROÛTES.....	71
I. <i>Analyse granulométrique</i>	71
A. Modalités du fractionnement granulométrique.....	71
A-1. Destruction de la matière organique.....	71
A-2. Préparation de la suspension.....	72
A-3. Séparation des sables.....	72
A-4. Séparation des limons et des argiles.....	72
B. Résultats du fractionnement granulométrique.....	72
B-1. Jachères.....	72
B-2. Brousse tigrée.....	73
C. Discussion et conclusion sur la granulométrie.....	74
II. <i>Porosimétrie</i>	75
A. Méthode de la porosimétrie au mercure.....	75
A-1. Principe de la méthode.....	75
A-2. Mise en œuvre.....	75

B. Présentation des résultats	75
B-1. Volume poral total des différents échantillons.....	81
B-2. Distribution des volumes poraux	82
C. Discussion sur la porosimétrie au mercure.....	83
III. La stabilité structurale	85
A. Méthode d'étude	85
A-1. Choix des échantillons.....	85
A-2. Méthode de la mesure de la stabilité structurale	86
Echantillons	86
A-3. Description des tests de stabilité des agrégats	86
A-4. Modes d'expression des résultats des tests	88
B. Présentation des résultats	88
B-1. Distribution granulométrique des particules à l'issue des tests.....	89
B-2. Valeurs du Mean Wet Diameter (MWD) ou diamètre moyen pondéral	89
C. Discussion.....	95
IV. Rétention en eau	97
A. Méthodes des mesures	97
B. Présentation des résultats	98
C. Discussion et conclusion	98
CHAPITRE II	101
SUIVIS DES ÉTATS DE SURFACE DES SOLS ENCROÛTÉS- MESURES DE RUISSELLEMENT ET DE PERTES EN TERRES	101
I. Méthodes de mesure du ruissellement, de la pertes en terres et de suivi d'états de surface	101
II. Présentation des résultats.....	103
A. Caractéristiques des précipitations.....	103
A-1. Saison des pluies 1996	103
A-2. Saison des pluies 1997	103
B. États de surface des parcelles	104
B-1. Saison des pluies 1996.....	104
B-2. Saison des pluies 1997.....	106
B-3. Bilan des variations des états de surface.....	107
C. Résultats des mesures de ruissellement.....	111
C-1. Saison de pluies 1996	111
C-2 Saison de pluies 1997	115
D. Résultats de mesures de pertes en terres	115
D-1. Saison de pluies 1996	115
D-2. Saison de pluies 1997	115
E. Discussion	120
E-1. Le ruissellement.....	120
E-2. Les pertes en terres	121
CINQUIÈME PARTIE.....	122
CARACTÉRISTIQUES BIOGÉOCHIMIQUES DES CROÛTES MICROBIOTIQUES	122
CHAPITRE I	124
ECHANGES DE CO ₂ AU NIVEAU DES CROÛTES MICROBIOTIQUES. APPORT DE CARBONE DANS LE SOL.	124
I. Méthodes de mesures	124
A. Dispositif de mesures.....	124
B. Echantillons étudiés et modalités des mesures	125
C. Mode de Calcul du taux de fixation/production de CO ₂	126
II. PRESENTATION DES RESULTATS DE MESURES	129
A. Délai au bout duquel débute la photosynthèse	129
B. Taux de fixation de CO ₂	129
C. Taux d'émission de CO ₂	132
D. Influence de l'intensité lumineuse sur les échanges de CO ₂	133
III. Discussion	133
CHAPITRE II	136
LA FIXATION DE L'AZOTE PAR LES CROÛTES MICROBIOTIQUES.....	136
I. Méthodes de mesures	136
II. PRESENTATION DES RESULTATS DE MESURES	137
A. Temps de démarrage de la fixation	137
B. Le taux de fixation de l'azote par les croûtes	138
III. Discussion	143
CHAPITRE III.....	145
COMPOSITION CHIMIQUE DE LA FRACTION ORGANIQUE DES CROÛTES MICROBIOTIQUES ET DES HORIZONS ASSOCIÉS.....	145
I. Teneurs en carbone et en azote	145
A. Présentation des résultats	145

A-1. Données sur le carbone organique.....	145
A-1-1. Teneur en carbone organique total (COT)	145
A-1-2. Mesure du $\delta^{13}\text{C}$	148
A-2. Dosage de l'azote	148
A-3. Le rapport C/N	149
B. Discussion	149
II. Teneurs en chlorophylle.....	151
III. Dosage des sucres	152
A. Matériels et méthodes d'étude.....	153
A-1. Matériels étudiés.....	153
A-2. Méthode d'analyse des sucres neutres	153
B. Présentations des résultats.....	154
B-1. Sucres totaux	154
B-1.1. Jachères	155
B-1.2. La brousse tigrée	158
B-2. Distribution des sucres neutres	158
B-2.1. Distribution des différents sucres neutres dans les sols des jachères	159
C. Discussion.....	161
Sixième partie.....	165
DISCUSSION GÉNÉRALE.....	165
I. Introduction.....	166
II. Les croûtes microbiotiques des zones sahéliennes : Composition biologique et adaptation aux conditions de vie du milieu sahélien.....	166
III. Rôle des croûtes microbiotiques.....	167
A. Rôle des croûtes microbiotiques dans la structure du profil et dans l'accrétion des particules	167
B. Rôle des constituants organiques des croûtes dans la stabilité des agrégats et la porosité des sols	168
C. Rôle dans la stabilisation de la surface du sol vis-à-vis de l'érosion.....	169
D. Rôle des croûtes microbiotiques dans la dynamique de l'eau.....	169
D-1. Rôle des croûtes microbiotiques dans la capacité de rétention de l'eau dans les horizons superficiels du sol	169
D-2. Rôle des croûtes microbiotiques dans le ruissellement et l'infiltration de l'eau	170
E. Rôle biogéochimique des croûtes microbiotiques	171
E-1. Fixation du carbone par les cyanobactéries de croûtes.....	171
E-2. Fixation de l'azote par les cyanobactéries de croûtes	173
IV. Conclusion.....	174
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	177
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	180
PLANCHES ET ANNEXES.....	189
LISTE DES FIGURES.....	272
LISTE DES TABLEAUX	274
LISTE DES PLANCHES.....	276

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé au sein de l'UMR-6531 CNRS-Université d'Orléans. Aujourd'hui il m'est particulièrement agréable de remercier tous ceux qui ont contribué à son accomplissement.

Je souhaite remercier tout d'abord les membres du jury qui ont bien voulu juger ce travail.

Je remercie vivement M. Jean Trichet, mon directeur de thèse, de m'avoir confié ce sujet. L'accomplissement de ce travail doit beaucoup à sa disponibilité et à sa compétence basée sur une longue expérience doublée d'une grande passion pour la recherche scientifique. Il a su contribuer, avec beaucoup de patience, à tracer les grandes orientations de ce travail et à donner rigueur et lisibilité à ce mémoire. Sa bienveillance a grandement facilité le contact et les échanges avec divers laboratoires.

M. Christian Valentin s'est intéressé à mon travail de thèse du début jusqu'à la fin. Après avoir contribué à l'élaboration et au mûrissement du sujet de la thèse, ainsi qu'à la mise en place des parcelles expérimentales, il a permis mon rattachement aux programmes des départements DEC et RED de l'ex-ORSTOM (IRD), qui m'ont accordé un soutien financier. Je suis très heureux qu'il ait accepté de siéger au jury et d'être rapporteur de cette thèse. C'est avec un grand plaisir que je voudrais le remercier chaleureusement.

M. Lucas J. Stal m'a ouvert les portes de l'Institut voor Oecologisch Onderzoek (NIOO) où j'ai réalisé les mesures de fixation d'azote. Les discussions scientifiques menées avec M. Stal, lors de ses séjours à Orléans et pendant mon séjour à Yerseke, ont contribué beaucoup à ma compréhension du fonctionnement physiologique des cyanobactéries. C'est un plaisir énorme pour moi de le compter parmi les membres du jury, en tant que rapporteur de ma thèse. Je lui exprime toute ma reconnaissance. Avec lui, je remercie tous les membres du NIOO, particulièrement Barth et Ute, qui m'ont chaleureusement accueilli et ont facilité mon travail et mon séjour au sein du NIOO.

Je suis très heureux que M. Alain Couté ait accepté d'être de mon jury de thèse. Comment le remercier de sa précieuse contribution à ce travail, sans laquelle le cortège des micro-organismes des croûtes serait pour moi des filaments et des organismes coccoïdes sans nom ! Merci M. Couté de m'avoir initié à l'identification des cyanobactéries, de votre accueil lors de mon séjour à Paris et d'avoir réalisé les dessins de cyanobactéries intégrés dans ce mémoire.

Je suis très honoré que Mme Anne Fournier ait accepté de juger ce travail de thèse. Je voudrais très sincèrement la remercier de sa participation à ce jury. Sa connaissance de l'écologie du milieu sahélien met Mme Fournier particulièrement à même d'y intégrer et d'apprécier le rôle des micro-organismes des croûtes microbiotiques.

Je me réjouis de la présence dans mon jury de M. Yves Le Bissonnais, qui a toujours montré un grand intérêt pour mon travail. Il s'est toujours montré disponible pour les discussions scientifiques. C'est également un grand plaisir pour moi d'avoir en sa personne un représentant de la chaleureuse et dynamique équipe de l'INRA d'Orléans, où toutes les mesures des propriétés physiques des croûtes microbiotiques ont été réalisées. Je voudrais vivement l'en remercier.

Je remercie très sincèrement M. Jean-Claude Touray d'avoir accepté de juger ce travail. Sa connaissance et sa passion de l'environnement mettent M. Touray à même d'y intégrer et d'apprécier le rôle des croûtes microbiotiques dans un environnement de type sahélien.

Plusieurs institutions et structures de recherche ont contribué par un soutien matériel et/ou technique à la réalisation de ce travail, à savoir : l'UMR 6531-CNRS Université d'Orléans, le Projet Jachère, l'IRD (ex ORSTOM) de Niamey (Niger), le département DEC et RED de l'IRD à Paris, le Service d'Etude des Sols et de la Carte pédologique de France de l'INRA Orléans, le Laboratoire de Bioclimatologie de l'INRA Grignon, le Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, le Netherlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek Yerseke (Hollande), le laboratoire de Géochimie isotopique de l'Université Paris VI, le centre de nanoscopie de l'Université d'Orléans et le service d'analyse de l'ESEM Orléans. Je tiens à exprimer ma reconnaissance aux responsables et aux partenaires de toutes ces institutions sans la coopération de qui ce travail n'aurait pas abouti. Lors de mon séjour au sein de ces institutions j'ai côtoyé des hommes et des femmes qui ont directement contribué à ce travail. Je voudrais maintenant les remercier personnellement.

A l'UMR 6531-CNRS Université d'Orléans :

Je remercie vivement M. Jean Robert Disnar, directeur du laboratoire, de m'avoir accepté au sein de son équipe et d'avoir contribué à divers titres, administratif et scientifique, à l'accomplissement de ce travail. Il m'a suivi pas à pas et avec beaucoup de patience dans la mise en œuvre du protocole de dosage des sucres et dans la rédaction de cette partie de ma thèse. Cela m'a permis de bénéficier de sa grande compétence en géochimie organique.

Comment remercier mon codirecteur de thèse, M. Christian Défarge ? Il a suivi pas à pas la progression de ma thèse et a su m'éclairer sur les subtilités et la rigueur du travail de recherche. J'ai pu bénéficier de sa grande expérience dans le domaine de la microscopie. Merci Christian d'avoir lu et relu ce manuscrit.

C'est un grand plaisir pour moi de remercier M. Bernard Guillet, qui m'a aidé dans la réalisation de l'analyse granulométrique et le dosage du carbone isotopique. Il s'est toujours montré disponible pour les discussions scientifiques et m'a permis de disposer librement de sa riche documentation dans le domaine des sciences du sol. J'associe à ces remerciements M. André Mariotti pour l'analyse du carbone isotopique et sa contribution à la discussion des résultats.

Je tiens à remercier Fatima Laggoun-Défarge, Elisabeth Lallier-Vergès de leur aide et leur soutien dans la réalisation de ce travail, ainsi que tous les autres membres de l'UMR-6531 qui ont joué un rôle particulier dans le déroulement de ce travail : Nathalie Lotier, Marielle Hatton, Mme Rouffy, Didier Keravis, Mohamed Boussafir et Patrick Albéric.

Je voudrais faire un clin d'œil particulier à tous mes collègues et amis thésards et stagiaires de l'UMR-6531 qui m'ont si souvent aidé et avec qui j'ai passé des moments fort agréables. Merci à Sylvie, Sonia, Radia, Yoan, Hervé, Nicolas, Benoît et Michel, vous avez été tous formidables. Pour ceux qui veulent faire la traversée du désert, je leur dis faites vos sacs, le départ est imminent !

Au service d'analyse de l'ESEM, je remercie Mme Annick Gentil et au centre de nanoscopie du département de physique, Mme Annie Richard, toutes les deux pour leurs contributions précieuses et indispensables dans la réalisation des observations en microscopie électronique.

A l'INRA d'Orléans. Unité de Science du Sol, Service d'Etudes du Sol et de la Carte Pédologique de France (SESCPF) :

Je remercie très sincèrement M. Ary Bruand qui m'a permis l'accès aux énormes moyens techniques et humains dont dispose l'unité de Science du Sol de l'INRA d'Orléans. Il a su me guider dans la réalisation des mesures des propriétés physiques des croûtes.

Je voudrais remercier Isabelle Cousin de sa sympathie et de son aide scientifique particulière dans la réalisation de ce travail.

Mes très sincères remerciements vont également à Christian Lelay qui a réalisé les lames minces de sol et qui a toujours fait montre d'une grande disponibilité et sympathie vis-à-vis de moi.

Je remercie très sincèrement Hervé Gaillard de sa sympathie et d'avoir réalisé toutes les mesures de rétention d'eau et de stabilité d'agrégats.

Au laboratoire de Bioclimatologie de l'INRA de Grignon :

Je voudrais remercier très chaleureusement MM. Olivier Bethenod et Michel Chartier d'abord pour leur grande sympathie, leur accueil lors de mon séjour à Grignon et surtout pour leur collaboration scientifique et technique dans la réalisation des mesures de fixation de CO₂. Celle-ci s'est traduite par la mise au point d'un dispositif "tout simple" mais si bien adapté à l'acquisition des valeurs recherchées.

Le dispositif expérimental de mesure de fixation de CO₂ n'aurait pas été opérationnel sans l'aide très précieuse et indispensable de Robert Goujet. Il a été à mes côtés durant tout mon séjour à Grignon et a su répondre avec une grande patience à toutes mes multiples sollicitations. Je l'en remercie très chaleureusement. J'associe également tous les autres membres de cette unité fort sympathique.

A l'IRD et au Projet jachère Niamey :

Je remercie très sincèrement M. Jean Louis Rajot d'avoir supervisé les mesures de terrain et de sa très grande disponibilité, sa contribution scientifique à ce travail et son accueil très chaleureux lors de mes missions sur le terrain.

Je remercie M. François Achard de son aide précieuse dans l'organisation de la mission de terrain et d'avoir servi de lien entre nous et le Projet jachère.

Je remercie M. Maxime Banouin, Coordonnateur national du projet Jachère Niger pour sa collaboration dans mon insertion, scientifique et financière, dans le projet et dans l'organisation de la mission de terrain.

Je suis très redevable envers Soumana, Alfari, Aboubacar, Abdoulaye et Moumouni qui ont grandement contribué au travail de terrain, souvent dans des conditions difficiles.

En dehors du laboratoire j'ai côtoyé des personnes qui m'ont apporté leur soutien moral et j'aimerais maintenant les remercier. Je remercie d'abord mes amis de toujours et mes compagnons des moments difficiles M. et Mme Maï Salé Djibrillou. Je remercie mes amis Agada, Nasser, Marie, Yacouba... Un clin d'œil particulier et amical à Bruno et Laurence, Djamilla, Sandra, Gwénola, Laurence et Laurent.

Je remercie mes parents de leur soutien sans faille et de leur affection.

Enfin je remercie tous ceux qui de près ou de loin m'ont apporté leur soutien.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Une des caractéristiques du paysage sahélien réside dans la discontinuité de la végétation qu'il porte. Ce partage de la surface du sol est classiquement interprété comme une adaptation du couvert végétal à une exploitation optimale des ressources en eau disponible pour les plantes (Cornet, 1992).

Ce caractère est actuellement bien exprimé car les conditions climatiques au Sahel se caractérisent, depuis près de trois décennies, par une aridité climatique persistante marquée (1) par deux périodes de sécheresse particulièrement sévère (1972-1974 ; 1983-1985) et (2) par l'avancée du désert du Sahara. Ainsi l'isohyète 100 mm, qui marque la limite nord du Sahel, s'est déplacée vers le sud de plus de 500 km depuis 1968 (Valentin, 1994). A cette variation se sont ajoutés, durant la même période, l'allongement de la durée de la saison sèche, l'irrégularité des précipitations et l'augmentation de la fréquence des précipitations de forte intensité et des vents violents.

Ces conditions ont entraîné une baisse de la productivité, végétale et animale. Les formations végétales se contractent pour se concentrer dans des zones favorables où le relief permet la réception des eaux de ruissellement ou dans celles où le sol présente une importante capacité de stockage pour l'eau. L'exemple le plus spectaculaire de formation végétale contractée est fourni par la "brousse tigrée", paysage végétal formé par des zones nues séparant des bandes de végétation et constituant pour ces dernières un impluvium indispensable à la réception de l'eau nécessaire à la croissance des plantes qui les constituent (Galle *et al.*, 1997).

L'homme intervient sur le paysage sahélien par les pratiques agro-pastorales et l'exploitation domestique. Toutes deux accentuent l'action de l'aridité climatique. Ainsi, pour accroître la production et faire face aux besoins d'une population de plus en plus nombreuse, les surfaces cultivées ont-elles été augmentées en défrichant les zones boisées et en réduisant les surfaces, ainsi que les durées, des jachères. A cette action destructrice s'ajoute l'exploitation des réserves forestières pour les besoins énergétiques des centres urbains, qui, le plus souvent, dépassent la capacité de production des écosystèmes arborés.

Au niveau du sol, l'insuffisance des ressources en eau, combinée à la faiblesse du couvert végétal, se traduit par une modification des propriétés physiques et l'apparition de signes évidents de dégradation. Ainsi voit-on apparaître, sous l'impact des gouttes de pluie, des croûtes superficielles, dites physiques. Ces croûtes sont limitantes pour la production végétale, favorables au ruissellement et à l'érosion en nappe (Valentin, 1994). Celle-ci s'accompagne de l'élimination sélective des particules fines, qui constituent un support important pour la fertilité du sol.

Cette dégradation de la surface du sol semble cependant pouvoir connaître un frein. Lorsqu'elles ne sont pas rapidement érodées, les croûtes physiques sont, en effet, le siège d'une colonisation par des organismes microscopiques qui concourent ainsi à la formation de croûtes dites biologiques ou microbiotiques (Malam Issa, 1995). Ces micro-organismes sont autotrophes et poïkilohydriques (c'est-à-dire adaptés à l'aridité). Ils sont en état de dormance pendant les périodes de pénurie d'eau et redeviennent actifs dès les premières pluies. L'influence favorable de ces croûtes sur l'érosion du sol au Sahel a été soulignée par Barbey et Couté (1976) sur des dunes en Mauritanie et par Dulieu *et al.* (1977) sur des parcours de pâturage au Tchad.

Relever le double défi de l'augmentation de la rigueur du climat et de l'accroissement de la population au Sahel demande de comprendre la nature des mécanismes naturels actifs au sein de chaque composante de l'environnement sahélien, afin de les maîtriser et, si possible, de les exploiter. Le Projet Jachère, initié par la Conférence des Responsables de Recherche Agronomique Africains (CORAF), s'est situé dans cette optique en se donnant comme objectifs l'amélioration et la gestion des jachères en Afrique tropicale. Ce projet est exécuté par les instituts nationaux de recherche agronomique du Burkina Faso, de la Côte d'Ivoire, du Mali, du Niger et du Sénégal, sous la coordination et l'assistance technique de l'IRD (Institut de Recherche et Développement, ex ORSTOM), avec la participation du CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement). Il reçoit le

soutien financier de la Communauté Européenne. Le projet fonctionne depuis 1996. Sa première phase s'est achevée en 1999.

Notre étude s'est inscrite dans le cadre du Projet Jachère. Elle a eu pour objectif de comprendre la dynamique et les conséquences de l'installation des croûtes microbiotiques sur le fonctionnement des sols dans un environnement sahélien.

Nous avons étudié, dans l'environnement sahélien du Niger, deux écosystèmes où s'observe le développement de croûtes microbiotiques. Il s'agit :

- de jachères plus ou moins anciennes, offrant des états variés de développement de croûtes microbiotiques. Ces jachères ont été protégées contre le passage du bétail et des humains par des mises en défens.

- de la brousse tigrée, qui représente un domaine naturel à végétation contractée mais ouvert au passage des hommes et des animaux.

Le mémoire est organisé comme suit. Les données bibliographiques essentielles sur les croûtes physiques et biologiques seront rappelées dans une première partie. Une deuxième partie sera consacrée à la description du milieu naturel et des sites d'étude. La présentation des résultats acquis sera alors elle-même organisée en trois parties : la première sera consacrée à la présentation des caractéristiques macro- et micromorphologiques des croûtes microbiotiques et à leur composition biologique, la deuxième partie présentera les caractéristiques physiques de ces croûtes, tandis que la troisième partie portera sur leurs caractéristiques géochimiques et biogéochimiques. Une dernière partie sera consacrée à une discussion générale sur l'ensemble des résultats. En conclusion nous dégagerons les résultats de portée générale que notre étude nous suggère sur les rôles des croûtes microbiotiques dans le fonctionnement écologique de ces deux écosystèmes sahéliens.

PREMIERE PARTIE

**RAPPELS SUR LES CROÛTES PÉDOLOGIQUES
SUPERFICIELLES : DÉFINITIONS-MODES DE
FORMATION-TYPOLOGIE**

Trois processus majeurs sont évoqués pour la formation des croûtes : (1) la désagrégation de la structure du sol sous l'impact des gouttes de pluie, suivie, ou pas, d'une érosion éolienne ou hydrique, (2) le dépôt de particules par décantation et (3) la colonisation du sol par des micro-organismes. A travers le jeu de ces processus se forment deux types majeurs de croûtes :

les croûtes physiques (fig. 1), dont la formation résulte, dans un premier temps, de l'action érosive des gouttes de pluies, suivie éventuellement par d'autres processus physico-chimiques comme le dépôt des particules par décantation ou des phénomènes de précipitation chimique ;

les croûtes biologiques (fig. 2 et 3), complexes organo-minéraux dont le processus de formation résulte essentiellement de la colonisation du sol par des micro-organismes, lorsque les conditions de vie s'y prêtent.

Généralement les croûtes biologiques s'installent à la surface de croûtes physiques. C'est le cas, notamment, dans la brousse tigrée au Niger (Malam Issa, 1995).

I. LES CROÛTES PHYSIQUES

A. Répartition géographique

Les sols des régions arides et semi-arides du globe sont les plus exposés aux phénomènes physiques d'encroûtement, à cause du faible taux de recouvrement végétal, de la fréquence des pluies de forte intensité, de la rapidité de la dessiccation de la surface, de la longueur des périodes de sécheresse, et de la faible teneur en matière organique des sols (Valentin, 1994). Dans les régions tropicales humides, des phénomènes d'encroûtement peuvent également apparaître lorsque le sol demeure nu à la suite d'un défrichement, après les récoltes ou au début d'une mise en jachère. Dans les régions tempérées la formation de croûtes physiques est essentiellement liée aux pratiques culturales dans des sols de faible stabilité structurale.

D'une manière générale, si le développement des croûtes est un phénomène naturel, il est, dans bien des cas, accentué par les activités humaines (pratiques culturales, circulation des animaux).

B. Typologie (fig. 1)

La typologie des croûtes physiques est basée sur des critères macromorphologiques et micromorphologiques. Il existe, pour les croûtes physiques, une typologie complète que l'on doit, en grande partie, aux travaux de Valentin et Bresson (1992), basés sur l'étude de 400 lames minces de plus de 100 sols différents.

On distingue trois groupes de croûtes physiques : les croûtes structurales, les croûtes de dépôt et les croûtes d'érosion.

B-1. Les croûtes structurales ("*structural crust*", fig. 1)

Elles se forment par une réorganisation *in situ* de particules détachées préalablement sous l'impact des gouttes de pluie. Trois sous-groupes de croûtes structurales peuvent être distingués en fonction du nombre et de la nature des microhorizons reconnaissables dans ces croûtes (Valentin, 1994). Ces trois sous-groupes sont eux-mêmes subdivisés en plusieurs types, caractérisés, chacun, par son mode de formation.

B-1-1. Les croûtes structurales à un seul microhorizon (ST1)

Elles comprennent les trois types suivants :

- Les croûtes de désagrégation, qui se forment sur des sols limoneux par éclatement des agrégats ou microfissuration du sol. L'éclatement des agrégats est dû à l'action compressive de l'air emprisonné dans les pores du sol (Boiffin, 1986 ; Norton, 1987 ; Le Bissonnais, 1990). La microfissuration est due au gonflement-rétrécissement des argiles lié à la répétition de cycles d'humectation et dessiccation (Valentin, 1981 ; Le Bissonnais, 1990). Elles sont constituées d'une couche fine au sein de laquelle on note, du bas vers le haut, une diminution de la taille des agrégats et, corrélativement, une diminution de la taille des pores.

- Les croûtes de coalescence, résultant de la coalescence des agrégats superficiels sous l'impact des gouttes de pluie. Elles se forment sur des sols déjà humides. Il s'en suit une compaction graduelle liée à une déformation en milieu plastique. Ces croûtes sont généralement épaisses (> 10 mm) et possèdent des pores dont les contours s'arrondissent du bas vers le haut de la croûte (évolution vers une forme vésiculaire).

- Les croûtes d'illuviation, résultant de l'érosion progressive des agrégats et de l'illuviation des particules fines ainsi libérées, dans des conditions de stabilité générale relative du sol (Bresson et Cadot, 1992). Dans ce genre de croûtes des amas de particules fines remplissent les pores situés entre les agrégats.

B-1-2. Les croûtes structurales à deux ou trois microhorizons (ST2, ST3).

Elles diffèrent essentiellement des croûtes structurales à un microhorizon (ST1) par une organisation résultant d'un tri granulométrique vertical, aboutissant à la différenciation de plusieurs microhorizons. Elles comprennent les deux types suivants :

- Les croûtes de tamisage, se formant sur sols sableux. Leur constitution débute d'abord par la formation de micro-cratères sous l'impact de gouttes de pluies, qui opèrent un effet de tamis sur les particules du sol. Ainsi trouve-t-on les particules fines au fond des micro-cratères, où elles sont entraînées, surmontées par des particules grossières. La coalescence des micro-cratères aboutit, de proche en proche, à la formation de croûtes de tamisage, qui sont constituées, dans la majorité des cas, par deux microhorizons, l'un, supérieur, riche en éléments grossiers, l'autre, sous-jacent, riche en particules fines (microhorizon plasmique) lessivées à travers le matériau grossier.

Les croûtes de tamisage à trois microhorizons représentent le stade ultime d'évolution de ces croûtes. On a alors une organisation comprenant trois microhorizons, l'un supérieur à structure lâche et contenant les éléments plus grossiers, l'autre sous-jacent à structure plus compacte et contenant des éléments plus fins, reposant sur un troisième microhorizon contenant une forte proportion d'éléments encore plus fins.

- Les croûtes gravillonnaires ("*pavement crust*", fig. 1). Elles représentent une variante des croûtes de tamisage à trois microhorizons, desquelles elles dérivent. Elles se distinguent par la présence, dans les couches supérieures, d'éléments dont la taille va de celle des gravillons jusqu'à celle des galets, une épaisseur de la couche fine plasmique plus marquée et par un développement très net de la porosité vésiculaire.

B-2. Les croûtes de dépôt ("*depositional crust*", fig. 1)

Elles se forment par dépôt de particules transportées par un courant de faible vitesse ou par décantation de particules en suspension dans les flaques d'eau après la pluie. Elles comprennent elles-mêmes deux sous-types principaux de croûtes : les croûtes de décantation et les croûtes de ruissellement (Valentin, 1994).

- Les croûtes de décantation ("*deposition in still water*", fig. 1) se forment par décantation de particules dans l'eau au repos. On observe un tri des particules inverse de celui rencontré dans les croûtes de tamisage. Les argiles sont au sommet tandis que les sables se trouvent à la base. En séchant, ces pellicules se fendent, se craquellent et produisent des structures de desquamation.

- Les croûtes de ruissellement ("*deposition in running water*", fig. 1) se forment dans des zones de ruissellement et pouvant éventuellement recouvrir des croûtes structurales formées avant l'apparition du ruissellement. Elles sont constituées par une alternance de lits très compacts de sables et d'argiles (Boiffin et Bresson, 1987). Une porosité vésiculaire se développe au sein de ces croûtes, sous l'influence de l'échappement de l'air emprisonné dans un milieu déformable (Valentin, 1994). Cette porosité est non fonctionnelle pour l'infiltration.

B-3. Les croûtes d'érosion ("erosion crusts", fig. 1)

Elles se forment par l'érosion des deux premiers types de croûtes (croûtes structurales ou croûtes de dépôt), en général aux dépens des croûtes de type ST1, ST2 ou ST3. Elles consistent, en général, en une seule couche, rigide, peu épaisse, lisse, et riche en particules fines.

- dans le cas où la croûte d'érosion se forme à partir de ST1 (croûte de désagrégation ou de coalescence), les produits de la désagrégation se déposent dans des microflaques. Par la suite les microflaques deviennent coalescentes et s'anastomosent. Le ruissellement se généralise, entraînant sur de grandes distances les produits de la désagrégation. La surface devient alors lisse et apparaît constituée d'éléments fins, compactés, formant ainsi une croûte d'érosion.

- dans le cas où la croûte d'érosion se forme à partir de ST2 ou ST3 (croûtes de tamisage), le vent et le ruissellement superficiel peuvent évacuer les éléments grossiers, mettant ainsi à nu la couche plasmique qui se transforme en une croûte d'érosion (Valentin, 1994).

II. LES CROÛTES BIOLOGIQUES (CROÛTES MICROBIOTIQUES)

A. Répartition géographique

Les croûtes microbiotiques couvrent de vastes surfaces du globe. Mais c'est principalement dans les écosystèmes semi-arides, arides et désertiques qu'elles se développent de façon remarquable.

Sur le continent africain les régions concernées sont : le Sahel, du Cap Vert (Reynaud et Roger, 1981) au Tchad (Dulieu *et al.*, 1977), en passant par le Sénégal (Reynaud, 1987), la Mauritanie (Barbey et Couté, 1976) et le Niger (Malam Issa, 1995), la savane du Nord Nigeria (Isichei, 1980) et les déserts du Namib (Lange *et al.*, 1994) et du Kalahari (Skarpe et Henrikson, 1987) en Afrique australe.

Sur le continent américain les croûtes microbiotiques sont bien représentées dans le Grand Bassin (Utah ; Skujins et Klubek, 1978 ; Flechtner et Johansen, 1994), sur le Plateau du Colorado (Belnap et Gardner, 1993), dans les Bassins de Colombia, du Nevada et de Uintah (Ashley *et al.*, 1985), dans l'Arizona (Mayland et MacIntosh., 1966 ; Macgregor et Johnson, 1971 ; Brotherson et Rushforth, 1983), le sud du Nouveau Mexique (Shields *et al.*, 1957 ; Hartley et Schlesinger, 1994) et dans l'Idaho (Brock, 1975).

Au Proche Orient les croûtes microbiotiques ont été observées sur des dunes de sable des déserts du Sinaï et du Negev (Yair, 1990 ; Lange *et al.*, 1992 ; Verrecchia *et al.*, 1995 ; Zaady *et al.*, 1998), et en Asie centrale et mineure dans le Takyr (Novichkova-Ivanova, 1972), et sur le Plateau de Lanzhou, en Chine (Reynaud et Lumpkin, 1988).

Les croûtes microbiotiques sont également bien représentées en Australie (Rogers et Lange, 1966 ; Eldridge, 1993 ; Eldridge et Greene, 1994 a ; O'Neill, 1994).

On connaît également des croûtes microbiotiques dans des environnements périglaciaires de hautes latitudes, par exemple en Antarctique (Cameron, 1969) et en Arctique (dans les îles de la Reine Elisabeth ; Bliss et Svoboda, 1984), ou de hautes altitudes, par exemple dans les montagnes andines au Venezuela sur des sols paramo situés entre 3700 à 4700 m (Pérez, 1997).

Des croûtes microbiotiques ont également été décrites, en zone tempérée, par exemple à la surface de dunes des zones côtières en Hollande (De Winder, 1990 ; Pluis et Boxel, 1993).

B. Typologie des croûtes microbiotiques

Les croûtes microbiotiques se constituent essentiellement à partir de populations de cyanobactéries, accompagnées d'algues vertes, de lichens et de bactéries, accessoirement, de diatomées et d'hépatiques. La nomenclature et la typologie de ces croûtes sont principalement basées sur leur composition biologique.

Les termes de croûtes biologiques (Skujins, 1984), croûtes cryptogamiques (Skujins, 1984), microflorales (Loope et Gifford, 1972), microphytiques (Cameron, 1978; West, 1990), organogéniques (Evenari, 1985, cité par West, 1990 ; Lange *et al.*, 1992) ou microbiotiques (Eldridge et Greene, 1994a), employés de façon équivalente, soulignent la part de la composante biologique de la croûte, notamment par opposition aux croûtes physiques. Le terme de tapis algaire ("*algal mats*" ; Isichei, 1980 ; Stewart *et al.*, 1978) souligne la similitude des croûtes pédologiques microbiotiques avec les tapis microbiens, associations organo-minérales impliquant des micro-organismes benthiques, dans les domaines sédimentaires superficiels (Bauld, 1984).

Le terme de croûtes microbiotiques, qui prend en compte l'ensemble des micro-organismes présents en association intime avec des particules du sol, nous semble le plus adapté pour désigner les croûtes biologiques pédologiques.

Cameron et Blank (1966) ont distingué trois types de croûtes microbiotiques en se fondant à la fois sur la topographie du substrat qu'elles recouvrent et sur leur composition biologique. Le premier type se rencontre dans des zones légèrement déprimées. Les croûtes biologiques sont alors associées à des croûtes physiques se formant par décantation des particules dans la partie déprimée ("*depositional crust*", fig. 1). Ces croûtes sont constituées par l'association de micro-organismes et de fines particules minérales. Elles forment, en cas d'assèchement, des structures de dessiccation (squames, polygones de dessiccation...). Le deuxième type de croûtes microbiotiques apparaît à la surface de sols à microtopographie faible. Les croûtes sont constituées de cyanobactéries et d'algues. Pendant la saison sèche, une couleur rougeâtre, noirâtre ou brunâtre, se développe à la surface de ces croûtes. C'est le type de croûte microbiotique le plus apparent. Le troisième type apparaît sur des sols stables à microtopographie relativement contrastée. Les constituants biologiques sont des algues ou des lichens dont l'extension verticale peut dépasser 10 cm au-dessus de la surface du sol.

West (1990) identifie deux types de croûtes en fonction de la taille des organismes présents : les croûtes thallophytiques, constituées d'organismes visibles à l'oeil nu (mousses, lichens et autres bryophytes) et les croûtes microscopiques, abritant des organismes non visibles à l'oeil nu (cyanobactéries, algues, champignons et bactéries).

Greene *et al.* (1990) ont, quant à eux, subdivisé les croûtes microbiotiques en trois catégories : les surfaces "cryptogamiques marginales", contenant des organismes de petite taille (diamètre inférieur à 2 mm), assurant un faible recouvrement du sol et représentant probablement la première forme d'occupation d'un sol nu, les "surfaces cryptogamiques lisses", caractérisées par la régularité de leur surface, et les surfaces "cryptogamiques irrégulières", à surface bosselée et dont l'extension verticale des microreliefs peut atteindre 10 mm (elle est en général de 5 mm).

Eldridge et Greene (1994a), enfin, ont proposé un système de classification plus complet que les précédents, basé sur la composition biologique et la qualité du substrat (microtopographie, stabilité et état hydrique du substrat). Ces auteurs distinguent (fig. 3) : les croûtes hypermorphes, constituées par des mousses et des bryophytes, souvent en association avec des algues, et dont les thalles s'élèvent au-dessus de la surface du sol. Ces croûtes sont fréquentes dans les paysages stables à micro-relief élevé et dans des micro-environnements humides ; les croûtes périmorphes, contenant essentiellement des lichens se développant au ras de la surface du sol, dans des régions à faible micro-relief ; les croûtes cryptomorphes,

abritant en majorité des cyanobactéries associées à des microalgues et des champignons. Ces organismes vivent au sein du sol et ces croûtes se développent dans les parties plates des paysages.

En définitive, il n'existe pas de typologie bien définie pour les croûtes microbiotiques. Les différentes typologies proposées par divers auteurs ainsi que les critères ayant servi à leur définition celles-ci sont loin de faire l'objet d'un accord unanime.

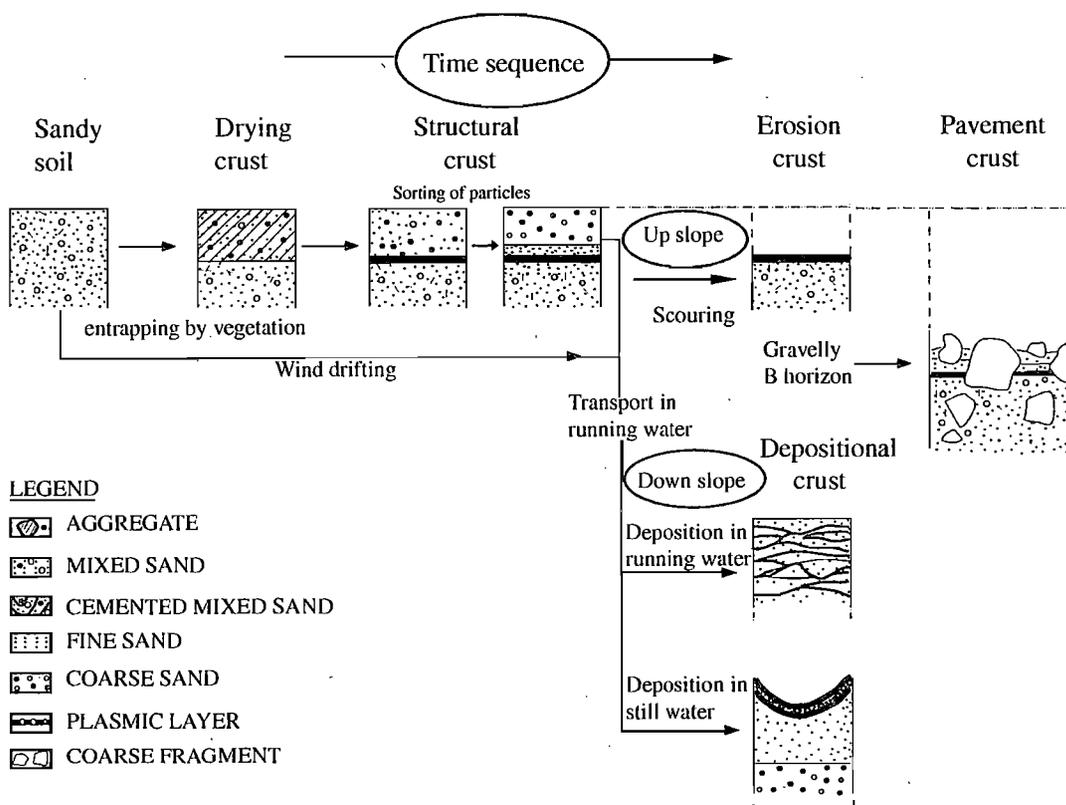


Fig.1 : Organisation de croûtes physiques, dans le temps et dans l'espace (d'après Bresson et Valentin, 1990)

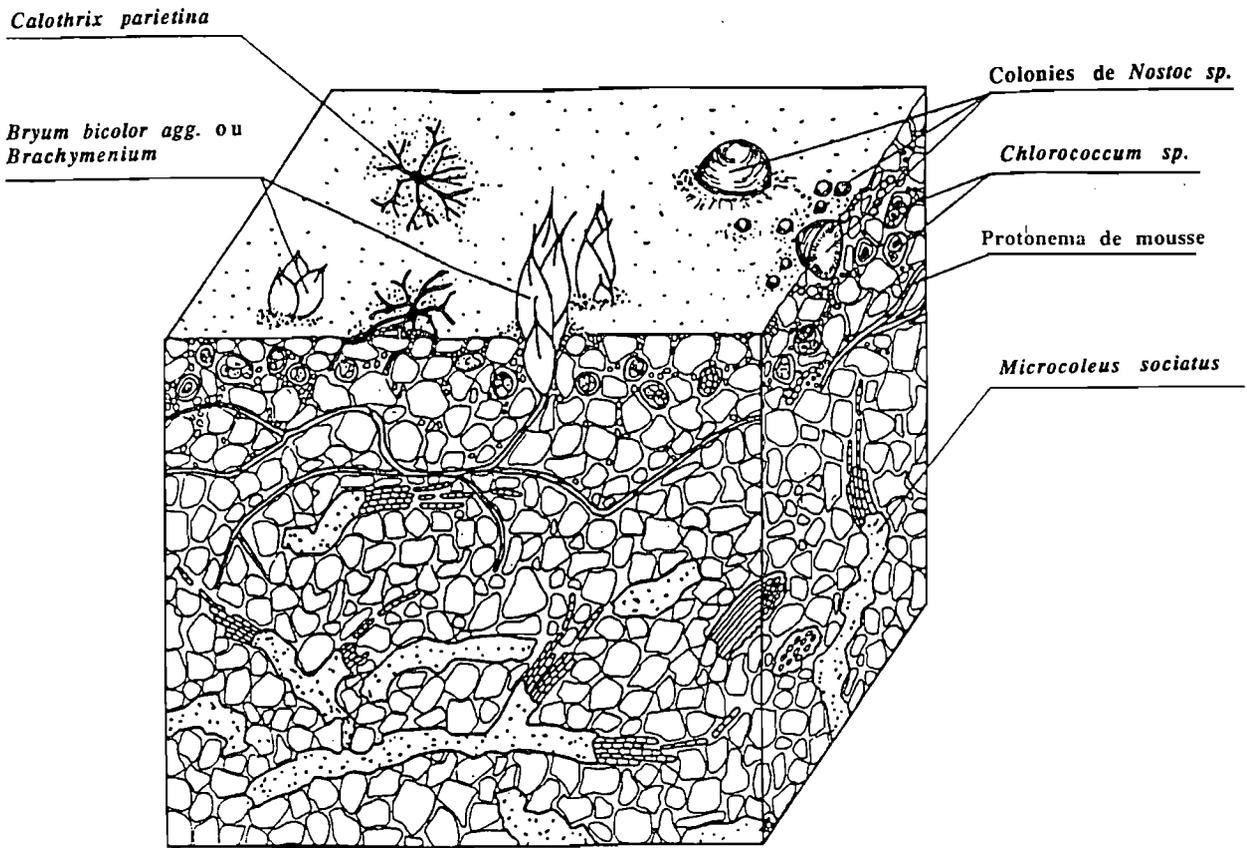


Fig.2 : Représentation schématique d'une croûte microbienne (d'après Lange *et al.*, 1992)

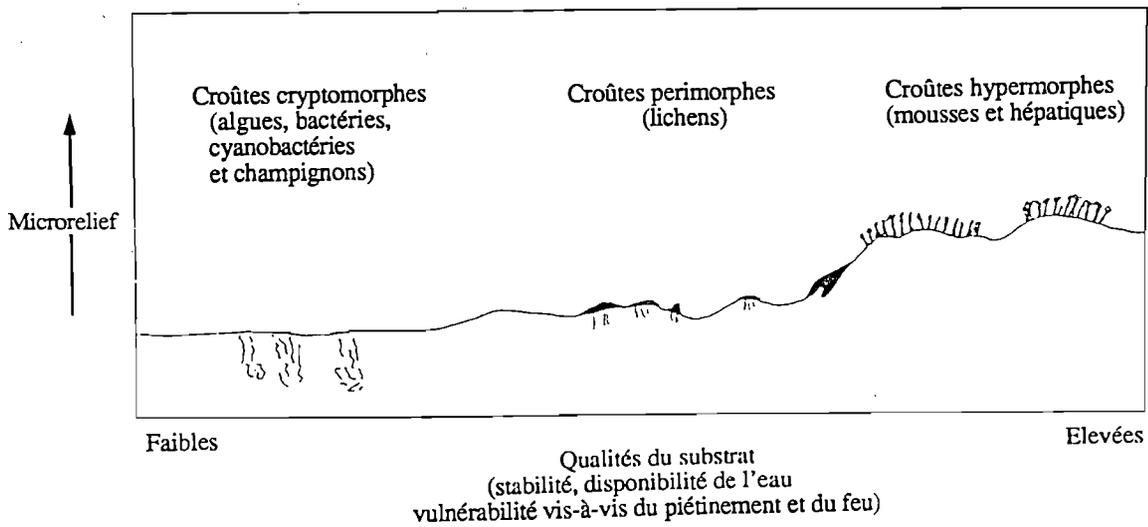


Fig.3 : Variétés des surfaces recouvertes par des croûtes microbiennes (d'après Eldridge et Greene, 1994)

DEUXIEME PARTIE

**PRÉSENTATION DU MILIEU NATUREL ET DES SITES
ÉTUDIÉS**

PREMIER CHAPITRE : MILIEU NATUREL

Le milieu naturel étudié appartient à la partie occidentale du Niger, en domaine sahélien, entre 2°39 et 2°48 de longitude Est et 13°31 et 13°40 de latitude Nord (fig. 4). Les sites expérimentaux se trouvent à l'est du fleuve Niger, à 70 km au NE de Niamey, près du village de Banizoumbou (fig. 4).

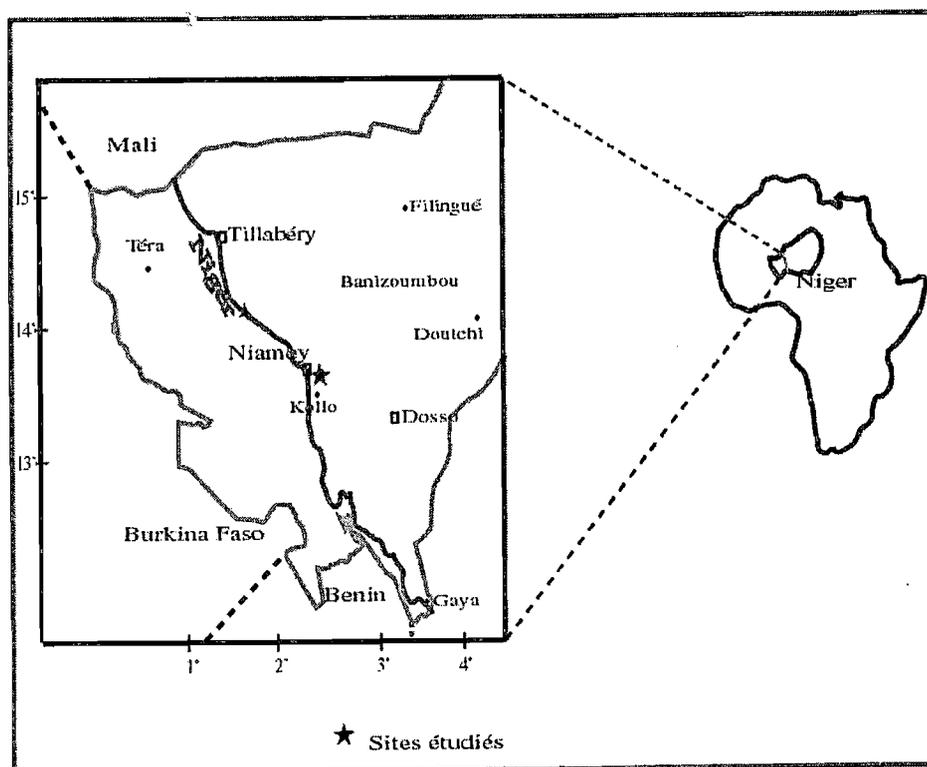


Fig. 4 : Carte de localisation des sites étudiés, au Niger.

I. LE CADRE GÉOLOGIQUE

Les formations géologiques du Niger occidental sont constituées de deux grands ensembles qui affleurent de part et d'autre du fleuve Niger (fig. 5 ; Dubois *et al.*, 1978 ; Ambouta, 1997).

A l'ouest, le socle Précambrien affleure dans le Liptako-Gourma. Il contient des roches volcano-sédimentaires métamorphisées, percées par des intrusions de granites syntectoniques et des batholites de granites alcalins (Ambouta, 1984). Les produits d'altération de ces roches forment une lithomarge épaisse d'environ 20 m (Dubois *et al.*, 1978).

A l'est, les formations sédimentaires du bassin des Iullemeden (fig. 5), formées par une alternance de séries marines (Cambrien-Carbonifère inférieur, Crétacé supérieur) et de séries continentales (Carbonifère supérieur-Crétacé moyen = Continental intercalaire, Eocène inférieur-Pliocène = Continental terminal; Kilian, 1931). Cette ultime série continentale remblayant le bassin des Iullemeden est formée de grès argileux à kaolinite et de niveaux riches en oolithes ferrugineuses. Vers l'ouest, le Continental terminal repose en transgression sur la lithomarge du socle Précambrien.

Au Néogène supérieur, les formations gréseuses du Continental terminal et les altérites à la surface du socle ont subi un aplanissement général conduisant au développement d'un vaste plateau (Ambouta, 1997).

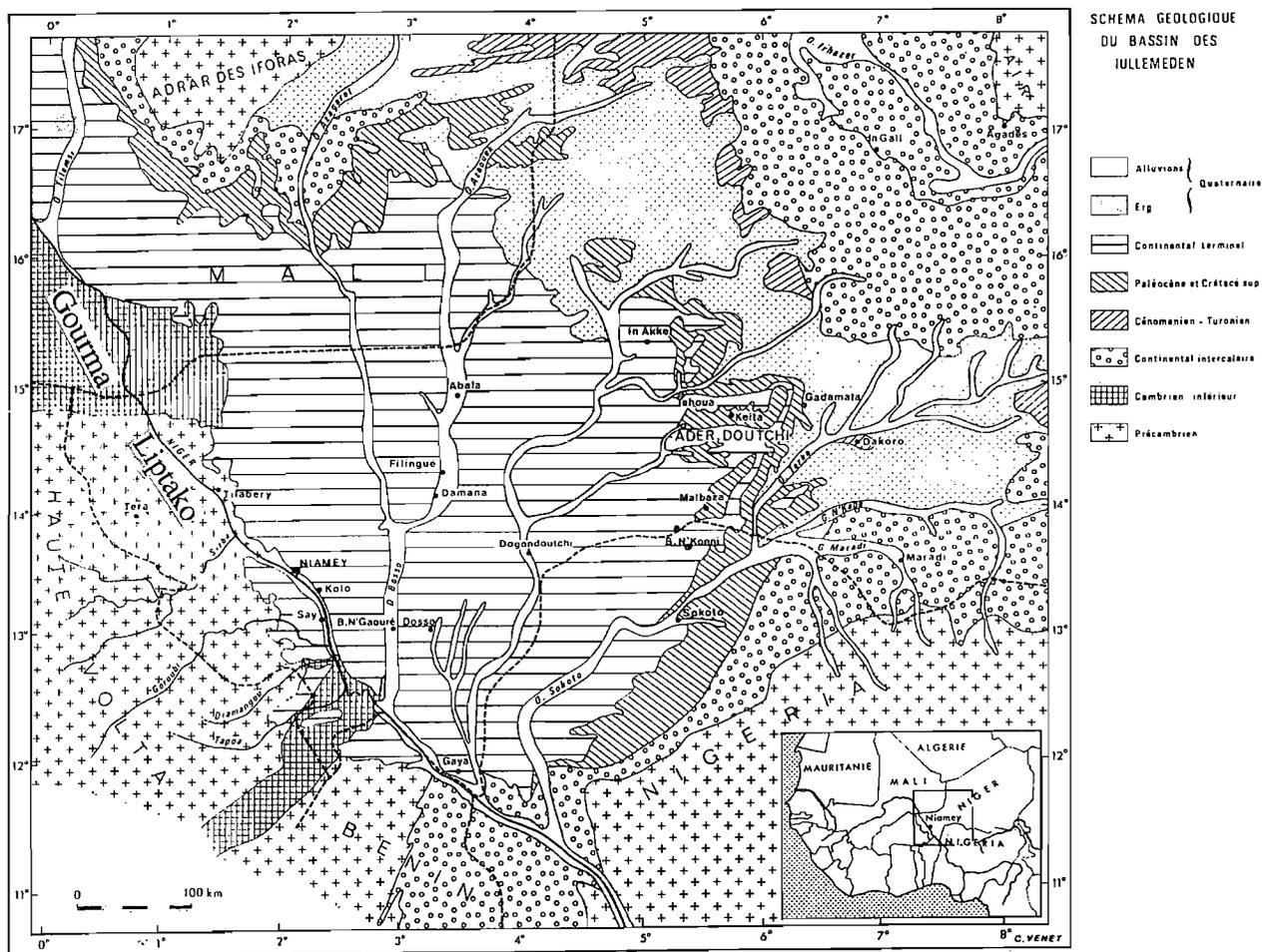


Fig. 5 : Formations géologiques du Niger occidental. (d'après Greigert *et al.*, 1966).

Au cours du Quaternaire, l'érosion par les cours d'eau a donné au paysage son modelé actuel. Celui-ci intègre les trois unités suivantes (fig. 6) :

(1) des résidus de plateaux cuirassés : vestiges du vaste plateau modelé au Néogène, ils offrent des surfaces de très faible pente (moins de 1 ‰), dont les contours sont bien marqués et le sommet armé par une cuirasse latéritique. Du point de vue hydrologique, ces plateaux fonctionnent comme des unités de bassins versants indépendantes des autres unités du paysage. Ils portent des domaines non cultivés, occupés par la brousse tigrée. Les bandes de végétation constituent des zones d'infiltration alimentées par les zones nues où sont reçues des eaux de pluie et de ruissellement (Galle *et al.*, 1997).

(2) une "jupe" sableuse : située en contrebas du plateau, elle est constituée par un placage de sable rouge, d'origine éolienne (le sable ayant été emprunté à un ancien erg, selon Ambouta *et al.*, 1996). Cette jupe sableuse a une faible pente, de l'ordre de 2 à 5 ‰, et elle est limitée vers le bas par une zone de replat où, après une pluie, l'eau stagne pendant un à deux jours. Cette zone, appelée localement "bagou", constitue le premier exutoire du système hydrologique. La jupe sableuse est séparée du plateau par un talus plus ou moins marqué.

(3) des vallées ou des bas-fonds : situés en contrebas du plateau, ils représentent le vestige de cours d'eau quaternaires. Leur pente est douce, de l'ordre de 3 à 5 ‰. Ils intègrent des bombements sableux représentant des dépôts alluviaux et colluviaux d'anciens cours d'eau et des sables éoliens piégés au cours des phases climatiques sèches. Ces bombements sableux, séparés entre eux par des loupes d'érosion, représentent les meilleures terres de culture (mil, haricot). Pendant la saison des pluies, le fond des vallées est le siège d'écoulements temporaires donnant lieu à la formation de mares isolées appelées "bargou". Ces zones, où l'eau s'accumule pendant quelques mois, représentent l'exutoire principal du système hydrologique.

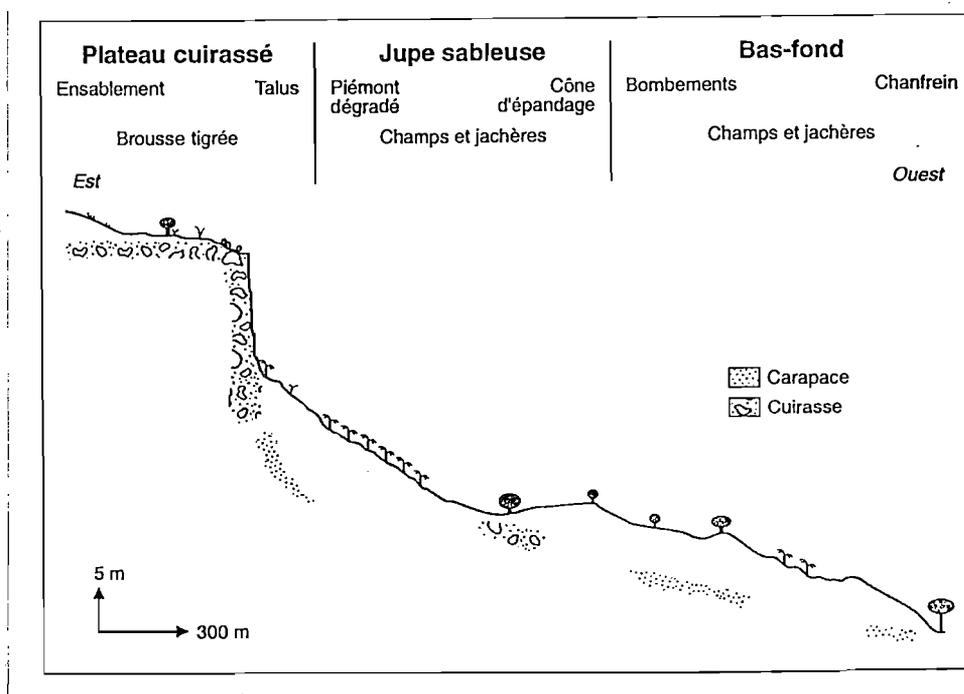


Fig. 6 : Principales unités géomorphologiques du paysage de Banizoumbou. (d'après Courault *et al.*, 1990).

II. LE CLIMAT ET LA VÉGÉTATION

Le climat est du type sahélo-soudanais, avec une saison de pluies estivale d'environ 4 mois (de juin à septembre) succédant à une longue saison sèche hivernale durant environ 8 mois (d'octobre à mai).

Les vents : d'octobre à avril prédominent des vents secs de NE et d'E, l'harmattan ou alizé continental. Ces vents sont responsables du dépôt d'une quantité importante de particules terrigènes. A partir du mois de mai ce sont les masses d'air océaniques du sud et sud-ouest qui prédominent (mousson). L'installation de la saison de pluies accompagne le déplacement de la zone de contact entre la masse d'air sec septentrional et la masse d'air humide méridional (front intertropical, FIT). Ce sont les zones situées au sud du FIT qui sont arrosées par les pluies.

Les précipitations : la moyenne des précipitations annuelles calculée sur 80 ans est de 560 mm (Ichaou et d'Herbès, 1997), ce qui, d'après les critères d'aridité définis par Le Houerou (1970) sur la base des précipitations annuelles, classe cette zone parmi les zones arides du globe.

L'analyse des précipitations des 25 à 30 dernières années montre une tendance à une diminution régulière des précipitations, doublée d'une augmentation de la variabilité interannuelle. Par exemple, la moyenne annuelle des précipitations a été de 425 mm en 1992, 512 mm en 1993, 672 mm en 1994 et 537 mm en 1995 (Galle *et al.*, 1997). Les valeurs mesurées dans le cadre de cette étude, en 1996 et 1997, ont été respectivement de 529 mm et 534 mm. Le maximum de précipitations a été observé au mois d'août. Les précipitations se manifestent sous forme d'averses de forte intensité. Les durées entre deux averses successives ont été relativement courtes (3 à 5 jours en moyenne). Les pluies d'intensité moyenne maximale supérieure à 46 mm/h sur 5 mn représentent environ 25 % (Léonard et Rajot, 1998).

Le terroir de Banizoumbou est situé dans une zone qui se caractérise actuellement par une aridité climatique doublée d'une variabilité spatiale et interannuelle.

L'évapotranspiration : elle est nettement supérieure (3300 mm/an) aux précipitations annuelles. Les valeurs maximales sont généralement observées au mois de mai (238,4 mm), et les plus faibles au mois de décembre (163,5 mm).

La végétation : la végétation est constituée par une savane arbustive composée des deux espèces arborées communes *Guiera senegalensis* et *Combretum micranthum* et, de façon variable, de *Combretum nigricans*, *Combretum glutinosum*, *Prosopis africana*. Ces espèces sont accompagnées d'un tapis herbacé dominé par des plantes annuelles dont *Zornia glodichiata*, *Ctenium elegans*, *Microchloa indica*, *Cyanotis lanata*, *Sida ovata*, *Pennisetum pedicellatum*, *Fimbristylis sp.*, *Schizachyrium exile*, *Waltheria indica*, *Digitaria horizontalis*, *Borreria radiata*, *Brachiaria distichophylla*, et pérenne dont *Andropogon gayanus*.

La répartition de la végétation est fonction des facteurs climatiques mais également des facteurs édaphiques (stock hydrique du sol) et de la pression anthropique.

Les zones végétalisées non cultivées sont représentées par les jachères, la végétation des zones en cuvette, favorables à une accumulation de l'eau, et les bandes de la brousse tigrée. Dans les champs cultivés le taux de couverture végétale est quasiment nul en dehors de la période de levée de culture. La végétation est également absente des loupes d'érosion, fréquentes dans la zone.

L'augmentation des besoins de la population (bois, surfaces cultivables...) entraîne une exploitation abusive des réserves forestières et la réduction des surfaces, ainsi que de la durée, des jachères. Il en résulte une diminution généralisée de la couverture végétale.

III. LE CADRE HUMAIN

Le terroir de Banizoumbou couvre environ 80 km². Il est exploité par 84 ménages regroupant en moyenne 10 personnes (De Rouw, 1998). L'activité principale est l'agriculture, pratiquée par 85 à 90 % de la population. C'est une agriculture extensive, sans usage de la culture attelée ni de l'engrais. Pour maintenir et améliorer la fertilité des sols, les agriculteurs ont recours à une pratique traditionnelle d'exploitation de terres au Niger, la mise en jachère, c'est-à-dire un abandon cultural pendant des durées de temps variables (jusqu'à 20 ans). Cette pratique est en net recul avec la croissance démographique. En 1950 les cultures représentaient 20 % de la surface du terroir, elles en occupent aujourd'hui plus de 70 % (Léonard et Rajot, 1998). Cette augmentation des cultures s'est faite au détriment des terres de réserve que sont les jachères.

L'élevage représente la deuxième activité de la population. Les champs mis en jachère et les plateaux cuirassés sont les lieux de pâturage des animaux pendant la saison des pluies. Après les récoltes les espaces pâturés s'étendent aux champs cultivés. Cette activité est pratiquée par 10 à 20 % de la population, appartenant en majorité à l'ethnie peul. L'association de l'élevage et de l'agriculture chez ces populations permet d'obtenir les meilleures terres de culture. En effet, pendant une année (ou plus), le parcage des animaux se fait à proximité des habitations sur une portion de champ cultivé. L'année suivante l'occupation par les animaux et les habitations est transférée sur une autre portion du champ et l'emplacement initial est mis en culture. Les déchets ménagers et les fumures organiques laissés par les animaux contribuent ainsi à la fertilité du sol de ces emplacements.

En définitive, la région de Banizoumbou est située dans un contexte de zone aride. La population qui y vit, à l'image de la plupart des populations sahéliennes, a pour activités principales l'agriculture et l'élevage. L'amélioration de la fertilité des sols est une préoccupation majeure de ces populations. Cependant, les moyens utilisés demeurent traditionnels et sont constamment mis à l'épreuve par la tendance à l'aridification, la variabilité climatique et l'accroissement de la population.

DEUXIÈME CHAPITRE PRÉSENTATION DES SITES ÉTUDIÉS

Les échantillons étudiés proviennent de deux sites différents : les jachères et la brousse tigrée.

Le choix des parcelles au sein des sites a été mené avec le souci de représenter des états variés de développement des croûtes microbiotiques.

I. LES JACHÈRES

Dans le cadre de cette étude nous avons disposé de 6 jachères anciennes (3-7 ans) et d'une jachère récente (1 an). Les jachères anciennes ont été choisies pour rendre compte de la dynamique d'installation à long terme des croûtes microbiotiques. La jachère récente a été retenue pour rendre compte de la dynamique à court terme. Des parcelles expérimentales ont été installées sur une des jachères anciennes et sur la jachère récente afin de mesurer le ruissellement et les pertes en terres et observer l'évolution des états de surface.

A. Les jachères anciennes (tableau 1)

A-1. Parcelle Abdou ("AB")

Cette parcelle est située dans une zone en dépression et mise en défens depuis 3 ans.

Les croûtes couvrent la surface de façon irrégulière. Elles sont rouges au milieu de la dépression et noires à la périphérie.

La surface présente un couvert végétal dense composé de très grands arbustes (surtout *Combretum micranthum*).

A-2. Parcelle Chef 1 ("CH1")

Cette parcelle correspond à une jachère âgée de 4-5 ans. Elle est placée sur une portion de l'unité géomorphologique appelée plus haut "jupe sableuse" (fig. 6).

Les croûtes microbiotiques sur cette parcelle sont rouges à noires et rugueuses. Elles recouvrent partiellement la surface du sol.

La végétation est dominée par *Guiera senegalensis* accompagné d'une graminée *Aristida longiflora*.

A-3. Parcelle Chef 2

Cette parcelle correspond à une jachère de 6-7 ans située dans une zone en dépression entre deux dunes de sables supportant respectivement les parcelles Chef 1 et Chef 3 (voir ci-dessous).

Les croûtes de surface sont lisses et couvrent de façon homogène la surface du sol. A l'état sec elles sont rouges et montrent des structures de dessiccation. Pendant la saison des pluies les croûtes sont reconnaissables à leur couleur verte.

Les espèces ligneuses sont dominées par *Guiera senegalensis*, hauts de 4-5 m. Parmi les herbacées c'est *Sida ovata* qui prédomine. On trouve également quelques plants d'*Andropogon gayanus*.

A-4. Parcelle Chef 3 ("CH3")

Le substrat est le même que celui de la parcelle Chef 1, c'est-à-dire sableux et situé sur une portion de butte sableuse. La jachère est vieille de 4-5 ans.

Les croûtes en surface sont noires, peu lisses et offrent une couverture homogène.

Le couvert herbacé est dominé par *Ctenium elegans* et *Andropogon gayanus*. La couverture végétale est très claire, formée des ligneux dont *Guiera senegalensis*, *Combretum glutinosum* (hauts de 0,5-2,5 m), et quelques *Prosopis africanus* (hauts de 5-6 m).

A-5. Parcelle Hama ("HM")

Cette parcelle représente une jachère de 3 ans située sur une jupe sableuse. Le terrain a été cultivé épisodiquement dans le passé. Pendant la période 1975-1995 il a été cultivé une seule fois (en 1991).

Les croûtes forment des surfaces noires (photos 1-2, pl. I), rugueuses, qui montrent par endroit des structures de desquamation (flèches, photo 1, pl. I). Elles partagent de façon hétérogène la surface du sol avec des zones érodées (E, photo 1, pl. I).

La végétation ligneuse est dominée par *Guiera senegalensis* et la population herbacée par *Zornia glodichiata* (photo 2, pl. I).

A-6. Parcelle Mali Djibo ("ML")

Cette parcelle est implantée sur un champ situé sur une zone d'ensablement. Le champ n'a pas été cultivé depuis au moins 20 ans.

Les croûtes forment des surfaces très noires, assez lisses et homogènes. Elles recouvrent partiellement la surface du sol. Les croûtes sont présentes même sous les arbres. Elles montrent un faciès plus rugueux et plus foncé à proximité des arbres.

Au sein de cette parcelle et en bordure des ravines, on trouve une croûte particulière, de couleur rouge, qui couvre de façon homogène et dense la surface du sol. Cette croûte sera référencée sous le nom de "Mali Djibo ravine" dans le tableau 1 ("MLr").

Les végétaux sont dominés par *Guiera senegalensis* et *Combretum micranthum*. Ils sont accompagnés de l'herbacée annuelle *Zornia glodichiata*.

B. Les parcelles expérimentales destinées aux mesures de ruissellement et de pertes en terre

Les parcelles expérimentales destinées à ces mesures ont été implantées sur des zones présentant différents états d'encroûtement : des croûtes de jachère ancienne, des croûtes en phase initiale d'installation (croûtes de jachère récente) et censées évoluer dans l'avenir, et un état où le développement de croûtes a été empêché de façon artificielle (voir ci-dessous ; sol nu de façon permanente, parcelles rangées dans le tableau 1 dans la catégorie des jachères récentes).

Parmi les jachères anciennes, la parcelle Hama, qui porte des croûtes microbiotiques âgées de 3 à 4 ans, bien développées et reconnaissables à leur couleur sombre (photos 1, 2, 5 et 6, pl. I), a été choisie pour porter l'installation de trois parcelles expérimentales, d'une surface de 9 m², dénommées J1, J2 et J3 (parcelles J, comme "jachère"). Elles représentent l'état de croûtes déjà installées (croûtes anciennes).

La jachère récente a été installée sur un substrat de même nature que celui de la parcelle Hama (jupe sableuse) et a subi une histoire culturelle identique à celle de cette

parcelle jusqu'en 1995, année où ce champ a été cultivé. En juillet 1996 ce champ offrait une surface portant des croûtes microbiotiques d'à peine un an, de couleur rougeâtre, couvrant partiellement la surface du sol (photo 3, pl. I). Celles-ci ont été brisées par un sarclage le 17

juillet 1996 (photo 4, pl. I) afin de constituer une surface initiale pour le développement de nouvelles croûtes. Sur cette jachère 6 parcelles expérimentales (A1, A2, A3, Z1, Z2 et Z3) ont été installées par paires (A1-Z1, A2-Z2, A3-Z3). La distinction entre les parcelles A1, A2 et A3 (parcelles A, comme "Algues") et Z1, Z2 et Z3 (parcelles Z, comme "Zéro") est basée sur l'application de deux traitements spécifiques à chacune d'elles, à savoir :

(a) traitement A : ce traitement a consisté à couper à la main la végétation supérieure puis à asperger le sol avec un mélange contenant un insecticide fort et un herbicide léger. Ce traitement n'empêche pas le développement des micro-organismes (cyanobactéries, micro-algues, etc.), mais empêche celui des végétaux supérieurs et de la faune du sol. Les parcelles A représentent donc l'état d'une croûte en phase d'installation, à même de se développer.

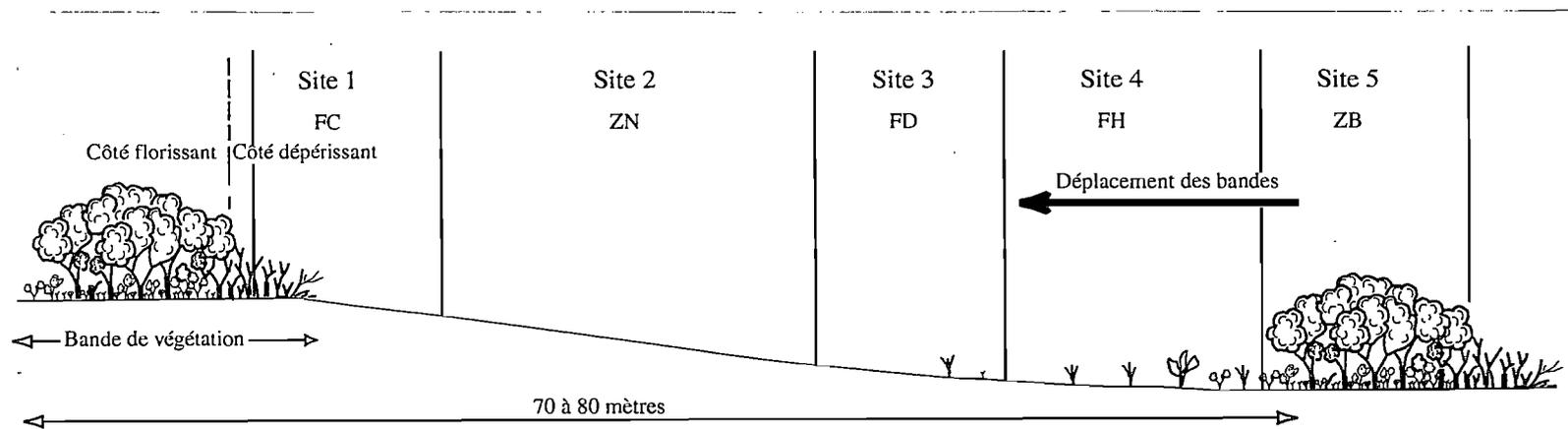
(b) traitement Z : ce traitement a consisté à couper à la main la végétation supérieure puis à asperger le sol avec un mélange contenant un insecticide fort, un herbicide fort et de l'eau de Javel. Rien n'est supposé pousser, et n'a, en effet, poussé, à la suite de ce traitement. Les parcelles Z représentent donc l'état d'un sol nu, où le développement des croûtes est empêché.

L'installation de ces parcelles a permis d'y effectuer le suivi des états de surface et des mesures de données physiques : la quantité d'eau de ruissellement et les pertes en terre. Le suivi des états de surface et les mesures de ruissellement et des pertes en terre ont été effectués sur des petites surfaces de 1 m² (dites "aire de ruissellement" ; photos 3-6, pl. I), prévues à cet effet sur chacune des 9 parcelles expérimentales. Les aires de ruissellement sont isolées par un cadre métallique de forme carrée, ayant une hauteur de bord d'environ 5 cm (photos 3-7, pl. I). Sur l'un des côtés du cadre métallique est aménagé un goulot dans lequel passe un tuyau reliant l'aire de ruissellement à un système collecteur installé à l'extérieur de la parcelle (photo 7, pl. I). On peut ainsi recueillir la lame d'eau qui ruisselle et les particules résultant de l'érosion par les gouttes de pluies. Les mesures ont été effectuées après chaque pluie. Un pluviographe installé dans la jachère Hama a permis l'enregistrement en continu des précipitations.

II. LA BROUSSE TIGREE (BT)

A. Description d'une brousse tigrée "typique"

La brousse tigrée est la formation végétale typique rencontrée sur les plateaux cuirassés constituant de grandes surfaces dans le bassin des Iullemeden (fig. 6). Elle est caractérisée par une alternance de zones nues et de bandes boisées, disposées perpendiculairement à la pente générale du plateau. C'est la disposition en bandes de la végétation qui donne l'aspect d'une peau de tigre à la surface du plateau vue d'avion (photo 9, pl. I). Les bandes de végétation de brousse tigrée sont bordées à leurs limites amont et aval par des cordons de végétation respectivement florissant et dépérissant (fig. 7). Ces états de végétation sont la conséquence de l'humidité différente du sol au niveau de ces deux bordures du cordon de végétation (Cornet, 1992) : relativement élevée dans la bordure amont (car bénéficiant des eaux s'étant écoulées dans la zone nue adjacente), très faible dans la bordure aval (l'eau disponible ayant été consommée par le cordon de végétation). Cette dynamique de l'eau favorise le déplacement de la bande de végétation vers le haut de la pente. Le système est ainsi dynamique, dans le temps et dans l'espace, et se déplace de l'aval vers l'amont. La distance entre deux bandes de végétation est de 50-60 m et reste à peu près constante.



FC : frange à chicot, ZN : zone nue, FD : frange de décantation, FH : frange herbacée, ZB : zone boisée

Fig. 7 : Coupe schématique des unités constituant le paysage d'une brousse tigrée typique.
Coupures d'après Ambouta (1997)

Ambouta (1997) distingue 5 zones au sein des unités constituant la brousse tigrée (fig. 7) : (1) une frange à chicot (FC) couverte d'arbustes morts et de branchages épars, à la partie aval de la bande ; (2) une zone nue (ZN), dénuée de toute végétation ; (3) une frange de décantation (FD) caractérisée par une diminution de la pente ; (4) une frange herbacée (FH) appelée aussi "front pionnier" ; (5) la zone boisée (ZB) couverte d'une végétation ligneuse dense et florissante.

B. Les sites étudiés dans la brousse tigrée

Les sites étudiés dans la brousse tigrée appartiennent à une séquence, c'est-à-dire à l'ensemble des unités situées entre deux bandes de végétation consécutives. Cinq unités au total ont été étudiées, de l'amont vers l'aval (fig. 7) :

Site 1 (BT1) : dans la frange à chicot, il n'y pas de croûtes microbiotiques. La surface est constituée d'une croûte structurale formée de sables moyens à fins (200-500 μm), de 2 à 3 mm d'épaisseur, surmontant un horizon vésiculaire surmontant lui-même un horizon plasmique.

Site 2 (BT2) : situé dans la zone nue proprement dite. La surface est recouverte d'une croûte d'érosion constituée par une couche plasmique superficielle. Elle porte une croûte microbiotique noire, mince et discontinue.

Site 3 (BT3) : situé dans la zone de décantation. La surface est recouverte d'une croûte microbiotique de couleur rouge installée sur une croûte de décantation formée par des particules fines sédimentées, entraînées du haut vers le bas de la séquence par les eaux de ruissellement. On observe des structures de desquamation.

Site 4 (BT4) : situé en aval de la zone de décantation et en bordure du front pionnier. Elle est couverte d'une croûte microbiotique de couleur rouge formée par le développement des cyanobactéries au sein des particules déposées dans des flaques d'eau se formant après les pluies. On note une quantité importante de particules minérales de la taille des sables apportées par le vent et concentrées en surface tant par le transport par les eaux de surface que par l'activité des termites. L'installation de ces derniers est liée à l'existence de restes de végétaux provenant de la bande de végétation voisine.

Site 5 (BT5) : situé dans le cœur de la bande, il porte une importante litière et des mousses, visibles à l'œil nu, mais pas de croûte microbiotique ni de croûte physique.

III. PRÉLÈVEMENTS DES ECHANTILLONS

Les prélèvements des échantillons ont été effectués en fin de saisons de pluies dans les 6 jachères anciennes, les 9 parcelles expérimentales (dont 3 jachères anciennes et 6 jachères récentes) et les 5 sites de brousse tigrée (tableau 1).

Au total deux types de prélèvement d'échantillons ont été effectués :

- prélèvement des croûtes superficielles sèches par détachement à l'aide d'un couteau. Les échantillons ainsi prélevés ont été conservés dans des sachets fermés hermétiquement. Ils ont servi à l'étude de la micromorphologie de surface ainsi qu'aux mesures (au laboratoire) des paramètres biologiques et géochimiques (fixation du carbone, de l'azote, dosage de la chlorophylle) ;

- prélèvement de profils superficiels de sols, dans des boîtes de forme subrectangulaire (photo 8, pl. I). On réalise une tranchée à l'aide d'un couteau à la périphérie de la boîte renversée sur le sol et enfoncée progressivement dans celui-ci en évitant d'en perturber la structure. On termine le prélèvement en tranchant le sol sous la boîte (photo 8, pl. I). Les échantillons ainsi prélevés ont servi à la confection des lames minces et à la mesure des propriétés physiques et chimiques des sols : granulométrie, porosité, rétention en eau, stabilité des agrégats, teneur en carbone, en azote et en sucres).

Tableau 1. Récapitulatif des différents sites et parcelles étudiés

Sites étudiés			Nom	Références	Âges de mise en défens	Topographie	Facès de surface
Jachères	Jachères anciennes		Abdou	AB	3 ans	dépression	croûtes microbiotiques rouges ou noires. recouvrement
			Chef 1	CH1	4 à 5 ans	butte sableuse	"
			Chef2	CH2	6 à 7 ans	dépression	croûtes microbiotiques rouges ou vertes
			Chef 3	CH3	4 à 5 ans	butte sableuse	croûtes microbiotiques noires
			Hama	HM	3 ans	"	"
			Mali Djibo	ML	3 à 4 ans	"	"
		Mali Djibo ravine	MLr		ravine	croûtes microbiotiques rouges	
		Parcelles expérimentales	J1	J1	3 ans	butte sableuse	croûtes microbiotiques noires
	J2		J2	"	"	"	
	J2		J3	"	"	"	
		Jachères récentes	A1	A1	< 1an	butte sableuse	croûtes microbiotiques rouges et noires
			A2	A2	"	"	"
			A3	A3	"	"	"
	Z1		Z1	"	"	surface nue	
	Z2 Z3		Z2 Z3	" "	" "	" "	
Brousse tigrée		Site 1	BT1	Pas de mise en défens	replat	"	
		Site 2	BT2	"	zone en pente	croûtes microbiotiques noires	
		Site 3	BT3	"	dépression	croûtes microbiotiques rouges	
		Site 4	BT4	"	"	"	
		Site5	BT5	"	replat sous fourré	accumulation de litière	

* les parcelles A se sont dénudées au cours de la saison des pluies 1996.

TROISIEME PARTIE

**CARACTÉRISTIQUES MACRO- ET
MICROMORPHOLOGIQUES DES CROÛTES
MICROBIOTIQUES**

Après avoir décrit les caractéristiques du milieu d'étude et des échantillons prélevés notre étude va maintenant se consacrer à la description des croûtes microbiotiques elles-mêmes, notamment à celle de leurs caractéristiques macro- et micromorphologiques. Il s'agit là d'une étape préalable à l'analyse ultérieure de leur mise en place et de leur fonctionnement.

Le premier chapitre contiendra d'abord la présentation des résultats des observations de surface menées sur le terrain, c'est-à-dire accessibles à l'échelle de l'oeil humain. Nous évoluerons ensuite progressivement vers des échelles d'observations de plus en plus grandes jusqu'à celle du microscope électronique, en passant par celle de la loupe. Le deuxième chapitre sera consacré à la description et à la détermination des micro-organismes isolés et observés entre lame et lamelle, au microscope photonique. Le troisième chapitre présentera les caractéristiques micromorphologiques de profils de croûtes microbiotiques, observés sur lames minces, au microscope photonique et électronique.

PREMIER CHAPITRE

MACRO- ET MICROMORPHOLOGIE DE LA SURFACE DES CROÛTES MICROBIOTIQUES

Les observations à l'oeil nu permettent la description des faciès ainsi que l'estimation visuelle du recouvrement (par les croûtes microbiotiques) de la surface de sol. Ceci nous permettra d'identifier certains facteurs contrôlant l'installation des croûtes microbiotiques dans le milieu naturel.

La première échelle d'observation au laboratoire est celle du stéréo-microscope (loupe binoculaire). Elle a permis de décrire les différents éléments présents en surface, leurs organisations et leurs relations mutuelles. La deuxième approche, celle du MEB, a été appliquée aux éléments repérés à l'aide du stéréo-microscope. Elle a permis l'étude de la structure à l'échelle des organismes eux-mêmes (10 µm).

I. FACIÈS DE LA SURFACE DES CROÛTES MICROBIOTIQUES OBSERVÉS À L'OEIL NU

Nous rapportons ici les résultats des observations menées sur certains sites, principalement dans les jachères anciennes (Hama, Mali Djibo, Chef 1, Chef 2 et Chef 3 ; tableau 1) et récentes (parcelles A et Z ; tableau 1).

A. Résultats des observations *in situ*

Les croûtes microbiotiques se reconnaissent à leur couleur, noire, rouge, grise ou, rarement, verte (photos 1-2, pl. I).

Elles sont noires lorsqu'elles sont bien développées, par exemple à la surface des buttes sableuses, en particulier des buttes bordées de petits chenaux d'écoulement. Dans cette situation on observe souvent l'association des croûtes et d'une herbacée annuelle, *Zornia glodichiata* (photos 1-2, pl. I). Les tiges de *Zornia* traversent les croûtes au cours de leur croissance. Celle-ci débute donc par la germination de graines de *Zornia* vraisemblablement mélangées au sable de la butte.

Les croûtes microbiotiques et le couvert herbacé de *Zornia* forment un réseau complexe où les tiges de *Zornia* présentent une disposition symptomatique en réseau, constitué de bandes où la densité des *Zornia* est très élevée (flèches, photo 2, pl. I), alternant avec des zones où la densité des *Zornia* est plus faible. La croissance des *Zornia* est la plus forte au niveau des zones où les croûtes sont craquelées et au niveau des zones où des graines de *Zornia* ont été concentrées au cours de phénomènes de ruissellement ("laisses" de ruissellement). Ce réseau complexe [croûtes microbiotiques-*Zornia*] est le siège du piégeage de particules minérales transportées par voie hydrique ou éolienne et sur lesquelles de nouvelles croûtes peuvent être amenées à se développer. Ainsi, à la suite de la répétition de telles séquences, le système aboutit à une superposition de croûtes.

Les croûtes microbiotiques sont grises lorsqu'elles sont érodées ou en cours d'installation, notamment au droit des espaces séparant les buttes sableuses dans les jachères (loupes d'érosion ; E, photo 1, pl. I) et dans la zone nue de la brousse tigrée.

Les croûtes microbiotiques rouges se développent bien en bordure de zones déprimées (zone de décantation) et de ravines. Dans cette situation le couvert herbacé est formé d'espèces à racine peu pivotante, notamment *Digitaria horizontalis*, *Schizachyrium exile*, *Waltheria indica*, *Boreria distichophylla*. On retrouve également *Zornia glodichiata* et *Ctenium elegans*.

Nous avons fréquemment observé des croûtes microbiotiques de couleur verte sous des éléments allochtones à la surface de la croûte (par exemple sous des fragments de tiges), et

à la surface de sols où les croûtes sont peu développées, notamment sous les arbres ou en bordure des zones de décantation, particulièrement pendant la saison de pluies.

La sécheresse de la surface du sol se manifeste par le craquellement et la desquamation des croûtes. La desquamation est systématique dans les zones de décantation et très fréquente sur les substrats sableux (flèches, photo 1, pl. I).

L'estimation visuelle des surfaces couvertes par des croûtes microbiotiques montrent des taux de couverture de 1 à 30 % à la surface des jachères récentes d'un an d'âge (tableau 2 ; photo 3, pl. I). Le taux de couverture à la surface des jachères anciennes J (3 ans) est de 75 à 80 % (tableau 2 ; photos 5 et 6, pl. I).

Tableau 2 : Estimations visuelles des états de surface initiaux des parcelles expérimentales (surfaces couvertes, %).

Sites	Parcelles	Croûtes microbiotiques	Croûtes physiques	Couvert végétal
Jachères récentes	A1	10	55	35
	A2	30	55	15
	A3	1	84	15
	Z1	15	55	30
	Z2	17	63	20
	Z3	30	58	12
Jachères anciennes	J1	80	15	5
	J2	85	13	2
	J3	75	20	5

B. Discussion

Les observations *in situ* des croûtes microbiotiques montrent que celles-ci s'installent sur certaines unités morphologiques du paysage (buttes sableuses, zones déprimées). Elles sont caractérisées par des couleurs qui sont liées aux pigments des organismes dominants (Selosse, 1996).

Dans le cas des zones déprimées le développement des croûtes microbiotiques est vraisemblablement contrôlé par l'état hydrique du substrat dont la capacité de rétention de l'eau permet au sol de rester humide pendant des durées de temps significatives. C'est, par exemple, le cas dans les jachères des parcelles Chef 2 et Abdou et aussi au niveau des Sites 3 et 4 de la brousse tigrée (tableau 1). Il en est de même en bordure des zones déprimées et sur les flancs des ravines (Mali Djibo ravine, tableau 1) où l'humidité est élevée grâce à une imbibition par capillarité.

Au niveau des buttes sableuses l'association systématique des croûtes microbiotiques avec un couvert herbacé (*Zornia glodichiata* en majorité) est remarquable (photos 1, 2 et 3, pl. I). Ce couvert herbacé joue un rôle prépondérant dans la phase d'installation des croûtes microbiotiques. Il diminue l'action érosive des vents et favorise l'accumulation de particules fines dans la couche superficielle (Danin *et al.*, 1989). Ainsi, le substrat acquiert-il une teneur significative en particules fines qui semblent permettre une rétention en eau elle-même favorable à l'installation d'une communauté de micro-organismes. D'après Danin *et al.* (1989), la colonisation des substrats sableux par des micro-organismes débute lorsque la teneur en particules fines (silts et argiles) atteint 1,5 à 2 %. L'apparition des structures de desquamation pendant les périodes de dessiccation, sur les buttes sableuses où un important développement de croûtes microbiotiques a été noté, est la manifestation d'une teneur en particules fines significative.

En conclusion, l'installation des croûtes microbiotiques apparaît, dès ce stade de l'observation, très liée à l'état hydrique du sol. Cet état est conditionné par la texture du sol, ou

par son modelé, ainsi que par son couvert herbacé. L'association entre les croûtes microbiotiques et un couvert herbacé (en général *Zornia*) oppose un frein efficace à l'érosion et favorise le piégeage de particules fines. Au total, l'association entre des cyanobactéries, des particules fines et des plantes herbacées semble constituer un écosystème précoce efficace dans la rétention de l'eau et la stabilisation du sol.

II. MICROMORPHOLOGIE ET MICROSTRUCTURE DE SURFACE DES CROÛTES MICROBIOTIQUES

A. Observations au stéréo-microscope

A-1. Méthodes d'observation

La morphologie de la surface des croûtes a été étudiée sur des échantillons secs d'environ 20-25 cm². Les observations ont été réalisées à l'aide d'un stéréomicroscope Nacet NS 50 à des grossissements variant de x 20 à x 80, en mode réfléchi normal. Les observations ont été répétées sur un nombre de fragments suffisant (10 à 20) pour tenir compte de l'hétérogénéité des échantillons.

A-2. Résultats des observations

A-2-1. Les croûtes de jachères

Chef 1

La surface des croûtes est irrégulière, formée de creux et de bosses de dimension millimétrique, et présente un aspect granuleux (photos 1 et 2, pl. II). Les micro-organismes présents sont filamenteux (F, photos 1 et 2, pl. II) et leurs colonies occupent environ 10-20 % de la surface totale.

On distingue trois types de filaments :

- des filaments rouges (F, photo 2, pl. II), épais de 15-16 µm et longs de plus d'un millimètre. Ils représentent le type de filaments le plus abondant. Ils forment un filet superficiel, dense dans les zones en creux et très lâche au niveau des bosses. Ces filaments sont associés aux particules minérales grossières, qu'ils enserrent (photos 2, pl. II), et à des particules minérales fines, qui se collent à leur surface (flèches, photo 2, pl. II).
- des filaments noirs (F, photo 1, pl. II), épais de 12-13 µm. Ils forment des amas localisés en surface où sont retenues de nombreuses particules minérales de taille fine à moyenne (flèches, photo 1, pl. II).
- des filaments verts (F, photo 3, pl. II), de 20-22 µm de large, localisés dans la partie inférieure de la croûte (1 à 2 mm de profondeur), au-dessous de la couche d'organismes superficiels (filaments noirs et rouges) et des particules minérales qui leur sont associées. Ces filaments se développent entre les particules de la matrice minérale et portent des particules minérales fines collées sur leurs surfaces (flèches, photo 3, pl. II).

Au total la fraction minérale de l'échantillon de croûte superficielle est formée majoritairement de sables grossiers à moyens (200-350 µm ; Q, photos 2 et 3, pl. II), qui occupent 60 à 70 % de la surface totale. Ils s'accumulent dans les zones en creux et sont retenus par les filaments qui se développent progressivement entre eux (photos 2 et 3, pl. II).

Chef 2

La surface de la croûte est rougeâtre, régulière, et offre un contact doux au toucher. La couverture organique peut représenter plus de 70 % de la surface totale (photos 4 et 5, pl. II). Les micro-organismes sont essentiellement des organismes filamenteux (F, photos 4 et 5, pl. II).

On distingue deux formes de filaments :

- des filaments rouges (F, photos 4 et 5, pl. II), très longs (1-2 mm), épais de 10-15 μm , disposés en réseau. Leurs extrémités sont redressées, formant ainsi des pinacles (photo 4, pl. II).
- des filaments verts, de 5 à 8 μm de longueur, abondants. Ils sont situés au-dessous des filaments rouges.

Les particules minérales superficielles sont fines (10-20 μm), elles adhèrent à la surface des filaments (flèches, photo 5, pl. II).

Chef 3

Surface irrégulière formée de creux et de bosses, à aspect grenu, portant des micro-organismes exclusivement filamenteux (F, photos 6 et 7, pl. II). La fraction organique représente 20-30 % de la surface de l'échantillon (photo 6, pl. II).

On distingue trois types de filaments :

- des filaments rouges (photo 7, pl. II), épais de 15-16 μm , longs de plusieurs centaines de micromètres. Ils sont les plus abondants. Ils sont disposés en un réseau peu dense formant un filet enserrant des particules minérales (photo 7, pl. II).
- des filaments noirs (F, photo 6, pl. II), longs de quelques microns, épais de 12-15 μm , formant des amas localisés en surface (flèches, photo 6, pl. II).
- des filaments verts, de 10-22 μm d'épaisseur, longs d'environ 10 μm , couverts par la couche superficielle de filaments rouges et noirs et de particules minérales. Ils sont visibles au-dessous de la couche superficielle de filaments rouges et noirs.

Les particules minérales affleurant en surface sont composées à 80-90 % de sables fins à moyens (50-250 μm) et de quelques particules grossières dont le diamètre peut atteindre 1mm (Q, photos 6 et 7, pl. II). Ces particules sont entourées par des filaments formant un filet superficiel, ou bien elles sont retenues dans les amas de filaments noirs (flèches, photo 7, pl. II). Les particules associées aux filaments noirs sont plus fines que celles associées aux filaments rouges.

Hama

La surface de la croûte est plus ou moins régulière, grenue, et porte des micro-organismes filamenteux (F, photos 8 et 9, pl. II) et coccoïdes (B, photo 9, pl. II), tous deux associés à des particules minérales de taille moyenne à grossière (Q, photos 8 et 9, pl. II). La surface des micro-organismes représente 50-60 % de la surface totale (photos 8 et 9, pl. II).

Les filaments microbiens, dont la longueur varie entre 10 μm et 2 mm, comprennent :

- des filaments rouges à bruns (F, photo 8, pl. II), épais de 13 à 15 μm . Ils sont les plus abondants et forment un réseau superficiel dense (photo 8, pl. II).
- des filaments noirs, également disposés en réseau. Ils se présentent avec une extrémité en pointe souvent redressée (F, photo 9, pl. II). Ils sont épais de 10-13 μm et longs de quelques dizaines de microns.
- des filaments verts, épais de 13-20 μm , situés au-dessous du réseau superficiel constitué par les filaments rouges et noirs. Ils sont visibles en surface lorsque l'on détache le réseau superficiel des filaments précédents.

- des micro-organismes coccoïdes (B, photo 9, pl. II), d'un diamètre variant de 60 à 160 μm , formant des colonies larges de 1 à 2 millimètres. Ils sont abondants et associés entre eux dans certaines zones. Dans d'autres zones ils sont dispersés au sein du réseau de filaments (photo 9, pl. II). Ils portent des particules minérales fines collées à leurs surfaces (flèches, photo 9, pl. II).

Les particules minérales affleurant en surface de cette croûte sont essentiellement des sables quartzeux, composés de 5 à 30 % de particules grossières de 250-600 μm (Q, photos 8 et 9, pl. II) et de 70 à 80 % de particules fines à moyennes (< 250 μm). La cohésion de ces particules semble présenter des liens évidents avec la présence des filaments qui se développent entre elles. Des particules minérales grossières retenues par des filaments peuvent être saillantes en surface (Q, photos 8 et 9, pl. II).

Abdou

Les croûtes présentent une surface noire, irrégulière, grenue (photo 10, pl. II). Elles abritent une composante biologique formée de filaments microbiens (photo 10, pl. II) associés à des organismes coccoïdes et quelques mousses. Le recouvrement biologique microbien est hétérogène. Il occupe dans certaines zones plus de 60 % de la surface totale de l'échantillon (photo 10, pl. II).

Les micro-organismes filamenteux renferment trois sortes de filaments :

- des filaments rouges à bruns, de 12 à 15 μm de diamètre, aux extrémités redressées, formant des pinacles. Cette forme rare est présente dans les zones à faible recouvrement organique. Elle montre alors une disposition en un réseau fruste.
- des filaments noirs (F, photo 10, pl. II), épais de 12 à 15 μm , redressés à leur extrémité et formant ainsi des pinacles.
- des filaments verts, de 10 à 20 μm de diamètre, visibles au-dessous de la couche superficielle de micro-organismes.

Les organismes coccoïdes mesurent 80 à 90 μm de diamètre. De façon générale, ils sont très peu abondants et dispersés parmi les filaments. Néanmoins, ils sont relativement abondants dans les zones où le couvert organique est peu dense.

Les particules minérales de l'échantillon forment des agrégats de 500 à 750 μm de diamètre (flèches, photo 10, pl. II), composés en majorité de particules fines à moyennes. Ils sont abondants en surface où les particules sont retenues par le réseau des filaments (photo 10, pl. II).

Mali Djibo

La surface de la croûte est régulière, presque plane, et présentant un aspect finement grenu (photo 11, pl. II). On peut y distinguer deux types de zones, de couleur et d'aspect différents : des zones rougeâtres et rugueuses juxtaposées à des zones noires et peu rugueuses (photo 11, pl. II). La surface est colonisée par des micro-organismes filamenteux et coccoïdes.

Parmi les micro-organismes filamenteux on distingue :

- des filaments rouges (F, photo 11, pl. II), épais de 12 à 15 μm , représentant la fraction dominante du réseau microbienne. Ils sont disposés en réseau, rarement en pinacles, et sont présents dans les zones rouges rugueuses (flèches, photo 11, pl. II).
- des filaments noirs (F, photo 11, pl. II), épais de 10 à 12 μm , disposés en réseau et quelquefois en pinacles. Ils sont présents dans les zones noires peu rugueuses.
- des filaments verts, de 10 à 12 μm , situés au-dessous des organismes superficiels de la croûte.

Les particules minérales affleurant en surface, d'un diamètre de 50-100 μm , occupent 50 à 60 % de la surface totale. Des particules grossières (500-750 μm ; Q, photo 12, pl. II)

occupent environ 0 à 5 % de cette surface. Elles sont retenues par les filaments qui les enserrant (photo 12, pl. II).

Mali Djibo ravine

La surface de la croûte est régulière, plane, et couverte de particules fines, présentant un aspect grenu. La couverture biologique, homogène, est formée par des filaments (F, photos 13 et 14, pl. II) et des organismes coccoïdes (B, photos 13 et 14, pl. II) dont l'ensemble occupe plus de 60 % de la surface.

On distingue deux types de filaments :

- des filaments rouges (F, photos 13 et 14, pl. II), qui forment la fraction la plus abondante, d'un diamètre de 12 à 14 μm . Ils sont disposés en réseau et leurs extrémités redressées forment des pinacles (F, photos 13 et 14, pl. II).
- des filaments verts, épais de 12 à 14 μm , présents au-dessous de la couche des filaments rouges.

Les micro-organismes coccoïdes (B, photo 14, pl. II) sont isolés et peu abondants. Ils ont un diamètre de 60 à 120 μm .

Les particules minérales à l'affleurement sont constituées de 70 à 80 % d'éléments fins à grossiers d'un diamètre inférieur à 100 μm . Elles collent par adhésion à la surface des filaments (flèches, photo 13, pl. II). Les particules >100 μm (Q, photos 13 et 14, pl. II) représentent environ 10 % de la surface. Elles sont retenues grâce aux filaments qui les enserrant.

A-2-2. Les croûtes de la brousse tigrée

Site 2 (BT2) (fig. 7)

Surface rugueuse et grenue, couverte de particules de taille moyenne à fine. Les micro-organismes associés sont majoritairement de forme coccoïde (B, photo 15, pl. II). Ils sont accompagnés d'organismes en forme de cupule (C, photo 15, pl. II) et de filaments (F, photo 15, pl. II). Ils occupent 10 à 20 % de la surface.

Les micro-organismes de forme coccoïde sont isolés ou associés. Leur diamètre individuel est de l'ordre de 10 μm . Ils forment des amas pouvant avoir un diamètre de 250 μm (B, photo 15, pl. II). Les organismes en forme de cupules (C, photo 15, pl. II), vert-jaunes, de taille comprise entre 250-400 μm , sont des constituants propres à ce site.

Les filaments comprennent des formes noires, rares, épaisses de 10 à 25 μm , et des formes rouges, de 10 à 25 μm de diamètre, longues de quelques centaines de microns, rares et dispersées à la surface (F, photo 15, pl. II).

Les particules minérales à l'affleurement sont composées essentiellement de grains de quartz. Les particules fines sont majoritaires et forment une matrice homogène qui contient de 20 à 30 % de particules grossières (50-750 μm).

Site 3 (BT3) (fig. 7)

Surface rugueuse, grenue, portant des filaments (F, photo 16, pl. II) qui forment un réseau superficiel bien développé. Ils sont accompagnés d'organismes de forme coccoïde (B, photo 16, pl. II). La surface occupée par les filaments représentent 30 à 40 % de la surface totale.

On distingue :

- des filaments rouges à bruns. Ce sont les plus abondants. Ils constituent un réseau bien développé à la surface de la croûte. Leur diamètre varie entre 10 et 25 μm et leur longueur dépasse 3 mm (F, photo 16, pl. II).

- des filaments noirs, peu abondants par rapport aux précédents, et formant des amas localisés.
- des filaments verts, peu abondants, situés en dessous de la couche superficielle constituée par les filaments rouges et noirs.

Les éléments minéraux à l'affleurement sont essentiellement des grains de quartz et occupent 60 % de la surface de l'échantillon. Les éléments grossiers sont enserrés par les filaments tandis que les plus fins adhèrent à leurs surface et à celles des éléments coccoïdes (flèches, photo 16, pl. II). Les éléments grossiers sont de forme arrondie. Leur taille varie de 50 µm à 1mm. Ils représentent 10 à 20 % de la fraction minérale.

Site 4 (BT 4) (fig. 7)

Surface rugueuse liée à la présence de petits agrégats et de grains minéraux. La fraction organique représente 20 à 30 % de la surface de l'échantillon. Le cortège micro-organique couvrant la surface est composé d'organismes filamenteux (F, photo 18, pl. II) et de quelques organismes coccoïdes.

Les organismes filamenteux comprennent :

- des filaments rouges, constituant un réseau superficiel. Leurs extrémités sont dressées et forment des pinacles.
- des filaments noirs (F, photo 18, pl. II), beaucoup moins abondants que les précédents, localisés au niveau de tâches isolées, de forme radiaire (flèche, photo 18, pl. II).
- des filaments verts, présents en position sous-jacente par rapport au réseau superficiel formé de filaments rouges et noirs.

La fraction minérale affleurant à la surface de la croûte est composée de grains de quartz. Les particules fines adhèrent à la surface des filaments (flèches, photo 17, pl. II). La fraction grossière inclut des éléments dont la taille peut atteindre 1,5 mm (Q, photo 17, pl. II)

A-3. Conclusion

L'observation de la surface des croûtes microbiotiques à l'échelle du stéréo-microscope a révélé la présence, au sein de la plupart des croûtes, d'un réseau de filaments microbiens. Ces filaments sont accompagnés, ou non, d'autres micro-organismes, dont les plus fréquents sont des organismes de forme coccoïde.

Sur la base de la présence, ou de l'absence, des organismes de forme coccoïde, on peut subdiviser les croûtes microbiotiques en deux groupes, susceptibles d'être eux-mêmes subdivisés en sous-groupes, sur la base de la nature du substrat ou du mode de disposition des filaments.

1. Croûtes microbiotiques formées uniquement d'organismes filamenteux

- croûtes microbiotiques sur substrats sableux, à filaments disposés en réseau (Chef 1, Chef 3 ; photos 1 et 6, pl. II).
- croûtes microbiotiques sur substrats fins, à filaments dressés en pinacles (Chef 2 ; photo 4, pl. II).

2. Croûtes microbiotiques formées d'organismes filamenteux et d'organismes coccoïdes

- croûtes microbiotiques sur substrats sableux, à filaments en réseau, rares pinacles (Hama, Mali-Djibo, BT4 ; photos 8, 11 et 18, pl. II).
- croûtes microbiotiques sur substrats sableux, à filaments en pinacles (Mali ravine ; photos 13 et 14, pl. II).
- croûtes microbiotiques sur substrats limono-sableux, filaments en pinacles et réseau

(Abdou ; photo 10, pl. II) :

- croûtes microbiotiques sur substrats sableux, filaments peu abondants, beaucoup de formes coccoïdes (BT 2 ; photos 15, pl. II).

L'enchevêtrement des filaments est à l'évidence favorable à la fixation des particules minérales (photos 1, 4 et 13, pl. II). Le développement actif des filaments entre les particules minérales leur confère une action très puissante dans l'agrégation des particules (photos 2, 3, 10, 12 et 13, pl. II). Le collage des particules fines à la surface des filaments et des organismes coccoïdes (flèches, photos 5, 8, 9, 14 et 16, pl. II) apparaît également comme un mécanisme efficace de fixation et de stabilisation de particules.

Les filaments rouges et noirs sont toujours en surface, alors que les filaments verts sont toujours en position sous-jacente. Ceci est probablement lié à l'équipement pigmentaire de ces divers organismes, qui détermine leur couleur et qui joue un rôle protecteur vis-à-vis de telle ou telle partie du rayonnement solaire. Les organismes de surface ont une gaine à pigment sombre. Ils apparaissent ainsi dotés d'une plus forte résistance au rayonnement que les organismes sans pigments sombres qui vivent à quelques micromètres, voire quelques millimètres, de profondeur.

B. Observations en microscopie électronique

L'examen en microscopie électronique de la surface des croûtes a été réalisé dans deux états physiques de ces croûtes : croûtes sèches - l'observation est alors réalisée au microscope électronique à balayage (MEB) - et croûtes mouillées avec de l'eau distillée - l'observation est réalisée au microscope électronique à balayage, à émission de champ, et muni d'un système de cryopréparation (CryoMEBEC).

B-1. Caractéristiques de la surface de croûtes observées au MEB

B-1-1. Méthodes d'observation

Les observations au MEB ont été réalisées sur des fragments de croûtes séchées (à l'air), d'environ 5 x 5 mm, au moyen d'un appareil JEOL de type JSM 6400. Les échantillons sont préalablement couverts d'une mince couche d'or déposée sous vide. Ils sont ensuite observés en mode électrons secondaires, à des grossissements compris entre x 75 et x 4000, sous une tension d'accélération de 15 à 25 kV.

B-1-2. Présentation des différents faciès observés

Dans les jachères

Chef 1-Chef 3

On retrouve les mêmes types de filaments et d'organisation spatiale que ceux observés au stéréo-microscope. Les filaments "noirs" et "rouges" s'observent dans des zones distinctes.

L'observation des zones occupées par les filaments noirs montre des filaments de petite taille, 6 à 7 μm de diamètre, à extrémité arrondie (photo 1, pl. III), associés en faisceaux et formant par endroit des amas de filaments très denses (photo 1, pl. III).

Les zones où croissent les filaments rouges révèlent deux types de filaments, différant par leur épaisseur et par l'aspect extérieur de leur surface : filaments épais de 11 à 15 μm environ, dont la gaine porte des nombreux replis et constituant l'essentiel du réseau superficiel, et filaments à aspect extérieur lisse et à extrémité arrondie, épais de 4 à 10 μm

(photo 2, pl. III).

On trouve associés aux filaments noirs, sous forme d'une protubérance à la surface de la gaine de ceux-ci, des éléments sphériques de 18 μm de diamètre (flèche, photo 3, pl. III), dont la surface, à fort grossissement, a l'aspect extérieur d'une peau d'orange. Ces éléments protubérants peuvent être détachés du filament. Ils contiennent de nombreux petits éléments sphériques à ovales, d'environ 3 μm de diamètre, accolés les uns aux autres (en haut à droite, photo 3, pl. III). Ces éléments sont probablement des structures de reproduction et de dissémination des organismes filamenteux (boocytes).

La présence de produits de sécrétions extracellulaires (EPS, photo 6, pl. III), associés aux filaments, apparaît clairement dans l'espace interparticulaire et à la surface des particules minérales.

Les croûtes des parcelles Chef 1 et Chef 3 contiennent également des fragments de diatomées, de forme cylindrique, de 15 μm de diamètre sur 25 μm de long (D, photo 3, pl. III).

Les particules minérales sont émoussées, de taille moyenne à grossière (Q, photos 4 et 5, pl. III) et accompagnées de quelques particules fines (Pl, photo 4, pl. III).

Les filaments rouges et noirs forment un réseau dans lequel sont piégées des particules minérales (photos 1 et 4, pl. III). La présence des filaments, dans le réseau ou dans les amas, conduit, d'une part à l'enserrement des particules grossières (Q, photos 4, 5 et 6, pl. III), et d'autre part, à l'adhésion de particules fines à leur surface (Pl, photos 1, 4 et 5, pl. III).

L'action des filaments dans l'enserrement et l'agrégation des particules est renforcée par la présence des produits de sécrétion extracellulaires (EPS, photo 6, pl. III) qui agissent comme un ciment entre les particules minérales.

En outre la disposition mutuelle de ces filaments au sein du réseau aboutit à la formation de pores superficiels (flèches, photos 2 et 4, pl. III) qui se surimposent à la porosité propre du substrat minéral sous-jacent. Ces pores résultent, pour l'essentiel, du collage de ces filaments les uns aux autres.

Chef 2

La surface de cet échantillon, observée au stéréo-microscope, avait montré la présence de filaments en pinacles et en réseau, associés à des particules minérales fines.

Compte tenu de la taille des particules, les observations au MEB n'ont été réalisées que sur certaines parties, celles où les filaments sont disposés en réseau. Les autres parties riches en particules fines sont, en effet, instables sous le vide du microscope.

On distingue à cette échelle deux types de filaments, formant deux réseaux distincts. Le premier de ces réseaux est formé par des filaments épais de 8,5 à 15 μm , à surface extérieure lisse, portant quelques replis, effilés à leur extrémité (photo 7, pl. III). Le second réseau est situé au-dessous du premier. Il est formé par des filaments aplatis, épais de 20 à 30 μm , associés à de nombreuses particules minérales fines (Pl, photo 8, pl. III) qui, le plus souvent, couvrent entièrement leur surface. Le premier type de réseau est constitué des filaments rouges, le second des filaments verts, décrits au stéréo-microscope (II. A-2-1, voir ci-dessus).

Les filaments verts sont associés à d'abondants produits de sécrétion extracellulaire (EPS, photo 8, pl. III) qui forment souvent un voile à la surface de la croûte. Ces sécrétions associent les filaments entre eux.

La fraction minérale associée à la surface de cette croûte est composée essentiellement de particules fines (photo 4, pl. II). Les particules les plus grossières ont un diamètre inférieur à 100 μm et représentent moins de 5 % de l'échantillon. Peu de particules minérales sont associées au réseau de filaments rouges (photo 7, pl. III). Le réseau de filaments verts présente une forte association avec des particules minérales fines (Pl, photo 4, pl. III), renforcée par les produits de sécrétion extracellulaires abondants (EPS, photo 9, pl. III).

Hama

L'observation des croûtes de la parcelle Hama au stéréo-microscope avait révélé la présence de filaments rouges, noirs et verts, disposés en réseau et accompagnés de nombreux organismes coccoïdes.

Au MEB, les filaments rouges se distinguent par la présence de replis à la surface de leur gaine et une terminaison torsadée et effilée (flèches, photo 10, pl. III). Ils sont épais d'environ 14 à 16 μm . Les filaments noirs ont une surface lisse et sont moins épais, environ 10 à 12,5 μm de diamètre (F, photo 10, pl. III). On distingue un autre type de filaments, épais de 8 à 10 μm , à surface lisse et extrémité effilée, peu abondants.

Les organismes de forme coccoïde (B, photo 11, pl. III) sont formés de nombreux filaments réunis et entremêlés. Leur diamètre varie entre 70 et 120 μm . Ils forment des colonies dont les membres sont souvent reliés entre eux par du mucilage (EPS, photo 11, pl. III).

On retrouve également des éléments protubérants à la surface des filaments et contenant des particules sphériques de 1 à 2 μm de diamètre, similaires à ceux observés dans les échantillons Chef 1 et Chef 3.

Les particules minérales (Q, photo 10-13, pl. III) sont retenues au sein du réseau de filaments soit par enserrement, dans le cas des particules grossières (photos 10, 12 et 13, pl. III) soit par collage, dans le cas des particules fines (Pl, photos 12 et 13, pl. III). Le contact entre la particule minérale et le filament, soit par enserrement soit par collage, est assuré par des produits de sécrétion extracellulaires (EPS, photo 13, pl. III). Les organismes coccoïdes participent également à la rétention des particules minérales fines, par adhésion de celles-ci à leurs surfaces.

La fraction minérale est composée de nombreuses particules grossières, émoussées, et portant quelques traces de chocs (Q, photos 10 à 13, pl. III).

Mali Djibo

Au stéréo-microscope les croûtes microbiotiques de la parcelle Mali Djibo avaient révélé la même association de micro-organismes (filaments rouges, noirs, verts et organismes à forme coccoïde) que celle de la parcelle Hama. La différence entre les deux types de croûtes résidait dans la composition granulométrique de leur fraction minérale, beaucoup plus riche en particules fines dans les parcelles Mali Djibo.

Au MEB, les filaments rouges, épais de 14-16 μm , sont caractérisés par les replis de leur surface et leurs extrémités torsadées et effilées (photo 14, pl. III). Les filaments noirs, d'un diamètre compris entre 10 et 12 μm , montrent une surface lisse et une extrémité arrondie.

Les filaments portent des éléments protubérants à leurs surfaces, similaires à ceux observés sur les échantillons Chef 1, Chef 3 et Hama.

On retrouve également des organismes coccoïdes et des fragments de diatomées, de forme cylindrique, de 15 μm de long sur 12 μm de large.

Les particules minérales sont, en majorité, des particules fines à moyennes (100-200 μm), plus ou moins allongées, émoussées (Q, photos 14-16, pl. III). Les particules grossières sont piégées dans le réseau de filaments (photo 14, pl. III) ou enserrées par les filaments qui adhèrent à leur surface grâce aux sécrétions extracellulaires (EPS, photos 15 et 16, pl. III). Les particules fines sont, quant à elles, accolées à la surface des filaments (Pl, photo 14, pl. III).

Abdou

Au stéréo-microscope, les croûtes Abdou ont montré des surfaces couvertes de filaments en pinacles et en réseau fruste (peu dense et peu structuré).

Au MEB, les filaments sont très fins par comparaison avec ceux observés dans les croûtes précédentes et forment un réseau superficiel relativement lâche (photo 17, pl. III).

La fraction minérale est majoritairement composée de particules fines ($< 10 \mu\text{m}$), associées entre elles et formant des agrégats bien délimités, de 100 à 120 μm de diamètre (flèches, photos 17, pl. III). Ces agrégats sont constitués par l'association des particules minérales (Q, photo 18, pl. III), des filaments (F, photo 18, pl. III) et des sécrétions extracellulaires (EPS, photo 18, pl. III). Ils sont soit isolés soit associés entre eux (photo 18, pl. III). Les particules grossières sont peu abondantes. Elles ont une forme arrondie et un diamètre variant de 100 à 200 μm (Q, photo 17, pl. III). Les filaments qui les enserrant adhèrent à leur surface par l'intermédiaire de produits extracellulaires.

On note également la présence de diatomées, de forme arrondie à ovale, de 30 à 32 μm de diamètre.

Dans la brousse tigrée

Site 2 (BT2)

Au MEB, les deux types de filaments déjà observés au stéréo-microscope se distinguent, d'une part, par leur disposition et, d'autre part, par leur forme. Les filaments "noirs", épais de 10 à 15 μm et longs de 200 à 300 μm environ, présentent une surface irrégulière et sont enchevêtrés (photo 19, pl. III). Les filaments rouges et rouges-noirs ont un aspect superficiel torsadé, et sont épais de 10 μm environ et long de 300 à 500 μm .

Sur ces deux types de filaments sont fixées des particules minérales de taille variable (inférieure ou égale à 10 μm ; flèches, photo 19, pl. III).

Les organismes en forme de cupules apparaissent au stéréo-microscope circulaires et creuses au centre. Au MEB, leur surface apparaît ornée des nombreuses circonvolutions qui leur donnent un aspect mamelonné. Des particules minérales fines, de taille inférieure ou égale à 2 μm , sont fixées sur leur surface.

La proportion d'éléments fins à la surface du sol au site 2 est plus importante qu'à la surface des autres sites. Ces éléments ont une forme souvent angulaire et une surface apparemment polie.

Site 3 (BT3)

Les filaments noirs sont disposés de façon radiaire. Le réseau qu'ils constituent a la même structure enchevêtrée que celui des filaments noirs du site 2 (photo 19, pl. III). Des particules minérales, de taille inférieure ou égale à 5 μm , semblent être emprisonnées dans leur réseau et collées sur leurs surfaces (flèche, photo 20, pl. III). Les filaments rouges et rouges-noirs forment, quant à eux, un réseau plus ou moins dense selon les endroits. Ils enserrant des particules minérales grossières de taille supérieure ou égale à 500 μm (Q, photo 20, pl. III).

Les organismes coccoïdes présentent une surface formée de filaments serrés, sinueux, et portant de nombreuses circonvolutions.

Des fragments de diatomées, d'une taille voisine de 20 μm , sont observés.

Les particules minérales ont une forme souvent anguleuse et une surface imparfaitement polie. La proportion des particules fines (10 μm) est inférieure à celle observée au site 2 (photo 19, pl. III).

Site 4 (BT 4)

Au stéréo-microscope les filaments à la surface de la croûte sont apparus disposés en réseau et présentant souvent une extrémité redressée participant à un pinacle.

Les filaments constituent deux réseaux, l'un superficiel, l'autre profond :

- le réseau superficiel est formé par des filaments épais de 13 à 16 μm , peu abondants, souvent associés en faisceaux, car collés entre eux, à extrémité effilée, et dont la surface porte des replis (photos 21 et 22, pl. III). Ils correspondent aux filaments rouges, rouges-noirs et noirs (cf. II.A-2.2). La courbure des filaments collés entre eux délimite des pores superficiels de plusieurs dizaines de microns de diamètre d'entrée (photo 21, pl. III).

- le réseau profond est formé de filaments (F, photo 22, pl. III), plus ou moins aplatis, épais de 8 à 12 μm , fortement associés à des particules minérales (flèches, photo 22, pl. III). Ce sont les filaments verts observés au stéréo-microscope (cf. § II.A-2-2).

On trouve également de rares éléments coccoïdes (B, photo 23, pl. III), de 120 à 130 μm de diamètre. Ils sont formés de nombreux filaments enroulés sur eux-mêmes.

Comme dans les sites précédents, des particules minérales de petite taille adhèrent à la surface des filaments et des éléments coccoïdes (Pl, photos 21, 23 et 24, pl. III), tandis que les particules grossières sont piégées dans le réseau de filaments (photo 22, pl. III) ou enserrées par des filaments qui adhèrent à leur surface (photo 24, pl. III). Le lien entre filaments et particules minérales se fait par l'intermédiaire des sécrétions extracellulaires. Le contact entre filaments et particules est souvent matérialisé par des empreintes laissées par les filaments à la surface des grains de quartz (flèches, photo 24, pl. III), témoignant soit d'une dissolution de la surface de ces grains au contact des filaments, soit d'une compression exercée par le filament sur une surface ameublie par l'altération.

Les particules minérales (Q, photo 2, pl. III) sont en majorité de la taille des limons à celle des sables fins, à contour souvent anguleux et surface polie, et présentent quelquefois des traces de chocs. Les particules inférieures à 2 μm sont peu abondantes.

B-1-3. Conclusions

Les surfaces des croûtes microbiotiques observées au MEB révèlent la présence d'un réseau organique tridimensionnel au sein duquel sont piégées des particules minérales. Ce réseau est constitué de filaments et de sécrétions extracellulaires. Les filaments ont un rôle spécifique au sein du réseau. Ils ensèrent et adhèrent aux particules et des particules fines sont collées à leur surface. Les produits de sécrétion sont présents tant à la surface des particules minérales que dans les espaces inter-particulaires. Ils jouent un rôle fondamental dans l'agrégation mutuelle des filaments et des particules minérales (photo 18, pl. III).

Ces résultats rejoignent ceux d'études menées sur le rôle des organismes vivants et de leurs produits de sécrétion au sein de sédiments, de tapis microbiens (Neumann *et al.*, 1970), ou de croûtes microbiotiques (Danin, 1996). Si le réseau de filaments joue un rôle mécanique dans la rétention et l'agrégation des particules, le rôle des filaments et des produits de sécrétion extracellulaires est surtout lié à leur nature chimique. Ils sont, en effet, constitués en effet de polysaccharides connus pour leur aptitude à former des complexes organo-minéraux avec des particules fines de sol (Chenu, 1993) et des sédiments (Dade *et al.*, 1990).

Le réseau de filaments forme ainsi une armature et les filaments et les produits de sécrétion extracellulaires un ciment, dont les rôles sont décisifs dans la résistance à l'érosion des surfaces portant des croûtes microbiotiques.

L'une des conséquences également remarquable de la capacité de certains filaments à s'associer entre eux grâce à l'hydrophobicité de leurs surfaces est le développement d'une porosité organique : les faisceaux de filaments souples délimitent des pores ovoïdes, de diamètre souvent voisin de 50 à 60 μm (photos 2, 4 et 14, pl. III) tandis que les pores délimités au sein des sécrétions extracellulaires ont une géométrie variable, mais souvent remarquable par l'existence de pores allongés et pointus (photos 8 et 9, pl. III). Les conséquences de la morphologie de ces pores sur la rétention capillaire de l'eau seront discutées plus loin (4^{ème} partie, chap. I, IV-C).

B-2. Observations de la surface des croûtes au CryoMEBEC

Cette partie présente les résultats d'observations au CryoMEBEC, c'est-à-dire avec un microscope électronique qui combine l'effet de champ (haute résolution) et l'observation à basse température d'échantillons congelés.

La microscopie électronique à haute résolution permet une observation sous une tension d'accélération faible (1 kV) et sans métallisation de la surface. Ceci permet une observation de la surface originelle et naturelle de l'échantillon, ce que ne permet pas le MEB conventionnel. Ce dernier fonctionne à des tensions supérieures (20 kV) qui nécessite la métallisation de l'échantillon (Défarge et al., 1999). Le système de cryopréparation permet en outre l'observation d'échantillons hydratés (Défarge, 1997). Cette possibilité a été utilisée pour observer les micro-organismes d'échantillons de croûtes réactivés après humectation (Défarge et al., 1999).

Ainsi l'utilisation de ce microscope nous a-t-elle permis d'observer la réaction (modifications et évolutions de la structure superficielle) d'une croûte microbiotique, lorsque les organismes qu'elle abrite sont réactivés à la suite d'une humectation simulant une chute de pluie.

B-2-1. Méthodologie

Les observations ont été menées sur 4 échantillons représentant les 4 principaux types de croûtes microbiotiques définis ci-dessus : Chef 1, Chef 2, Hama et Abdou.

Les échantillons observés ont une surface d'environ 1 à 2 mm² et sont humectés avec de l'eau déminéralisée environ une heure avant leur observation. Ils sont alors congelés dans de l'azote pâteux à -210 °C puis sublimés dans la chambre du microscope, pendant 45 mn environ, à une température de -70 °C ou -90 °C. Le temps de sublimation est plus ou moins long selon l'échantillon. Les observations sont effectuées une fois qu'une épaisseur suffisante de glace superficielle a été sublimée.

L'appareil utilisé est le modèle Hitachi S-4200 équipé d'un système de cryopréparation Polaron LT 7400. Nous avons travaillé en mode électrons secondaires et en haute résolution, c'est-à-dire avec une tension d'accélération de 1 kV. Quelques observations ont été effectuées avec une tension d'accélération comparable à celle du MEB conventionnel, c'est-à-dire à 20 kV. Dans ce cas les échantillons avaient été métallisés, avant l'observation, à l'aide d'une couche d'or-palladium sous plasma d'argon.

B-2-2. Résultats obtenus

Chef 1

Les filaments rouges sont reconnaissables grâce aux replis de la surface de leur gaine (photos 1, 2, pl. IV). Ils sont épais de 18 à 20 µm, ce qui représente un accroissement de 25 à 30 %, par rapport aux dimensions mesurées à l'état sec, grâce au MEB conventionnel (photos 2, 4 et 5, pl. III). A leur extrémité on peut voir des trichomes sortis de leur gaine, à cloisons visibles, épais de 12,7 µm (flèche, photo 2, pl. IV).

Les filaments verts (F, photo 3, pl. IV), épais de 13 à 14 µm, aplatis, montrent en surface de nombreux replis. Ces filaments sont reliés entre eux par de nombreux filets qui sont probablement constitués par des produits de sécrétion extracellulaires (EPS, photo 3, pl. IV) et qui se craquent sous l'effet du faisceau d'électrons.

Les filaments se développent entre des particules minérales moyennes à grossières (Q, photos 1 et 2, pl. IV). A leur surface adhèrent de nombreuses particules de taille inférieure à 50 µm (flèches, photos 1 et 3, pl. IV).

Chef 2

Nous n'avions pas pu, au MEB conventionnel, observer dans de bonnes conditions la surface des croûtes Chef 2, à cause de l'instabilité des fractions minérales fines sous le vide du microscope. L'observation des échantillons mouillés au CryoMEB a été beaucoup plus aisée, la cryofixation ayant permis de figer les particules fines.

On observe un important réseau de filaments épais de 12 μm environ (photo 4, pl. IV). A l'extrémité de ces filaments on peut voir des trichomes épais de 10 μm , segmentés, sortant de leurs gaines, ou simplement libérés de celle-ci (flèches, photo 5, pl. IV).

La production de sécrétions microbiennes a été observée. Cette sécrétion est faible sur des échantillons réhumectés 6 h avant l'observation (photo 4, pl. IV) ; elle est beaucoup plus importante sur des échantillons réhumectés 24 h avant l'observation (comparer les photos 4 et 6, pl. IV).

Les particules minérales visibles sont très peu nombreuses sur les portions de surface où le réseau de filaments est dense (photo 4, pl. IV). Les surfaces de certaines particules sont recouvertes d'un réseau de fils organiques, constitués par des produits de sécrétions extracellulaires (EPS, photo 7, pl. IV). Ceux-ci ne sont visibles qu'en haute résolution (tension d'accélération de 1 kV). En revanche, ces particules apparaissent lisses sous une tension de 15 kV (photo 8, pl. IV). A cette tension d'accélération (15 kV) la pénétration du faisceau d'électrons est plus profonde et révèle des structures situées à une certaine profondeur par rapport à la surface de l'échantillon.

Hama

Les filaments rouges reconnaissables à leur extrémité effilée et aux replis de leur surface (F, photos 9 à 11, pl. IV), sont épais de 19 à 22 μm , ce qui représente un léger accroissement, par rapport à l'épaisseur mesurée au MEB (photo 10 à 13, pl. III). Les filaments sont collés les uns aux autres par des produits de sécrétion extracellulaires (EPS, photos 9 et 10, pl. IV).

Les organismes de forme coccoïde sont formés de filaments pris en masse dans une membrane commune peu épaisse, visible seulement à basse tension d'accélération (photo 11, pl. IV). L'observation des mêmes organismes sous une tension d'accélération de 20 kV ne révèle pas l'existence d'une telle membrane (photo 12, pl. IV), à cause de la plus grande pénétration du faisceau d'électrons. Ces organismes sont épais de 180 à 250 μm sous le cryoMEBEC, c'est-à-dire à l'état hydraté, ce qui représente un accroissement de 2,5 à 3,5 fois leur diamètre à l'état sec (comparer la photo 11, pl. III avec la photo 12, pl. IV).

Abdou

On observe des filaments à extrémité arrondie, épais de 12,5 à 19 μm , formant un réseau superficiel, et qui ont tendance à s'associer (photo 13, pl. IV). La surface de certains filaments porte des chapelets de petits éléments sphériques de 50 nm environ (flèches, photos 14 et 15, pl. IV), agglomérés et reliés entre eux par des fils formés de produits de sécrétion extracellulaire (EPS, photos 14 et 15, pl. IV). Il s'agit probablement de bactéries. La réhumectation de la croûte s'accompagne d'une énorme production de produits de sécrétion extracellulaires (EPS, photo 16, pl. IV) formant un voile superficiel. La production de ce voile s'est révélée plus importante pour les échantillons mouillés 24 h avant l'observation (photo 16, pl. IV) que pour des échantillons observés peu de temps après leur humectation (comparer les photos 13 et 16, pl. IV).

La surface des filaments porte souvent des particules minérales de petite taille (60-80 nm), arrondies ou polyédriques, collées à leur surface (Pl, photo 15, pl. IV). Il peut s'agir de particules d'argiles.

B-2-3. Discussion

La réactivation des micro-organismes des croûtes s'accompagne d'un accroissement de leur taille. Cet accroissement est beaucoup plus sensible chez les organismes coccoïdes (2,5 à 3 fois leur diamètre à l'état sec) que pour les filaments (1,6 à 1,7 fois leur diamètre à l'état sec). Il résulte de l'absorption d'eau par les constituants des filaments et des organismes coccoïdes. Les filaments possèdent, en effet, une gaine protectrice qui enveloppe le trichome (photos 2 et 5, pl. IV ; et chap. II de cette partie) et les organismes coccoïdes une enveloppe mucilagineuse commune enserrant les filaments regroupés (photos 10-12, pl. IV). La gaine des filaments ainsi que l'enveloppe mucilagineuse des organismes coccoïdes est constituée majoritairement de polysaccharides qui ont la propriété de gonfler en absorbant de l'eau (Galun *et al.*, 1982 ; Campbell *et al.*, 1989 ; Belnap et Gardner, 1993 ; Verrecchia, 1995). Cette capacité de rétention de l'eau par la gaine des filaments limite la perte de l'eau par évaporation. Elle intéresse au plus haut point les propriétés de reviviscence des organismes présents au sein des croûtes dans les environnements arides.

La réactivation de l'activité des organismes des croûtes microbiotiques s'accompagne de l'apparition d'une énorme quantité de produits de sécrétion extracellulaires (EPS, photos 6, 7, 9, 14 et 16, pl. IV). Comme la gaine des filaments, ces produits sont majoritairement composés de polysaccharides. Ils interviennent dans le déplacement des organismes vers la lumière (phototactisme), en permettant un contact moins rugueux avec le substrat, ainsi que l'extraction des trichomes hors des gaines (Campbell *et al.*, 1989 ; Stal, 1995).

L'utilisation de la microscopie électronique à haute résolution a permis, par rapport au MEB, l'observation des structures très superficielles de tous les constituants. Cette information n'est pas accessible sous une tension d'accélération de 20 kV. La surface des filaments observés en haute résolution révèle l'association de particules minérales très fines (dont la taille est inférieure au micromètre) avec les surfaces organiques. La haute résolution permet également l'observation d'une mince enveloppe dans laquelle sont contenus les filaments formant les organismes coccoïdes. La microscopie à haute résolution représente ainsi un progrès important pour l'observation des surfaces naturelles des échantillons organo-minéraux, riches en eau, et fragiles, de sols (Défarge *et al.*, 1999) ou de sédiments (Défarge *et al.*, 1997).

DEUXIÈME CHAPITRE DÉTERMINATION DES MICRO-ORGANISMES

Dans le chapitre précédent les micro-organismes ont été décrits d'après leur morphologie externe. Ainsi avons-nous distingué des filaments, noirs, rouges ou verts, et des organismes de forme coccoïde. Dans ce chapitre nous donnons le résultat de l'observation entre lame et lamelle de ces mêmes organismes une fois isolés. Les caractéristiques micromorphologiques, externes et internes, de ces organismes ont permis leur identification.

Il a été établi, d'après des travaux précédents (Ashley *et al.*, 1985 ; Reynaud et Lumpkin, 1988 ; West, 1990 ; St. Clair et Johansen, 1993 ; Eldridge et Greene, 1994a) que les organismes présents dans les croûtes microbiotiques sont, en majorité, des cyanobactéries, accompagnées de lichens, de champignons et de chlorophycées (algues vertes). Les croûtes microbiotiques de la région de Banizoumbou contiennent majoritairement des cyanobactéries et des chlorophycées (Malam Issa *et al.*, 1999). Nous rappellerons donc brièvement les principales caractéristiques morphologiques des cyanobactéries et des algues, avant de présenter les résultats de nos observations.

I. RAPPELS SUR LA MORPHOLOGIE DES CYANOBACTERIES ET DES ALGUES

A. Les cyanobactéries

Pendant longtemps les cyanobactéries ont été classées parmi les algues sous le nom d'algues bleues ou cyanophycées. Il a fallu attendre les années 1950 pour que l'utilisation de la microscopie électronique révèle que la cellule des cyanobactéries ne possède pas de membrane nucléaire bien distincte, contrairement à celle des algues. Cette propriété rapproche les cyanobactéries des bactéries au sein du groupe des procaryotes et les éloigne des algues, qui sont des eucaryotes.

Les cyanobactéries sont des organismes unicellulaires ou pluricellulaires, dont l'appareil végétatif, ou thalle, est constitué de cellules isolées ou groupés en colonies (le plus souvent disposés filamenteuses), dépourvues d'un noyau entouré d'une membrane et de mitochondries (Grassé, 1978). On distingue ainsi deux types morphologiques distincts : les formes filamenteuses et les formes coccoïdes.

Les formes non filamenteuses regroupent tous les organismes unicellulaires, isolés ou groupés en colonies.

Les formes filamenteuses regroupent la grande majorité des espèces pluricellulaires. Elles sont formées par une file de cellules, appelée trichome, qui peut être linéaire ou ramifié. Les cellules du trichome sécrètent parfois des substances mucilagineuses formant une gaine autour du trichome. L'ensemble du trichome et de la gaine constitue le filament. Un filament est constitué d'un seul trichome chez les espèces uniaxiales ou de plusieurs trichomes chez les formes pluriaxiales. Les cyanobactéries filamenteuses peuvent être subdivisées en deux groupes distincts: les cyanobactéries homocystes, chez lesquelles le trichome est composé d'une file de cellules toutes identiques et les cyanobactéries hétérocystes, chez lesquelles on trouve, à côté des cellules végétatives, des cellules différenciées et spécialisées appelées hétérocystes, ayant pour fonction de fixer de l'azote. Les formes filamenteuses se multiplient, en général, par l'intermédiaire d'hormogonies, qui sont des petits fragments de trichome se formant à la suite de la mort d'une ou de plusieurs cellules intercalaires dans la file des cellules formant le trichome.

Les cyanobactéries possèdent un équipement pigmentaire comprenant de la chlorophylle a et des pigments protéiques, les phycobiliprotéines, qu'on retrouve aussi chez les algues rouges. Les phycobiliprotéines renferment au moins trois types de protéines pigmentaires : les phycoérythrine rouges, les phycocyanine bleues et les allophycocyanine

bleues (Selosse, 1996). La variété de ces pigments explique celle de la couleur des populations qui les contiennent.

B. Les algues microscopiques

Les algues présentent trois types d'organisation morphologique :

- le type unicellulaire ou colonial (I, tableau 2). L'algue est formée de cellules toutes identiques, capables de se diviser individuellement par bipartition ou de se transformer directement en organe de reproduction (sporocystes ou gamétocystes)

- le type filamenteux (II, tableau 2). L'appareil végétatif est formé de filaments dont les cellules, toutes identiques, ont gardé la capacité de se diviser. Dans certains cas, seules les cellules terminales ont gardé cette capacité et peuvent devenir des cellules initiales.

- un type où la structure est complexe. L'appareil végétatif, ou cladome, correspond à un système de filaments à croissance terminale ou subterminale. Certains de filaments sont à croissance illimitée ; ils sont appelés les axes. Les autres filaments, à croissance limitée, sont appelés pleuridies.

Les trois types morphologiques sont subdivisés en sous-types dont les caractéristiques essentielles sont résumées dans le tableau 2.

Tableau 2 : Typologie morphologique des algues (d'après Feldmann, 1978)

				Répartition des différents types					
				Rhodo- phytes	Pyrrophy- cophytes	Chrysophy- cophytes	Phéophy- cophytes	Chlorophy- cophytes	
<i>Types :</i>									
I. — Cellules isolées ou en colonies de cellules se divisant toutes individuellement ou se transformant toutes en sporocystes ou en gamétocystes (ARCHÉTHALLES)	Cellules se dissociant après division	cellules mobiles par des flagelles sans paroi rigide, mobiles par des pseudopodes	monadoïde	0	+	+	0	+	
			amiboïde	0	+	+	0	0	
	Cellules restant groupées après division	en colonies flagellées.	colonial	0	+	+	0	+	
			palmelloïde	+	+	+	0	+	
			trichoïde	+	+	+	0	+	
	Cellules incapables de divisions végétatives	en masse entourée d'une gelée	plasmodial	0	+	+	0	+	
			coccoïde	isolées	0	+	+	0	+
				groupées en colonies	0	0	+	0	+
	II. — Cellules unies en filaments généralement ramifiés à croissance intercalaire ou terminale (NÉMATOTHALLES)	Thalles composés de filaments cellulaires rampants et de filaments dressés souvent inégalement développés parfois réduit à la partie rampante ou à la partie dressée.	nématothal- lien siphoné		+	+	+	+	+
					0	0	+	0	+
III. — Filaments de plusieurs catégories, à croissance terminale ou subterminale les uns à croissance illimitée (axes), les autres à croissance limitée (rameaux latéraux ou pleuridies) (CLADOMES)	Axes formés d'une file unique de cellules	cladomien uniaxial	+	0	0	+	+		
	Axes formés d'un faisceau de filaments à croissance synchrone	cladomien multiaxial	+	0	0	+	+		
								(siphoné)	

II. MÉTHODES D'OBSERVATION DES ORGANISMES ISOLÉS

Les observations ont été réalisées sur des micro-organismes réactivés en humectant un fragment de croûte microbiotique avec de l'eau distillée, 4 à 24 h avant l'observation. La préparation comporte deux étapes : une préparation préalable des organismes, sous la loupe binoculaire. Les micro-organismes sont prélevés à l'aide d'une pince, puis placés dans un verre de montre contenant de l'eau. On procède alors à la séparation des filaments de la matrice minérale qui y adhère encore.

Les micro-organismes ainsi séparés sont ensuite placés entre lame et lamelle puis observés au microscope photonique (type Wild M 20 équipé d'une chambre claire). Les observations décrites dans la suite de ce chapitre ont été réalisées à un grossissement x100, sous immersion d'huile.

Pour chaque échantillon la préparation et l'observation ont été réalisées en double.

On n'a pas pu, faute de temps, observer les croûtes de tous les sites. Le choix a été opéré en se basant sur les critères morpho-pédologiques (site, substrat, morphologie), ainsi que sur les résultats des investigations au stéréo-microscope et au MEB.

III. PRESENTATION DES RESULTATS

A. Aspect général

L'humectation des échantillons a pour effet d'entraîner l'extrusion de trichomes, entiers ou fragmentés (hormogonies), hors des gaines qui les entouraient. Ce phénomène a été particulièrement actif chez les espèces pluriaxiales où l'on voit les trichomes se déplacer d'abord à l'intérieur de la gaine avant de traverser celle-ci pour gagner l'extérieur. Les trichomes et les hormogonies libérés sont donc accompagnés de nombreuses gaines vides.

L'examen des échantillons mouillés et exposés à la lumière révèle, dès le deuxième jour, l'apparition d'une couleur verte en surface, témoignant de l'activation du métabolisme chlorophyllien.

L'analyse des caractéristiques morphologiques (couleur, forme, taille, disposition) des trichomes, des hormogonies ou de la gaine a permis d'identifier au total 16 espèces différentes, comprenant 14 cyanobactéries et 2 chlorophycées.

Les cyanobactéries se répartissent dans 8 genres différents, *Porphyrosiphon*, *Schizothrix*, *Scytonema*, *Microcoleus*, *Lyngbya*, *Phormidium*, *Nostoc*, *Chroococcus* (tableaux 3 et 4), parmi lesquels on compte un seul genre non filamenteux (*Chroococcus*), 2 genres hétérocystés (*Scytonema* *Nostoc*) et 1 genre pluriaxial (*Microcoleus*).

Les chlorophycées sont formées exclusivement d'espèces non filamenteuses appartenant aux genres *Desmococcus* et *Actinotaenium* (tableau 4).

Dans de rares cas, d'autres micro-organismes accompagnent les cyanobactéries et les chlorophycées. Il s'agit vraisemblablement de champignons et de mousses. Les structures qui auraient permis leur identification n'ont pas résisté au dessèchement des croûtes.

Tableau 3 : Micro-organismes observés dans les sites des jachères.

Espèces	A2	Chef 2	Chef 3	Hama	J2	Mali Djibo	Mali Djibo ravine
<i>Lyngbya epiphytica</i> Hieron	-	-	-	+	-	-	-
<i>Microcoleus lacustris</i>	-	-	-	-	+	-	+
<i>Microcoleus sociatus</i> W. & G.S. West	+	+	+	+	+	+	+
* <i>Nostoc</i> Vaucher sp.	+	-	-	+	+	+	+
<i>Phormidium mucosum</i> Gardner	-	-	+	-	-	-	-
<i>Porphyrosiphon kaernbachii</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Schizothrix penicillata</i> (Kütz.) Gomont	-	+	-	-	+	-	+
* <i>Scytonema javanicum</i> Bornet	+	-	+	+	+	-	-
* <i>Scytonema stuposum</i> (Kütz.) Bornet	-	-	-	-	-	-	-

+ présence, * espèces à hétérocystes

Tableau 4 : Micro-organismes observés dans les divers sites de la brousse tigrée.

Espèces	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5
<i>Chroococcus limneticus</i> Lemm.	+	-	-	-
<i>Lyngbya aerugineo-coerulea</i> (Kütz.) Gomont	-	-	+	-
<i>Lyngbya aestuarii</i> Lieberman	-	-	-	+
<i>Lyngbya epiphytica</i> Hieron	-	-	-	+
<i>Microcoleus sociatus</i> W. & G.S. West	-	+	-	+
Cyanobactéries * <i>Nostoc</i> Vaucher sp.	-	+	-	-
<i>Phormidium mucosum</i> Gardner	-	+	-	-
<i>Schizothrix friesii</i> (Ag.) Gomont	+	+	+	+
<i>Schizothrix penicillata</i> (Kütz.) Gomont	+	+	+	-
* <i>Scytonema javanicum</i> Bornet	-	+	-	-
* <i>Scytonema stuposum</i> (Kütz.) Bornet	-	+	-	-
Chlorophycées <i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex Arch.) Laundon	+	-	-	-
<i>Actinotaenium cucurbita fo. rotundatum</i> (Krieg.) Teiling	-	-	-	+

+ = présence, * = espèces à hétérocystes

B. Description des différents taxons

B-1. Les espèces non hétérocystées

Chroococcus limneticus (n° 4, fig. 8)

Cette espèce correspond aux organismes en forme de cupules observés au site 2 de la brousse tigrée. Elle appartient au groupe des cyanobactéries non filamenteuses, qui vivent en colonies de deux ou plusieurs cellules, entourées par une gaine peu épaisse. Les cellules sont sphériques à subsphériques ; leur diamètre varie de 8 à 10 μm et leur contenu d'une couleur bleue-verte à verte vive.

Lyngbya aerugineo-coerulea (n° 13, fig. 9)

Filaments simples, droits, munis d'une gaine incolore, extrémité arrondie. Les trichomes sont formés de cellules cylindriques de 7 à 10 μm de long sur 3 à 4 μm de large, non constrictées au niveau des cloisons transversales, à contenu bleu-vert, granulaire.

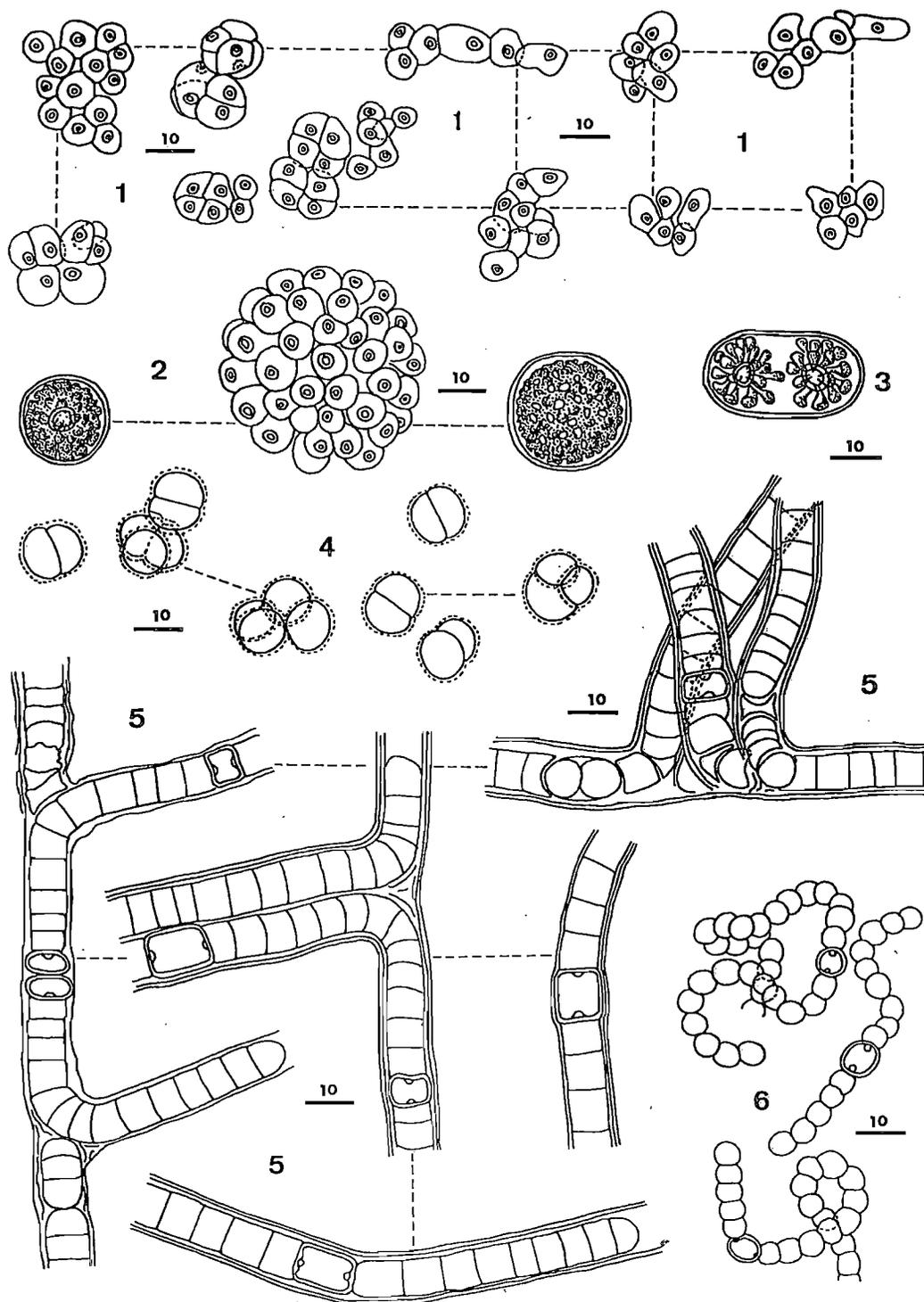


Fig. 8 : n° 1-6. (1) *Desmococcus olivaceus* (Pers. ex Arch.) Laundon. (2) *Macrochloris* Korch. sp. (3) *Actinotaenium cucurbita* fo. *Rotundatum* (Krieg.) Teiling. (4). *Chroococcus limneticus* Lemm. (5) *Scytonema Javanicum* Bornet. (6) *Nostoc vaucher* sp.

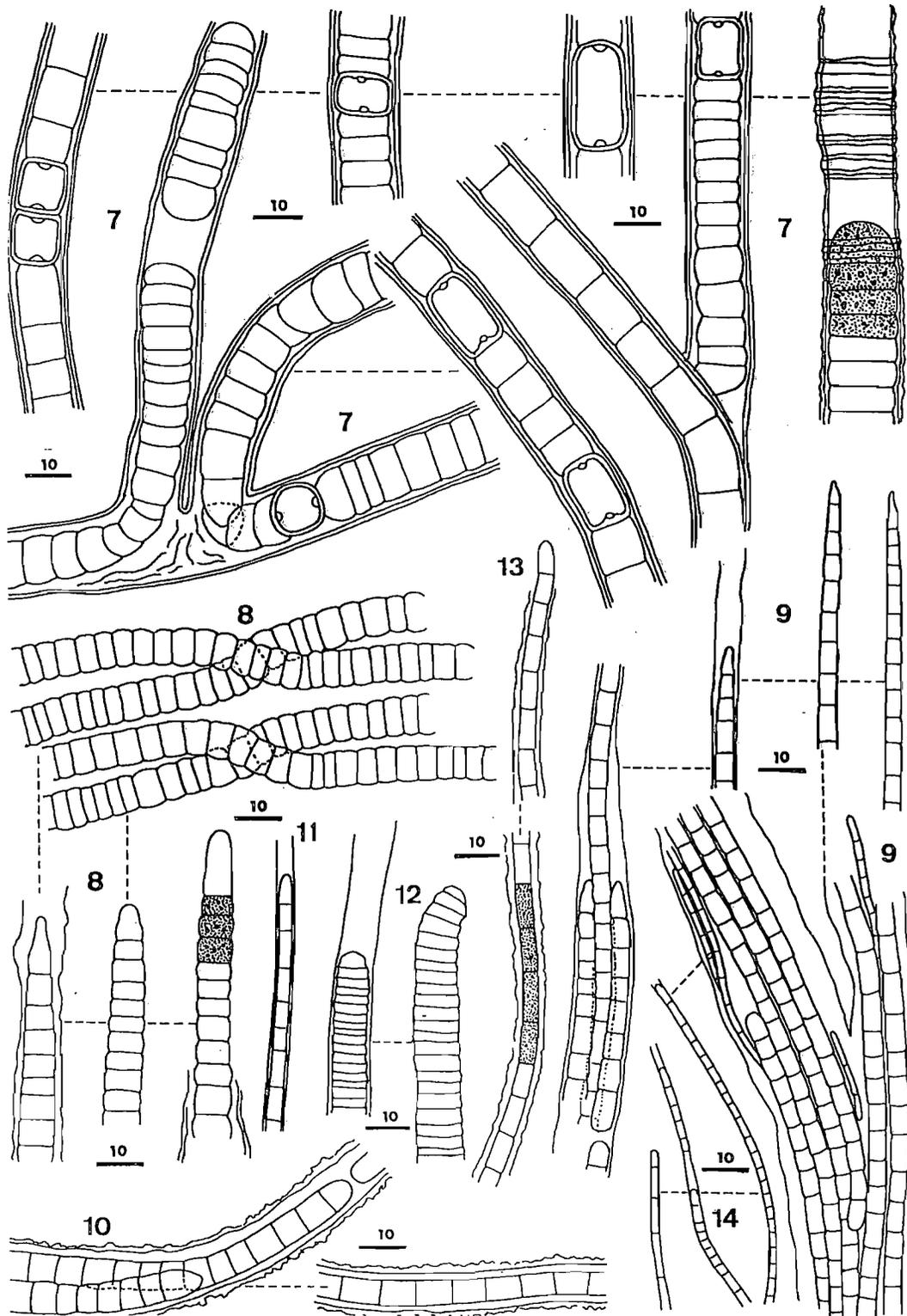


Fig. 9 : n° 7-14. (7) *Scytonema stuposum* (kütz.) Bornet. (8) *Schizothrix friesii* (Ag.) Gomont. (9) *Microcoleus sociatus* W. & G. S. West. (10) *Schizothrix penicillata* (Kütz.) Gomont. (11) *Phormidium mucosum* Gardner. (12) *Lyngbya aestuarii* Liebman. (13) *Lyngbya aerugineo-coerulea* (Kütz.) Gomont. (14) *Lyngbya epiphytica* Hieron.

† Dessins réalisés par M. A. Couté.

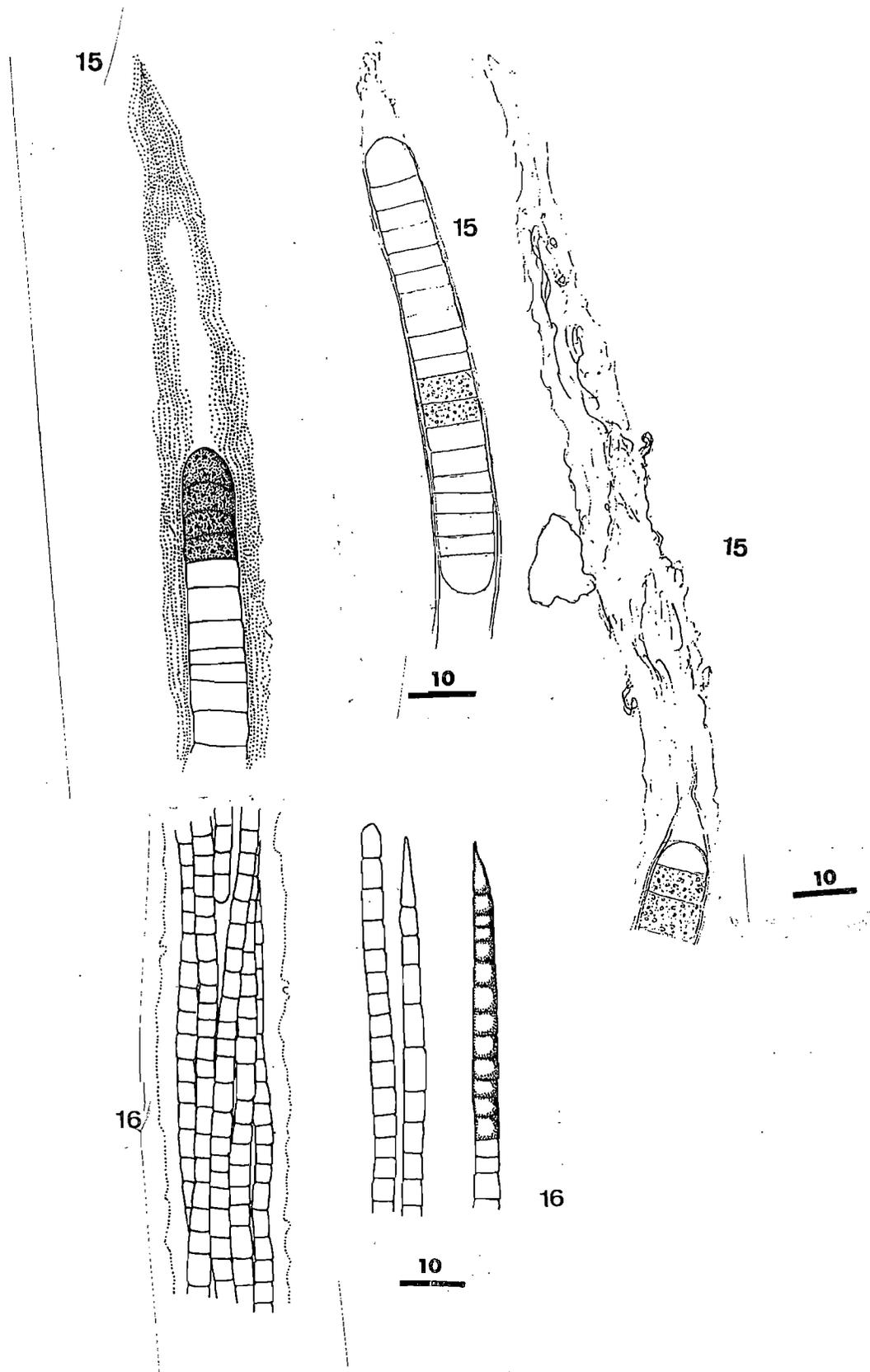


Fig. 10 : n° 15-16. (15). *Porphyrosiphon kaernbachii*. (16). *Microcoleus lacustris*.

Lyngbya aestuarii (n° 12, fig. 9)

Filaments simples, munis d'une gaine peu épaisse. Les cellules ont une forme parallélépipédique de 7 à 10 µm de large sur 1,5 à 3,5 µm de long et un contenu bleu-vert.

Lyngbya epiphytica (n° 14, fig. 9)

Organisme formé de filaments simples, épiphytes sur la gaine de *Microcoleus sociatus* (n° 9, fig. 9). Les filaments sont dépourvus de gaine, formés de cellules bleu-vert de forme cylindrique, de 2 µm de large sur 2 à 5 µm de long.

Microcoleus lacustris (n° 16, fig. 10)

Cette espèce correspond à certains filaments verts observés dans les échantillons des croûtes de jachères.

Ces organismes sont formés de filaments simples munis d'une gaine incolore contenant plusieurs trichomes se terminant en pointe. Les cellules formant les trichomes à contenu bleu-vert ont une forme presque carrée, de 4 à 7 µm de longueur sur 4 à 5 µm de largeur.

Microcoleus sociatus (n° 9, fig. 9)

Cette espèce correspond à certains filaments verts observés dans certains échantillons de croûtes des jachères.

Elle est formée de filaments simples possédant une gaine incolore, d'épaisseur variable, contenant plusieurs trichomes. Les cellules du trichome ont une forme cylindrique de 6 à 8 µm de longueur sur 2,5 à 3 µm de largeur et un contenu bleu-vert et granulaire.

Phormidium mucosum (n° 11, fig. 9)

Filaments simples, droits, sans gaine, se terminant en pointe à extrémité arrondie. Les cellules, non constrictées au niveau des cloisons transversales, à contenu bleu-vert granulaire, ont la forme d'un cylindre long de 5 à 6 µm et large de 2,5 à 3 µm.

Porphyrosiphon kaernbachii (n° 15, fig. 10)

Cette espèce correspond à la plupart des filaments rouges observés au stéréomicroscope dans les échantillons des croûtes de jachère.

Il s'agit de filaments simples, droits, munis d'une gaine lamellaire effilée et incolore vers la terminaison du filament et contenant un seul trichome. La gaine est brun-jaune à rouge-orangée, épaisse de 5 à 8 µm environ et constituée de lamelles parallèles. Les cellules sont parallélépipédiques à subparallélépipédiques, de 13 à 15 µm de large sur 5 à 10 µm de longueur, légèrement constrictées au niveau des cloisons transversales, à contenu bleu-vert pâle et granuleux.

Schizothrix friesii (n° 8, fig. 9)

Cette espèce correspond à certains filaments rouges observés dans les échantillons de croûtes de la brousse tigrée.

Cet organisme est formé de filaments simples, flexueux, munis d'une gaine incolore et lamellaire, et se terminant en pointe arrondie. Les cellules présentant des constrictions au niveau des cloisons transversales, ont un contenu bleu-vert vif et granulaire et une forme

parallélépipédique à subparallélépipédique (5 à 7 µm sur 3,5 à 5 µm).

Schizothrix penicillata (n° 10, fig. 9)

Filaments simples, droits, sans gaine, formés de cellules parallélépipédiques à subparallélépipédiques, de 7 à 7,5 µm sur 4 à 6 µm, constrictées au niveau des cloisons transversales et à contenu bleu-vert pâle et granulaire. La cellule apicale possède une extrémité arrondie.

B-2. Espèces hétérocystées

Nostoc sp. (n° 6, fig. 8)

Cette espèce correspond aux organismes de forme coccoïde observés dans des échantillons de croûtes des jachères et de la brousse tigrée.

Elle possède un thalle brun, coccoïde, formé de plusieurs filaments contenus dans une enveloppe commune. Les cellules formant les filaments sont sphériques à elliptiques, de 4 à 6 µm de diamètre. Entre ces cellules s'intercalent des hétérocystes, subsphériques, de 5 à 6 µm de diamètre.

Scytonema javanicum (n° 5, fig. 8)

Cette espèce correspond à certains filaments noirs observés dans des échantillons de croûtes des jachères et de la brousse tigrée.

L'observation entre lame et lamelle a montré que cette espèce est formée de filaments longs et flexueux, à fausse ramification et munis d'une gaine jaune. Celle-ci est lamellaire, épaisse de 2 à 2,5 µm et contient un seul trichome. Les cellules formant les trichomes sont vert à vert-olive, de forme parallélépipédique, de 5 à 6 µm de longueur sur 8 à 9 µm de largeur. Les hétérocystes, sphériques, s'intercalent entre les cellules.

Scytonema stuposum (n° 7, fig. 9)

Cette espèce correspond à certains filaments noirs observés dans des échantillons de croûtes des jachères et de la brousse tigrée.

L'observation entre lame et lamelle a montré que cette espèce est formée de filaments longs et flexueux, à fausse ramification, formés d'une gaine jaune, lamellaire, épaisse de 1 à 2 µm et contenant un seul trichome. Les cellules du trichome sont colorées en bleu-vert. Elles ont une forme rectangulaire, de 3 à 8 µm de longueur sur 4 à 6 µm de largeur, et sont séparées séquentiellement par des hétérocystes sphériques.

B-3. Les chlorophycées

Deux espèces appartenant au type morphologique I (Tableau 2) ont été identifiées. Il s'agit de *Desmococcus olivaceus* et *Actinotaenium cucurbita fo. rotundatum*.

Actinotaenium cucurbita fo. rotundatum (n° 3, fig. 8)

Forme non filamenteuse, large de 16 µm, longue de 32 µm.

Desmococcus olivaceus (n° 1, fig. 8)

Forme non filamenteuse (coccoïde), constituant une colonie de cellules collées les unes aux autres, d'un diamètre de 4 à 8 µm, de 11 µm de longueur sur 7 µm de largeur et possédant un contenu vert vif.

C. Répartition des micro-organismes dans les différentes croûtes

C-1. Jachères

Le cortège micro-organique des jachères est constitué uniquement de 9 espèces différentes de cyanobactéries (tableau 3).

Les populations cyanobactériennes sont dominées par l'espèce *Porphyrosiphon kaernbachii*, qui est commune à tous les sites, à l'exception de la jachère récente A où l'on note une prédominance des espèces *Scytonema javanicum*, *Nostoc sp.* et *Microcoleus sociatus*. Le maximum d'espèces (7) a été observé dans les croûtes de la parcelle J2 (tableau 4).

La répartition des espèces hétérocystées semble être liée à la nature du substrat. En effet, la présence de ces espèces a été notée exclusivement sur les substrats sableux. Les croûtes de la jachère ancienne Chef 2, dont le substrat est très riche en limons, sont dépourvues d'espèces hétérocystées.

C-2. Brousse tigrée

Les micro-organismes observés au sein de la brousse tigrée incluent 11 cyanobactéries et deux chlorophycées, *Desmococcus olivaceus* et *Actinotaenium cucurbita fo. rotundatum* (tableau 5). Les populations de cyanobactéries se composent d'une espèce non filamenteuse (*Chroococcus limneticus*) et de 10 espèces filamenteuses différentes (tableau 5).

L'espèce *Schizothrix friesii* est commune et dominante dans tous les sites, à l'exception du site 3 où c'est l'espèce *Scytonema stuposum* qui prédomine.

Le maximum d'espèces (7) a été observé au site 3.

IV. DISCUSSION

Les croûtes microbiotiques de jachères et de la brousse tigrée sont composées en majorité de cyanobactéries appartenant aux genres *Schizothrix*, *Scytonema*, *Porphyrosiphon*, *Microcoleus*, *Nostoc* et *Lyngbya*. Toutes les espèces identifiées, à l'exception de l'espèce *Porphyrosiphon kaernbachii* (tableaux 4), sont des espèces fréquemment répertoriées dans le cortège des micro-organismes constituant les croûtes microbiotiques des régions arides (Johansen, 1993). Cependant les indications écologiques sur la répartition des espèces de cyanobactéries sont rares dans la littérature. Les genres *Schizothrix* et *Porphyrosiphon* sont communs dans les régions chaudes. Les espèces à hétérocystes sont considérées comme inféodées aux environnements pauvres en composés azotés. Les genres *Microcoleus* et *Nostoc* sont, comme beaucoup de genres de cyanobactéries, des espèces cosmopolites qui s'adaptent à des environnements variables en développant des équipements spécifiques (gainés, pigments, akinètes, structures de résistance, etc.). Certaines espèces, appartenant notamment aux genres *Porphyrosiphon*, *Schizothrix* et *Microcoleus*, et observées dans le cadre de cette étude possèdent certains de ces équipements (gaine épaisse, pigments).

Les organismes dominants possèdent une gaine mucilagineuse, simple ou lamellaire, souvent épaisse (fig. 8, n° 5 ; fig. 9, n° 7 et 10 ; fig. 10, n° 15 et 16). Elle enveloppe les

trichomes et leur procure une protection mécanique, par exemple contre l'impact des pluies de forte intensité ou les vents (Danin, 1996). La gaine limite le stress hydrique des organismes particulièrement pendant l'intervalle de temps séparant deux pluies et pendant la saison sèche. Elle est, en effet, formée de polysaccharides dont la structure permet l'absorption d'une quantité d'eau d'une masse voisine de 8 à 10 fois sa masse sèche (Campbell, 1979 ; Belnap et Gardner, 1993 ; Verrecchia et al., 1995). La déshydratation de ces organismes pendant l'intervalle de temps séparant deux pluies, peut ainsi être réduite. Certaines espèces (*Microcoleus sociatus*, *Microcoleus lacustris* et *Nostoc sp.*) possèdent, en outre, la faculté de s'associer au sein d'une gaine ou d'une enveloppe commune (fig. 9, n° 10 et 14 ; fig. 10, n° 16), ce qui peut leur conférer une résistance accrue à des conditions d'aridité (Danin, 1996).

Certaines espèces possèdent des pigments qui colorent la gaine. C'est là une caractéristique des cyanobactéries terrestres (Whitton, 1992). Les gaines jaunes et brunes sont très répandues ainsi que les gaines rouges et violettes. La couleur bleue et rouge de certaines gaines est liée à une substance appelée la gloeocapsine, tandis que les gaines jaunes ou brunes contiennent de la scytonemine (Whitton, 1992). Ces substances permettent l'absorption d'une partie des rayonnements solaires. Ainsi les gaines à pigmentation rouge de l'espèce *Porphyrosiphon kaernbachii*, et jaune à verte des espèces *Scytonema stuposum* et *Scytonema javanicum*, jouent-elles pour ces espèces un rôle protecteur. Cette adaptation pigmentaire est probablement un facteur contrôlant l'abondance de ces espèces dans la région de Banizoumbou. Les espèces dont la gaine est dépourvue de pigments et appartenant, par exemple, aux genres *Microcoleus* et *Schizothrix*, n'affleurent pas à la surface du sol mais se rencontrent à quelques millimètres de profondeur ; où elles sont protégées par un lit de particules superficielles. Les croûtes microbiotiques sèches sont très fréquemment noires. Cette teinte est favorable à l'absorption des rayonnements lumineux et donc à la protection des organismes contre des rayonnements agressifs (Danin, 1996).

Pendant les périodes de sécheresse, les micro-organismes sont en état de dormance, à l'abri dans la gaine qui les protège. Mais le développement de la plupart des cyanobactéries se fait à l'extérieur de la gaine. Ainsi, au retour de conditions hydriques favorables, les trichomes sont-ils expulsés hors des gaines, d'abord mécaniquement, par le gonflement centripète de la gaine, ensuite grâce à la motilité propre du trichome (Campbell et al., 1989 ; Stal, 1995). Le déplacement du trichome est facilité par la présence des produits de sécrétion extracellulaires qui assurent des contacts non rugueux entre l'organisme et les particules minérales (Belnap et Gardner, 1993). Toutes les espèces photosynthétiques, et particulièrement les organismes à gaine incolore entourés d'une couche de particules, sont dotés d'un phototactisme positif (déplacement en direction de la lumière). Celui-ci s'active lorsque les croûtes sont mouillées, ainsi qu'en témoigne l'apparition de la couleur verte en surface de la croûte, dans ces conditions. La capacité des cyanobactéries à se mouvoir entre les particules joue un rôle important dans l'extension verticale des croûtes microbiotiques. Lors de leur mouvement vers la lumière, les micro-organismes phototactiques agrègent, en effet, au sol les particules minérales avec lesquelles elles entrent en contact. Les gaines vidées et les substances polysaccharidiques et glycoprotéiques servent ainsi de ciment aux particules et contribuent à l'enrichissement du sol en carbone et en azote. Campbell et al. (1989) attribuent ainsi, dans l'Utah (USA), un rôle pionnier à l'espèce *Microcoleus vaginatus* dans le stade d'installation de croûtes microbiotiques. Par sa grande capacité de mouvement cet organisme structure le sol et offre un substrat stabilisé, favorable à l'installation d'autres micro-organismes, puis d'organismes supérieurs.

Les chlorophycées sont rares au sein des croûtes microbiotiques que nous avons étudiées. Ce sont des micro-organismes dont l'exigence hydrique est plus élevée et la résistance beaucoup plus faible vis-à-vis de la sécheresse que celles des cyanobactéries (De Winder, 1990). On en trouve des représentants dans des croûtes microbiotiques très évoluées où les cyanobactéries ont préalablement joué le rôle d'organismes pionniers (De Winder, 1990). Elles sont connues pour leur capacité à améliorer l'état hydrique de leur substrat (De Winder, 1990). Les résultats de cette étude montrent la présence de ces organismes dans deux sites (n° 2 et n° 5) au sein de la brousse tigrée (tableau 4). Nous n'avons pas d'éléments

d'explication de la présence de ces organismes exigeants en eau au site 2. Par contre leur présence au site 5, au cœur du fourré et à côté des mousses, tient probablement aux conditions hydriques favorables qui y règnent.

Au total, les croûtes microbiotiques des jachères et de la brousse tigrée sont composés de micro-organismes, en majorité des cyanobactéries, capables d'adaptations à des conditions de vie difficiles, voire extrêmes. Ces adaptations (épaisseur et couleur de la gaine, mode d'association des filaments), sont le fait des cyanobactéries. Les chlorophycées qui accompagnent souvent ces cyanobactéries sont inféodées aux substrats dont les conditions hydriques sont favorables.

TROISIEME CHAPITRE

CARACTERISTIQUES MICROMORPHOLOGIQUES DES PROFILS DE CROUTES MICROBIOTIQUES

I. DESCRIPTION, AU MICROSCOPE PHOTONIQUE, DES PROFILS DE SOLS ENCROUTES

A. Matériels et méthodes d'observations

Les observations ont été réalisées en lumière transmise à des grossissements de x25, x63 et x250, à l'aide d'un appareil de type Leitz orthoplan, et à des grossissements de x31 et x78 à l'aide d'un appareil de type "Zeiss Universal light microscope".

Les lames minces observées ont une dimension de 45 x 65 mm. Leur mode de préparation est donné en annexe I. Elles portent des profils de sols encroûtés épais de 5 cm, provenant des parcelles de jachère et de la brousse tigrée.

Les six échantillons des jachères décrits proviennent des parcelles A2, Abdou, Chef 2, Chef 3, Hama et J2. Ils ont été choisis en fonction de leur substrat et avec le souci de respecter les classes de croûtes définies d'après les faciès superficiels observés au stéréo-microscope (3^{ème} partie, chap. I, II-A-3). Ainsi a-t-on décrit les profils de deux sols encroûtés de jachères anciennes dans les zones déprimées (Chef 2 et Abdou), de trois échantillons de sols encroûtés de jachères anciennes sur buttes sableuses (Chef 3, Hama et J2) et d'un échantillon de sol encroûté de jachère récente sur substrat sableux (1 an, A2). Par contre, tous les sols des sites de la brousse tigrée ont été décrits.

B. Présentation des résultats obtenus

Les résultats des observations sont illustrés par les photos 1 à 25 de la planche V.

B-1. Echantillons de jachères

B-1-1. Parcelle A2 (jachère récente)

La partie supérieure du profil (photo 1, pl. V), épaisse d'environ 5 à 6 mm, contient des matériaux sableux grossiers (Q, photo 1, pl. V) et des matériaux fins (Pl, photo 1, pl. V) en remplissage des vides entre les grains grossiers. La porosité est constituée par des vides polyconvexes (V, photo 1, pl. V). Ces caractéristiques sont celles d'une croûte structurale de type croûte d'illuviation (cf. 1^{ère} partie, II, B-1-1), résultant de l'érosion lente de la couche superficielle. Elle porte en surface une croûte microbiotique (flèches, photo 1, pl. V) très mince, associée à un niveau d'épaisseur variable, de 0,3 à 1 mm, riche en particules fines (Pl, photo 1, pl. V). En profondeur, quelques filaments isolés sont repérés (F, photo 1, pl. V) ; ils sont associés à un niveau riche en particules fines.

La partie inférieure du profil, observée à environ 10 mm de profondeur, est représentée dans la photo 2, pl. V. Elle est composée d'éléments grossiers (Q, photo 2, pl. V) associés à des particules fines (Pl, photo 2, pl. V) formant des agrégats plus ou moins organisés (A, photo 2, pl. V). La structure du sol, caractérisée par des pores en cavités partiellement ouvertes, est moins compacte que dans la partie supérieure.

B-1-2. Parcelle Abdou (jachère ancienne)

Le profil du sol montre, sur une profondeur d'environ 6 à 7 mm, une alternance de couches riches en particules fines (Pl, photos 3 et 4, pl. V) et de couches plus grossières (Q, photos 3 et 4, pl. V). Il peut être subdivisé en unités répétitives, formées d'une couche de sable (0,4 à 2 mm d'épaisseur) sur laquelle repose une couche de particules fines, épaisse de 0,1 à 0,3 mm. La porosité des couches est constituée de pores de forme polyconvexe à vésiculaire, résultant de la compaction des matériaux (V, photo 3, pl. V). Cette succession des couches est caractéristique des croûtes de dépôt de particules transportées par les eaux de ruissellement (cf. 1^{ère} partie, II, B-2).

Les croûtes microbiotiques sont visibles en surface (flèches, photos 3 et 4, pl. V), composées de filaments allongés dans les espaces inter-particulaires (F, photos 3 et 4, pl. V) ; elles sont associées à une couche superficielle riche en éléments fins (Pl, photos 3 et 4, pl. V). Des croûtes microbiotiques anciennes sont également reconnaissables en profondeur (flèches, photos 3 et 4, pl. V), formant des lamines sombres et résultant de l'association entre des particules fines (Pl, photo 5, pl. V) et des filaments (F, photo 5, pl. V). Cette association est illustrée par la photo 5. Les niveaux correspondant aux croûtes microbiotiques renferment des pores, de forme allongée ou sinueuse (V, photo 3, pl. V).

Le substrat sur lequel se sont formées ces croûtes successives, visible à environ 10 mm de profondeur, est illustré dans la photo 6. Il se compose d'éléments mixtes (non triés) et renferme beaucoup de restes de végétaux supérieurs (Vx, photo 6, pl. V), qui sont quasiment absents en surface et à plus faible profondeur (< 10 mm). Les pores sont polyconvexes et peuvent être remplis d'éléments fins illuviés (L, photo 6, pl. V).

B-1-3. Parcelle Chef 2 (jachère ancienne)

Le profil de sol de la parcelle Chef 2 montre, sur une épaisseur d'environ 5 à 6 mm, une succession de couches constituées d'un niveau laminé d'éléments fins (argiles et limons fins) surmontant un niveau d'éléments plus grossiers (limons grossiers à sables fins). Les pores au sein de ces couches se caractérisent par des formes polyconvexes à vésiculaires (V, photos 7 et 8, pl. V). Cette structure est typique d'une croûte de décantation (cf. 1^{ère} partie, II, B-2).

La croûte microbiotique est visible en surface (flèche, photo 8), formée de filaments allongés (F, photos 7 et 8) associés à des éléments fins minéraux. Elle est constituée de deux niveaux formés de filaments associés à des particules fines, séparés par un niveau d'éléments grossiers (Q, photo 8, pl. V) qui renferme également de nombreux filaments. En dessous, des croûtes microbiotiques anciennes sont visibles (flèches, photos 7 et 8, pl. V) ; elles sont situées au sommet des couches d'éléments fins (Pl, photo 7 et 8, pl. V) qui constituent leurs bases, et sont recouvertes de couches d'éléments grossiers (Q, photo 7 et 8, pl. V) qui constituent leur toit. Au sein des niveaux à croûtes, les pores ont des formes de fentes allongées ou sinueuses, correspondant à des espaces entre des filaments ou entre des filaments et des particules minérales.

Le substrat des niveaux encroûtés observé à 7 mm de profondeur, contient des agrégats plus ou moins individualisés (A, photo 7, pl. V) et des pores communicants (V, photo 7, pl. V).

B-1-4. Parcelle Chef 3 (jachère ancienne)

Le profil du sol au site Chef 3 contient majoritairement des sables. Les 5 mm superficiels montrent, de la base vers le sommet (photo 9, pl. V) :

- un niveau constitué de matériaux sableux à structure lâche, sans signe de compaction, poreux (V, photos 9 et 10, pl. V). Les particules fines, peu abondantes (Pl, photos 9 et 10, pl. V), entourent les éléments grossiers (Q, photo 9 et 10, pl. V). Ce niveau appartient au substrat du profil ;

- un niveau constitué d'éléments fins bien triés formant une couche épaisse d'environ 0,5 à 0,7 mm. Il associe des éléments allongés peu abondants d'anciens filaments transformés (F, photo 9, pl. V).

- un niveau épais de 0,8 à 1,5 mm, formé de particules non triées, en majorité grossières. Les particules fines (Pl, photo 9, pl. V) sont réparties de façon homogène dans le matériau ou sont concentrées dans des couches discontinues et peu épaisses. Au-dessus de ces dernières on observe quelques filaments transformés (F, photo 9, pl. V).

La croûte microbiotique de surface (flèche, photos 9 et 11), épaisse de 0,6 à 0,7 mm, est associée à un niveau de particules fines incluant quelques particules grossières. Elle est formée de filaments rouges et noirs, allongés horizontalement ou en position légèrement oblique entre des particules minérales (F, photos 9 et 11, pl. V). Les niveaux les plus riches en filaments (flèche, photo 9, pl. V) sont associés à des éléments fins.

B-1-5. Parcelle Hama (jachère ancienne)

Deux profils sont décrits, l'un dans un site dont la surface est érodée (loupe d'érosion ; E, photo 1, pl. I), l'autre dans un site où la présence d'une couverture herbacée permet l'accumulation de particules (buttes sableuses, photo 1, pl. I).

Le profil des sols encroûtés est constitué, dans les zones érodées, de deux couches (photo 12, pl. V), formées, de la base vers le sommet :

- d'une couche inférieure essentiellement constituée de sables à structure lâche. Elle intègre, en certains endroits, des éléments fins, résultant de l'illuviation de matériaux de la couche supérieure.

- d'une couche supérieure, épaisse d'environ 100 µm, composée d'éléments minéraux grossiers associés à des éléments minéraux fins. Au-dessus de cette couche on reconnaît la croûte microbiotique de surface (flèche, photo 12, pl. V) riche en filaments (F, photo 12, pl. V) associés à des éléments fins (Pl, photo 12, pl. V).

Le profil des sols encroûtés, dans les zones où un couvert végétal permet une importante accumulation de particules, se caractérise par une alternance de couches composées en majorité d'éléments sableux grossiers (Q, photo 13, pl. V), épaisses de 0,5 à 1,2 mm, et de couches constituées en majorité d'éléments fins (Pl, photo 13, pl. V) non triés, épaisse de 0,4 à 1 mm. Les pores forment des cavités partiellement fermées polyconvexes ou des vésicules. Cette organisation est caractéristique des croûtes structurales de tamisage résultant du tri des particules dispersées sous le choc des gouttes de pluie (cf. 1^{ère} partie, II, B-1-2).

Des croûtes microbiotiques sont présentes en surface (flèches, photo 13, pl. V), associées à un niveau peu épais, constitués d'éléments fins, et reposant sur une couche d'éléments grossiers. Elles sont riches en filaments allongés (F, photo 13, pl. V), disposés entre les particules minérales, formant un niveau épais d'environ 100 µm. Les filaments rouges de la croûte sont visibles également au sein de la couche d'éléments grossiers où ils sont associés avec de nombreux filaments verts en position verticale ou oblique (F, photo 13 et 14, pl. V). D'anciennes croûtes microbiotiques sont reconnaissables en profondeur (flèches, photo 13, pl. V) grâce à la présence de filaments au sommet de couches d'éléments fins. Une observation de détail (X250) de ces éléments montre une forte association entre les filaments et les particules fines dans l'espace situé entre les particules grossières (photo 15, pl. V). Les pores associés à ces niveaux de croûtes sont allongés ou sinueux, et correspondent à des espaces situés entre des filaments ou entre des filaments et des particules minérales (V, photo 15, pl. V).

B-1-6. Parcelle J2 (jachère ancienne)

Le profil de sol comporte, sur une épaisseur d'environ 8 mm, deux types de couches : des couches d'éléments mixtes non triés, en majorité des éléments fins (Pl, photo 16, pl. V), épaisses de 0,5 à 1,5 mm, et des couches de sables bien triés (Q, photo 16, pl. V), à structure lâche et à pores connectés entre eux, épaisse de 0,1 à plus de 1 mm. Cette structure est caractéristique des croûtes structurales de tamisage résultant de la réorganisation de particules dispersées sous l'impact des gouttes de pluies (cf. 1^{ère} partie II, B-1-2).

La croûte microbiotique de surface (flèche, photo 16, pl. V) est épaisse d'environ 0,1 à 0,5 mm. Elle comprend, à sa base, une partie laminée (50-100 µm) constituée de filaments allongés (F, photo 16, pl. V) associés à des particules fines (Pl, photo 16, pl. V). Le restant de la croûte, au-dessus de la partie laminée, est constitué de particules minérales grossières et fines entre lesquelles se sont développés des filaments. La base de la croûte microbiotique (flèche, photo 16, pl. V) est associée au sommet de la couche d'éléments mixtes non triés. Elle est constituée de filaments rouges et verts (F, photo 17, pl. V) associés à des éléments fins (Pl, photo 2, pl. V) dans l'espace situé entre les éléments grossiers (Q, photo 17, pl. V). Les pores dans les niveaux où les filaments sont associés aux particules fines sont essentiellement constitués par les espaces séparant les filaments (V, photo 17, pl. V).

Le substrat, observé à 10 mm de profondeur environ, est formé de particules sableuses et de quelques particules fines en remplissage des vides (Photo 18, pl. V).

B-2. Brousse tigrée

B-2-1. Site 1

Deux couches ont été distinguées dans le profil (photo 19, pl. V) : une couche superficielle de 0,5 à 1,5 mm d'épaisseur, composée de particules de sables (Q, photo 19, pl. V) et de fragments d'agrégats (A, photo 19, pl. V), une couche inférieure dont l'épaisseur dépasse 4 cm, composée de matériaux riches en argiles avec de rares grains de sables.

Les porosités des deux couches sont différentes : les pores de la couche superficielle sont partiellement fermés par des matériaux fins (V, photo 19, pl. V), tandis que ceux de la partie inférieure montrent des structures de triage (L, photo 19, pl. V) résultant probablement de l'illuviation de matériaux superficiels. Les deux couches correspondent respectivement à la couche médiane de sables fins et la couche profonde de particules fines d'une croûte physique de type croûte de tamisage (cf. 1^{ère} partie, II, B-1-2).

Il n'y a pas de croûtes microbiotiques associés à ce profil, ni en surface, ni en profondeur.

B-2-2. Site 2

La surface de sol au site 2, visible dans les photos 20 et 21 (pl. V), est respectivement formée d'une partie recouverte par une croûte microbiotique et d'une partie où celle-ci a été érodée.

Le profil de sol au droit de la portion érodée comporte deux couches distinctes (photo 20, pl. V) : une couche superficielle d'environ 0,8 à 1,5 mm d'épaisseur, formée par des matériaux fins avec quelques rares grains de sable, surmontant une couche épaisse de plusieurs centimètres formée par des matériaux mixtes (mélange de particules fines et grossières). La couche de matériaux fins offre un aspect lisse, elle résulte de l'illuviation des matériaux comme l'indique l'abondance des figures de triage (L, photo 20, pl. V). Les pores (V, photo 20, pl. V) ont une forme arrondie, voire vésiculaire, indiquant une compaction des matériaux. Ils sont partiellement fermés par des particules fines résultant de l'illuviation. Ce sont là des caractères d'une croûte de type croûte d'érosion (cf. 1^{ère} partie, II, B-3). La couche

sous-jacente contient des matériaux mixtes, comprenant des sables et des argiles, en remplissage des espaces inter-granulaires, et de la matière organique.

Au droit des portions couvertes par la croûte microbiotique superficielle (flèche, photo 21, pl. V), la couche de matériaux plasmiques est peu épaisse (0,1 à 0,2 mm), les matériaux sont plus structurés, contenant des grains de sables et beaucoup plus de matière organique associée aux éléments fins que dans la portion non recouverte. La limite entre la croûte et les matériaux sous-jacents est progressive. Les pores sont communicants (V, photo 21, pl. V).

B-2-3. Site 3

Le profil du sol montre une alternance de couches riches en particules fines (Pl, photo 22, pl. V) et de couches riches en sables (Q, photo 22, pl. V), caractéristiques des croûtes de dépôt par des eaux de ruissellement (cf. 1^{ère} partie, II, B-2). Le profil peut être subdivisé en unités répétitives, formées d'une couche de sable surmontant une couche de particules fines, dont l'épaisseur varie entre 0,2 et 0,4 mm. Les pores au sein des couches sont de forme vésiculaire, suggérant des phénomènes de compaction des matériaux (V, photo 22, pl. V). La croûte microbiotique de surface (flèche, photo 22, pl. V), riche en filaments (F, photo 22, pl. V), est située au-dessus d'une couche d'éléments fins. Des croûtes microbiotiques anciennes (flèche, photo 22, pl. V) sont reconnaissables en profondeur.

B-2-4. Site 4

Le profil du sol au site 4 montre une alternance de couches de sables et de couches de matériaux fins (photo 23, pl. V). La croûte microbiotique superficielle (flèches, photo 23, pl. V), épaisse d'environ 0,7 mm, contient des filaments associés à des particules majoritairement grossières (F, photo 23, pl. V). Elles se forment au-dessus de couches d'environ 0,1 mm d'épaisseur, riches en particules fines. Des structures de desquamation sont visibles en surface (photo 24, pl. V).

Au-dessous de la croûte microbiotique de surface, le profil montre deux unités successives : l'unité supérieure est épaisse d'environ 3 mm ; les couches de particules fines et de sables qui la composent sont épaisses de 0,6 à 1 mm, et sont bien distinctes et tandis que les couches de l'unité inférieure sont moins distinctes et composées de matériaux beaucoup plus fins. Les couches des particules fines de l'unité supérieure sont généralement associées à de la matière organique à leur sommet et à des particules de limons et de sables à leur base. L'unité supérieure présente des caractéristiques de croûte de dépôt de type croûte de décantation (cf. 1^{ère} partie, II, B-2).

B-2-5. Site 5

Deux couches peuvent être distinguées (photo 25, pl. V) : une couche superficielle, discontinue, épaisse d'environ 1mm, formée par un mélange de débris végétaux, de grains de sables et de particules fines, et une couche profonde constituée de particules de différentes tailles et dont la structure montre des signes de bioturbation (activités autour des racines des arbres qui empêche l'apparition de croûtes au niveau de ce site).

II. DESCRIPTION, AU MEB, DES PROFILS DE SOLS ENCROÛTÉS

A. Matériels et méthodes d'observation

L'observation des lames minces a été réalisée en utilisant un appareil JEOL de type JSM 6400 ou Hitachi de type S-4200. Les échantillons sont préalablement recouverts d'une mince couche de carbone déposée sous vide et les observations ont été réalisées en mode

électrons rétrodiffusés, à des grossissements compris entre $\times 60$ et $\times 4000$, sous une tension d'accélération de 15 à 20 kV.

Les échantillons analysés se composent de 3 échantillons de jachères (Abdou, Hama et Chef 3) et de 3 échantillons de brousse tigrée (BT2, BT3 et BT4), échantillons tous, déjà décrits en microscopie photonique.

B. Présentation des résultats d'observations

B-1. Les échantillons de jachères

B-1-1. Parcelle Abdou

Les observations au MEB ont concerné essentiellement les trois millimètres supérieurs du profil. On observe successivement, du bas vers le haut du profil :

- une couche épaisse d'environ 500 μm constituée d'éléments grossiers (20 à 250 μm) pris dans une matrice d'éléments fins ;
- une couche épaisse de 100 à 250 μm constituée d'éléments de taille moyenne (10-20 μm) pris dans une matrice d'éléments fins ;
- une couche d'éléments fins associés à quelques éléments de taille moyenne, épaisse de 150 à 300 μm . Elle porte en surface des éléments organo-minéraux sombres, allongés ou circulaires, à structure réticulaire formant la croûte microbiotique superficielle (flèche, photo 1, pl. VI). Ces éléments organo-minéraux (photo 2, pl. VI) associent des particules fines (Pl, photo 2, pl. VI) et des filaments reconnaissables, à leur section transversale sub-circulaire (F, photo 2, pl. VI). Des craquelures sont visibles à la périphérie de ces corps organo-minéraux. Elles soulignent la différence de comportement mécanique entre la composante organique et la composante minérale.

A fort grossissement ($\times 500$), on observe, entre les particules grossières à moyennes (Q, photo 3, pl. VI), des ponts organo-minéraux formés d'éléments fins (Pl, photo 3, pl. VI) associés à des éléments organiques (F, photo 3, pl. VI).

La micro-analyse aux rayons X des éléments organo-minéraux a révélé la présence de Ca, Mg et Al accompagnant C et O. Les ponts argileux entre les particules minérales contiennent Si, Al, C et O.

B-1-2. Parcelle Chef 3

Le profil décrit concerne les trois millimètres supérieurs. Il est formé de couches d'éléments fins ($< 50 \mu\text{m}$; Pl, photo 4, pl. VI) intercalées entre des couches d'éléments grossiers (50-350 μm ; Q, photo 4, pl. VI). Cette organisation est caractéristique d'une croûte structurale de type croûte de tamisage (cf. 1^{ère} partie, II, B-1-2). Les niveaux d'éléments fins sont associés à des croûtes microbiotiques. Des filaments sont également visibles au sein des couches d'éléments grossiers (F, photo 6, pl. VI), dans l'espace entre les grains.

B-1-3. Parcelle Hama

Les constituants organiques de cette croûte, en particulier les filaments, entourent et enserment les particules minérales dans un réseau cohérent (photo 6, pl. VI). Des particules minérales fines (Pl, photo 7, pl. VI) sont collées à la surface des filaments, formant des associations organo-minérales.

B-2. Brousse tigrée

B-2-1. Site 2

L'horizon constituant la croûte microbiotique superficielle (0,1 à 0,2 mm) est constitué de particules minérales dont la taille varie de celle des argiles ($< 2 \mu\text{m}$) à celle des limons grossiers ($< 50 \mu\text{m}$), auxquelles sont associés des filaments et des corps organiques à structure réticulaire (flèches, photos 8 et 10, pl. VI). Les filaments (F, photos 8 et 9, pl. VI) entourent et enserrant les particules minérales dans un réseau cohérent. Les corps organiques à structure réticulaire forment des plages sombres entre les particules minérales (photo 8, pl. VI), et montrent dans le détail, des sphères de taille micrométrique (flèches, photo 10, pl. VI). Les sphères micrométriques sont probablement des bactéries. L'ensemble des constituants organiques et minéraux forme une structure cohérente avec peu de pores de grande taille. Les pores visibles à un grossissement ($\times 500$) séparent des constituants organiques entre eux ou des constituants organiques et des constituants minéraux. A plus fort grossissement ($\times 4000$) on observe, au sein des les corps organiques à structure réticulaire, de pores de $4 \mu\text{m}$ environ (photo 10, pl. VI).

Des analyses à la microsonde des constituants organiques révèlent la présence des éléments chimiques Cl, K, Na, accompagnant le carbone.

B-2-2. Site 3

La croûte microbiotique superficielle est constituée majoritairement de particules dont la taille varie entre celle des argiles ($< 2 \mu\text{m}$) et celle des limons grossiers ($< 50 \mu\text{m}$). Elle associe des filaments (F, photo 11, pl. VI), qui enserrant les particules minérales et des corps organiques à structure réticulaire identiques à ceux observés dans le site 2 (photo 12, pl. VI).

La micro-analyse aux rayons X révèle la présence des éléments chimiques Cl, K et Na associés à des constituants organiques.

B-2-3. Site 4

La croûte microbiotique superficielle est constituée essentiellement de particules de la taille des limons accompagnées de quelques particules, fines et grossières. Les filaments (F, photos 13 et 14, pl. VI) sur lesquels collent de nombreuses particules, forment un réseau cohérent. Les corps organiques à structure réticulaire sont également visibles dans ce profil. L'ensemble des constituants organiques et minéraux du niveau encroûté forme une structure peu compacte, avec des pores allongés (V, photo 14, pl. VI) situés au contact entre les filaments et les particules minérales, et des pores localisés entre les particules.

C. Discussion

L'étude des profils de sols encroûtés a montré que les croûtes microbiotiques se développent sur des croûtes physiques (croûtes de tamisage, croûtes d'illuviation, croûtes de décantation, croûtes de ruissellement ; cf. 1^{ère} partie II), au sein de couches ou de niveaux peu épais et riches en particules fines. Elles peuvent dans certains cas être associées à des niveaux riches en particules grossières (photos 9, 11, 13 et 14, pl. V).

Les profils de sol se développant dans des zones d'accumulation de particules (zones déprimées ou buttes sableuses portant un couvert herbacé) montrent une superposition de 2 à 4 croûtes microbiotiques bien développées (0,1 à 0,7 mm) sur une épaisseur de 6 à 8 mm. La structure d'ensemble est cohérente, compacte par endroit, associant deux catégories de pores,

ceux liés aux constituants organiques et ceux résultant de l'arrangement des particules minérales.

Leur compartiment organique est constitué de filaments et de corps organiques à structure réticulaire (photos 8, 10 et 13, pl. VI).

Des particules fines s'associent aux surfaces de tous les constituants organiques et participent ainsi à la formation d'associations organo-minérales fortes dont la stabilité repose sur les interactions hydrophobes s'exerçant entre les surfaces organiques et minérales.

Les pores associés aux constituants organiques se composent (1) de pores allongés correspondant aux espaces compris entre les filaments eux-mêmes, ou entre les filaments et les particules minérales ou les associations organo-minérales (V, photos 3, 4, 7, 8, 15 et 17, pl. V), (2) de pores internes à certains constituants organiques, observés dans certains profils de croûtes et caractérisés par leur structure réticulaire (photos 8, 10 et 11, pl. VI). Leur identification est incertaine. Ils résultent vraisemblablement de l'arrangement des produits de sécrétion des micro-organismes, composés en majorité de polysaccharides. Ils se rapprochent, alors, des réseaux tridimensionnels résultant de la réorganisation des polysaccharides décrits par Défarge *et al.* (1996) dans les sédiments des tapis microbiens. Les éléments de taille micrométrique et de forme sphérique (flèches, photo 10, pl. VI) associés à ces corps organiques à structure réticulaire sont probablement des bactéries. Ces dernières pourraient donc être, elles-mêmes, à l'origine des constituants de ces corps organiques structurés.

La présence des pores organiques liés aux filaments ou aux corps organiques est déterminante pour la rétention de l'eau, compte tenu de leur taille (quelques microns) et du comportement gonflant des matériaux qui les entourent (cf. 3^{ème} partie, chap. I, II-B-2). Le gonflement des matériaux en présence d'eau aboutit, en effet, à une réduction de la taille des pores et, donc, à une capacité de rétention capillaire importante.

La cohérence des sols portant, ou ayant porté, des croûtes microbiotiques résulte donc de plusieurs facteurs : enserrement des particules par les filaments des cyanobactéries et leurs produits de sécrétion et adhésion forte entre les particules minérales et les surfaces organiques. Les forces d'adhésion, de nature hydrophobe, sont particulièrement fortes entre les particules fines chargées négativement et la matière organique des cyanobactéries (Avnimelech *et al.*, 1982). La mise en contact des filaments de cyanobactéries des genres *Anabaena* et *Phormidium* avec des particules minérales fines a, en effet, montré que celle-ci conduit à la formation d'agrégats par adhésion des particules minérales à la surface des filaments et la sédimentation rapide de ces agrégats (Avnimelech *et al.*, 1982 ; Bar-Or et Shilo, 1988). La présence des cations polyvalents (Ca^{2+}) ou monovalents (Na^+) facilite l'agrégation en diminuant les forces répulsives entre les particules minérales chargées négativement et les polymères de la surface des filaments portant également une charge négative (Teot et Daniels, 1969 ; Avnimelech et Troeger, 1982 ; Fattom et Shilo, 1984). Ces deux mécanismes (enserrement et adhésion par collage) ne sont pas limités aux seules couches riches en particules fines. Les couches plus grossières possèdent aussi une composante organique d'origine microbienne. Les espèces filamenteuses vertes, qui ne vivent pas rigoureusement à la surface des croûtes, s'y développent préférentiellement. Et l'ensemble des couches, fines et plus grossières, sont, en outre, traversées par des cyanobactéries phototactiques (*Microcoleus* et *Schizothrix*) qui se déplacent à la recherche de la lumière (Campbell *et al.*, 1989 ; Neuman *et al.*, 1970). Ces organismes se déplacent par glissement, grâce à la sécrétion de mucilage, entre des profondeurs situées entre quelques micromètres et quelques millimètres. Ils abandonnent au cours de leur déplacement leurs gaines, et des produits mucillagineux, qui constituent des agents de stabilisation des particules au sein des micro-horizons qu'ils traversent. On aboutit ainsi à la stabilisation de l'ensemble du profil du sol.

En somme les actions d'agrégation des particules du sol par les organismes des croûtes observables en surface demeurent actives à l'intérieur du profil et confèrent ainsi une cohésion au sol sur des épaisseurs pouvant atteindre 1 cm. Le profil des sols se compose ainsi

de couches alternativement plus minérales et plus organiques, donnant une structure qui se rapproche de celle des sédiments stromatolitiques (Campbell, 1979 ; Schieber, 1999).

Quatrième partie

**PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DES CROÛTES
MICROBIOTIQUES**

Les observations morphologiques et micromorphologiques ont montré les relations qui existent entre le compartiment organique (micro-organismes et matière organique dérivée) et le compartiment minéral (particules) du sol.

Dans cette partie, nous présentons les résultats de l'analyse de certaines propriétés physiques des sols encroûtés par des croûtes microbiotiques : composition granulométrique, porosité, stabilité structurale, rétention de l'eau, érodibilité, ruissellement. L'objectif est de déterminer les conséquences de la présence des croûtes microbiotiques sur les propriétés de la surface du sol, dans l'espace et dans le temps, au cours de saisons successives. Nous adoptons une démarche comparative entre des sols à croûtes microbiotiques et des sols dépourvus de telles croûtes microbiotiques.

Les investigations regroupent des mesures au laboratoire (granulométrie, porosimétrie au mercure, stabilité des agrégats et rétention en eau) et des mesures réalisées in situ (érosion et ruissellement superficiel).

CHAPITRE I

MESURES COMPARÉES DE PROPRIÉTÉS PHYSIQUES D'HORIZONS ENCROÛTÉS ET D'HORIZONS DÉPOURVUS DE CROÛTES

I. ANALYSE GRANULOMETRIQUE.

La connaissance du spectre granulométrique des particules minérales est essentielle à la compréhension de leur comportement vis-à-vis de l'eau, de la matière organique ou des organismes vivants.

La méthode utilisée pour l'obtenir a combiné un fractionnement granulométrique par tamisage des particules mises en suspension dans l'eau (pour les particules supérieures à 50 μm) et par sédimentation et prélèvements de fractions aliquotes, pour les particules de taille inférieure à 50 μm .

A. Modalités du fractionnement granulométrique

Les fractionnements ont été effectués sur des prises d'essais de 5 g. Ils nécessitent la destruction des agrégats, en particulier de ceux possédant des ciments organiques. Les échantillons analysés ont compris des croûtes, des horizons de sols sous-jacents aux croûtes et un échantillon superficiel de la parcelle Z (tableau 1).

Tableau 6 : Liste récapitulative des échantillons analysés

	Parcelles	Type d'échantillons	Références
Jachères anciennes	Abdou, Chef 1, Chef 2, Chef 3, Hama, Mali, J2, J3	Croûtes	AB1, CH11, CH21, CH31, HM1, J21, J31
		Horizons sous-jacents aux croûtes	AB2, CH12, CH22, HM2, J22
Jachères récentes	A1, A2, A3, Z2	Croûtes	A11, A21, A31
		Horizons sous-jacents aux croûtes	A12, A22, Z2
Brousse tigrée	Site 3, Site 4	Croûtes	BT31, BT41
		Horizons sous-jacents aux croûtes	BT32, BT42

A-1. Destruction de la matière organique

La matière organique de l'échantillon est éliminée par une attaque à l'eau oxygénée (H_2O_2 , 1%). Un volume de 100 ml est ajouté à la prise d'essai. L'attaque est accélérée par un chauffage progressif jusqu'à 70 °C et est entretenue par l'ajout de H_2O_2 (1%), aussi longtemps que dure l'effervescence. On traite l'échantillon, en fin d'attaque, par ajout de H_2O_2 à 30 %. La destruction complète des composés organiques est marquée par la cessation de l'effervescence.

A-2. Préparation de la suspension

Après la destruction de la matière organique, l'eau oxygénée excédentaire est éliminée en portant la solution à ébullition tout en évitant (par ajouts d'eau distillée) d'arriver à sec. Le volume de la solution est complété à 100 ml avec de l'eau distillée. A cette suspension on ajoute quelques gouttes de dispersant (NH_4OH). La suspension est ensuite soumise à une agitation par retournement pendant une nuit. Les échantillons riches en particules fines (argiles et limons) sont ensuite soumis à une agitation supplémentaire aux ultrasons, pendant une heure environ.

A-3. Séparation des sables

Les sables sont séparés par tamisage à partir du mélange des particules dispersées : d'abord à 200 μm (on obtient les sables grossiers), puis à 50 μm (on sépare les sables fins).

A-4. Séparation des limons et des argiles

Le mélange de particules de taille inférieure à 50 μm est versé dans une allonge où le volume de la suspension est complété à 1000 ml. La séparation des particules se fait par sédimentation après agitation et homogénéisation de la suspension. On prélève à la pipette 25 ml du liquide suspensif, à 10 cm de profondeur, à des moments précis calculés d'après la loi de Stokes :

- * à 46 secondes on prélève une partie aliquote du mélange des particules de taille 0 à 50 μm (limons grossiers, limons fins et argiles).
- * à 4 minutes 48 secondes, on prélève une aliquote du mélange des particules de taille 0 à 20 μm (limons fins, argiles).
- * à 8 heures on obtient une aliquote du mélange des particules de taille 0 à 2 μm (argiles).

B. Résultats du fractionnement granulométrique

Les résultats sont contenus dans le tableau 7. Ils représentent les pourcentages pondéraux des sables (fins et grossiers), des limons (fins et grossiers) et des argiles.

B-1. Jachères (tableau 7)

La répartition des tailles des particules dans les croûtes de zones déprimées (Chef 2, Abdou) est significativement différente de celle des particules dans les croûtes sur des buttes sableuses (Hama, Mali, J, A et Z). Dans les croûtes des zones déprimées, les teneurs en sables, en limons et en argiles varient, respectivement, de 8 à 50 %, 32 à 67% et 12 à 13 %. Le plus faible pourcentage de sables (8 %) est observé dans le site Chef 2. Les croûtes développées sur les buttes sableuses sont constituées de 74 à 87 % de sables, 6 à 21 % de limons et 1 à 9 % d'argiles.

Les horizons sous-jacents aux croûtes, dans les zones déprimées, sont constitués de 36 à 78 % de sables, 11 à 28 % de limons, 6 à 32 % d'argiles. Sur les buttes sableuses ces horizons possèdent des teneurs en sables de 76 à 93 %, en limons de 2 à 12 % et en argiles de 1 à 3 %.

Dans tous les horizons encroûtés la proportion de limons est plus élevée que dans les horizons non encroûtés sous-jacents.

Au total, les horizons superficiels des sols encroûtés ont une texture allant d'un faciès limoneux (CH21) à limono-sableux (AB1, AB2, CH22) à sableux (CH3, CH1, HM, J2, J3, A1, A2, A3, ML).

Tableau 7 : Résultats du fractionnement granulométrique dans les échantillons de sols de jachères et de la brousse tigrée (valeurs exprimées en % pondéraux).

Echantillons	Sites	Parcelles	Sables	Limons	Argiles
Croûtes	Jachères récentes	A11	84,8	12,4	0,6
		A21	77,1	17,8	3,1
		A31	73,6	6,4	3,0
	Jachères anciennes	ML11-1	80,2	16,3	3,1
		ML12-1	94,7	11,0	2,3
		CH11	83,9	6,2	8,7
		CH31	77,5	17,5	4,0
		HM1	83,1	12,4	2,3
		J21	76,5	15,5	1,2
		J31	76,0	20,9	0,6
		CH21	7,8	67,2	11,8
	Brousse tigrée	BT31	46,7	34,0	9,8
		BT41	62,9	30,1	1,6
	Horizons sous-jacents aux croûtes et horizon sans croûte	Jachères récentes	A12	91,8	4,6
Z2			94,7	4,8	4,7
Jachères anciennes		CH12	93,4	4,2	1,2
		HM2	93,1	2,5	2,6
		J22	83,3	12,0	3,2
		AB2	77,6	11,5	6,4
CH22		36,4	28,4	31,6	
Brousse tigrée		BT32	64,3	20,3	10,7
	BT42	56,9	32,8	7,5	

B-2. Brousse tigrée (tableau 7)

Dans les divers types de croûtes développées dans cette formation, les teneurs en sables, en limons et en argiles varient, respectivement, entre 54 et 70 %, 24 et 37 % et 4 et 14 %. Seuls les horizons des sites 4 et 5 montrent des teneurs en argiles faibles (inférieures ou égales à 5 %).

Les horizons sous-jacents aux croûtes, sont constituées de 52 à 73 % de sables, 17 à 34 % de limons, 7 à 14 % d'argiles.

Les horizons superficiels et profonds montrent la même texture, limono-sableuse.

C. Discussion et conclusion sur la granulométrie

Les croûtes microbiotiques étudiées ont des textures variées (limoneuse, limono-sableuse, sableuse). Les horizons encroûtés montrent généralement une teneur en limons plus importante que celle des horizons sous-jacents. Ces derniers se caractérisent par une teneur plus élevée en sables ou en argiles.

Les limons des croûtes de zones déprimées résultent essentiellement d'un apport par l'eau ou le vent, tandis que sur les buttes sableuses, l'apport de limons est essentiellement éolien. Les micro-organismes des croûtes interviennent dans les deux cas par la rétention sur place de ces particules grâce aux actions combinées du réseau des filaments et des produits de sécrétion extracellulaires (cf. 3^{me} partie, chap. I et III).

Les résultats obtenus au Tchad sur des ensembles sableux (Dulieu et *al.*, 1977) signalent l'absence de croûtes microbiotiques sur les substrats sableux à très faible teneur en limon et sur les substrats très riches en éléments fins (argiles et limons). Pour Danin (1996) les organismes des croûtes microbiotiques montrent un développement optimum sur des substrats dans lesquels la teneur totale en limons et argiles serait supérieure à 1,5 à 2 %. Cette teneur minimum semble indispensable dans la phase d'installation des croûtes microbiotiques (Danin et *al.*, 1989). Sur des croûtes microbiotiques déjà existantes, l'interception des particules fines transportées par le vent ou les eaux à la surface des croûtes ou par un couvert herbacé, permet le développement vertical des croûtes (Danin et *al.*, 1989).

L'installation des croûtes microbiotiques requiert donc des substrats possédant une teneur minimale en argiles et en limons. Les micro-organismes se développent au sein de ces substrats tout en les stabilisant.

II. POROSIMETRIE

Après avoir étudié la taille des particules présentes les croûtes, nous nous sommes intéressés à la répartition spatiale des particules élémentaires, ou complexes. Cette répartition détermine, elle-même, la géométrie de l'espace poral. Cette étude a été réalisée à la station de Science du sol de l'INRA d'Orléans, grâce au porosimètre au mercure.

A. Méthode de la porosimétrie au mercure

A-1. Principe de la méthode

Le mercure est un liquide non mouillant, formant au contact de la plupart des matériaux minéraux un angle de raccordement supérieur à 90°. L'introduction du mercure dans des matériaux poreux se fait donc par application d'une certaine pression (P). En assimilant un pore à un capillaire, la pression exercée pour remplir celui-ci est donnée par la loi de Laplace :

$$P = \frac{4\gamma \cos \alpha}{d}$$

(γ = tension superficielle du mercure, α = angle de contact entre le mercure et la paroi du pore, d = diamètre du pore).

Une augmentation de la pression permet au mercure de pénétrer dans des pores de diamètres de plus en plus petits. Le porosimètre au mercure permet de déterminer le volume de mercure pénétrant dans un échantillon sous une pression donnée, c'est-à-dire dans des pores possédant un diamètre de "pore équivalent", en relation avec la pression exercée.

A-2. Mise en œuvre

Les échantillons analysés ont été des fragments de croûtes (en forme de lamelles, épaisses de 1 mm environ), et des échantillons prélevés en dehors des croûtes, des horizons sous-jacents aux croûtes et un horizon consolidé d'une parcelle nue. Ces échantillons ont la forme de petites mottes. L'ensemble des échantillons, 9 au total, provient des jachères. Il se compose de 4 échantillons de croûtes, 2 anciennes (Chef 2 et J2) et 2 récentes (A2 et A3), de 4 échantillons prélevés sous les croûtes et d'un échantillon de parcelle nue (Z2).

Les échantillons, pesant environ 1,5 g, sont au préalable séchés à l'étuve (24 h à 105° C). Les mesures sont effectuées en double pour chaque échantillon.

L'appareil utilisé est un porosimètre du type Micromeritics Pore Sizer 9310, permettant d'exercer une pression d'intrusion variant de 0,003 à 200 MPa, correspondant à des diamètres équivalents de 0,006 à 400 μm . L'angle de raccordement du mercure est fixé à 130° et la tension superficielle à 4,84 N m^{-1} . Chaque analyse a duré de 6 à 8 h et a été programmée pour permettre 53 intrusions de mercure.

B. Présentation des résultats

Les résultats sont regroupés dans le tableau 8 et représentés dans des courbes cumulées de la variation du volume de mercure introduit ($\text{mm}^3 \text{g}^{-1}$) en fonction de la taille de pores (μm , en échelle logarithmique) (figs. 11-15). Ils renseignent sur le volume poral total de l'échantillon et sur la distribution des volumes poraux dans les échantillons. Ce mode de présentation s'inspire des travaux de Fies et Bruand (1990), Bruand et *al.* (1993) et Lamotte (1993).

Le volume poral correspond au volume accessible par une classe de pores caractérisée par un diamètre équivalent modal (D_m). D_m correspond à la taille de pore permettant une entrée maximum de mercure sous une pression donnée. Le volume poral total est mesuré par le volume total de mercure introduit dans l'échantillon (VHg). La courbe d'entrée de mercure, représentant le volume cumulé de mercure en fonction du diamètre des pores, permet de visualiser la distribution des volumes poraux élémentaires formant le volume poral total.

Tableau 8 : Données porosimétriques obtenues d'après les courbes d'entrée de mercure

	Références	Répétition	Vol. por. total		Vol. por. A		Vol. por. B		
			VHg ($\text{mm}^3 \text{g}^{-1}$)	VA ($\text{mm}^3 \text{g}^{-1}$)	DmA (μm)	VA/VHg	VB ($\text{mm}^3 \text{g}^{-1}$)	DmB (μm)	VB/VHg
Croûtes	A2	r1	222,0	214,0	27,5	96,4	8,2	0,01	3,7
		r2	202,0	180,0	14,7	89,1	22,0	0,03	10,9
	A3	r1	213,0	191,0	89,7	22,0	10,3		
		moyenne	207,5	185,5	14,7	89,4	22,0		10,6
	J2	r1	283,0	261,0	12,6	92,2	22,0	0,20	7,8
		r2	261,0	233,0	12,6	89,3	28,0	0,02	10,7
		moyenne	272,0	247,0	12,6	90,7	25,0	0,11	9,3
Chef 2	r1	363,0	328,0	8,5	90,4	35,0	0,04		
	Moyenne	257,3	234,5	15,2	91,2	22,9	0,06	8,7	
Horizons sous les croûtes	A2	r1	208,0	194,0	27,5	93,3	14,0	0,02	6,7
		r2	229,0	213,0	42,0	93,0	16,0	0,02	7,0
		moyenne	218,5	203,5	34,7	93,1	15,0	0,02	6,9
	A3	r1	213,0	198,0	27,3	93,0	15,0	0,02	7,0
	J2	r1	235,0	216,0	27,3	91,9	19,0	0,04	8,1
		r2	209,0	191,0	27,6	91,4	18,0	0,04	8,6
		moyenne	222,0	203,5	27,5	91,7	18,5	0,04	8,3
Chef 2	r1	305,0	165,0		54,1	135,0	0,03	44,3	
	r2	300,0	175,0		58,3	130,0	0,03	43,3	
	moyenne	302,5	170,0		56,2	132,5	0,03	43,8	
	Moyenne	218,5	180,4	28,1	76,1	38,1	0,02	13,9	
Horizon sans croûtes	Z2	r1	245,0	226,0	31,0	92,2	18,5	0,03	7,6
		r2	222,0	209,0	42,3	94,1	13,0	0,03	5,9
		r3	232,0	215,0	27,5	92,7	17,0	0,02	7,3
		moyenne	233,0	212,0	34,8	93,4	15,0	0,02	6,6

Moy : moyenne

Vol. por. Total = VHg = volume poral total

Vol. por. A = VA = volume poral A

Vol. Por. B = VB = volume poral B

DmA (μm) = diamètre modal de A

DmB (μm) = diamètre modal de B

Fig. 11 : Courbes d'entrées du mercure (A2, jachère récente)

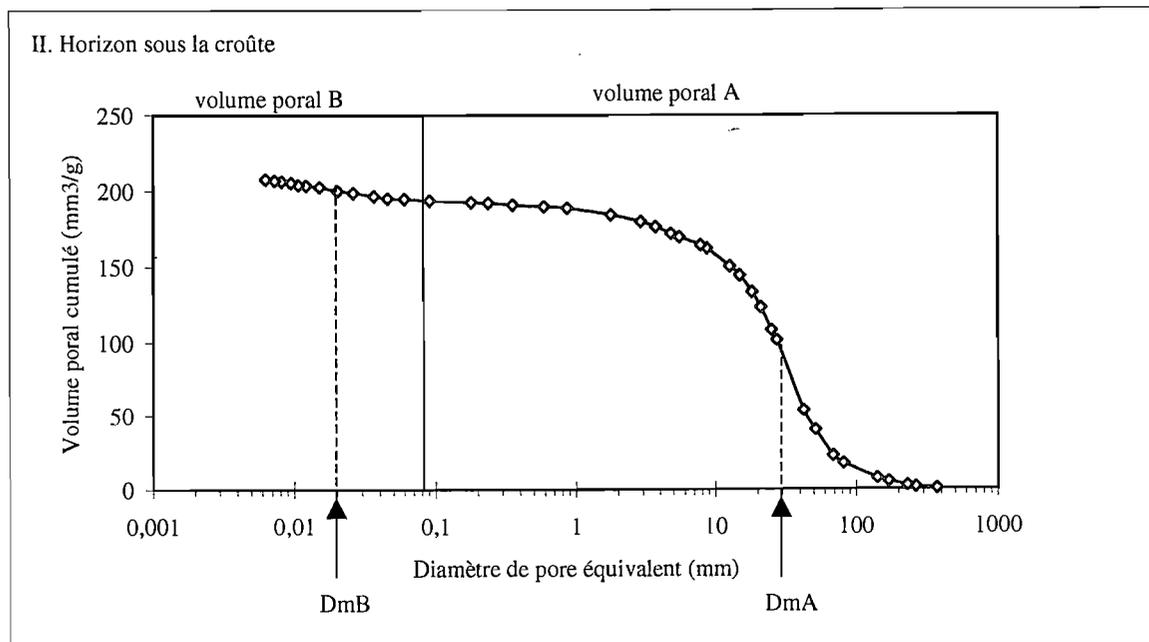
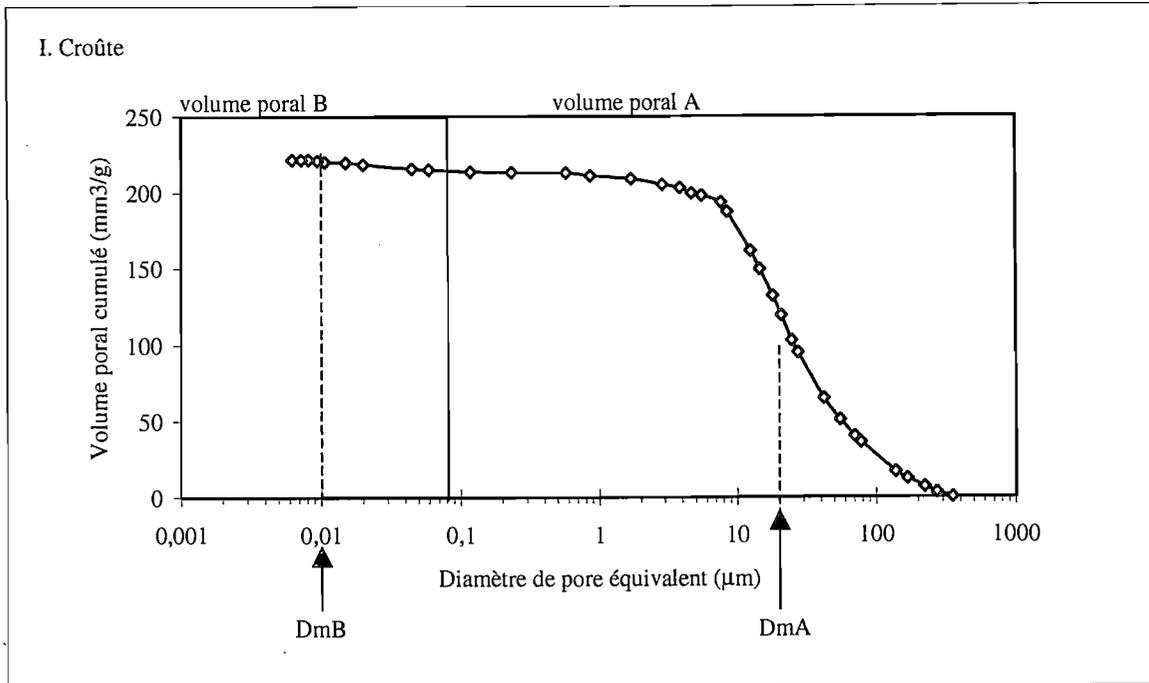


Fig. 12 : Courbes d'entrées du mercure (A3, jachère récente)

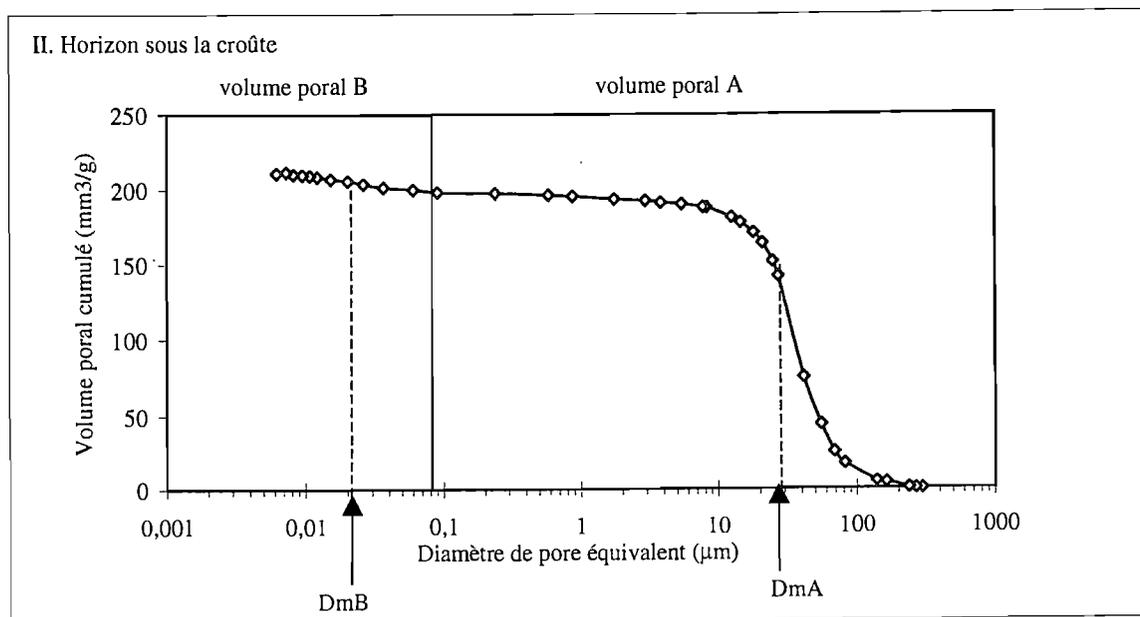
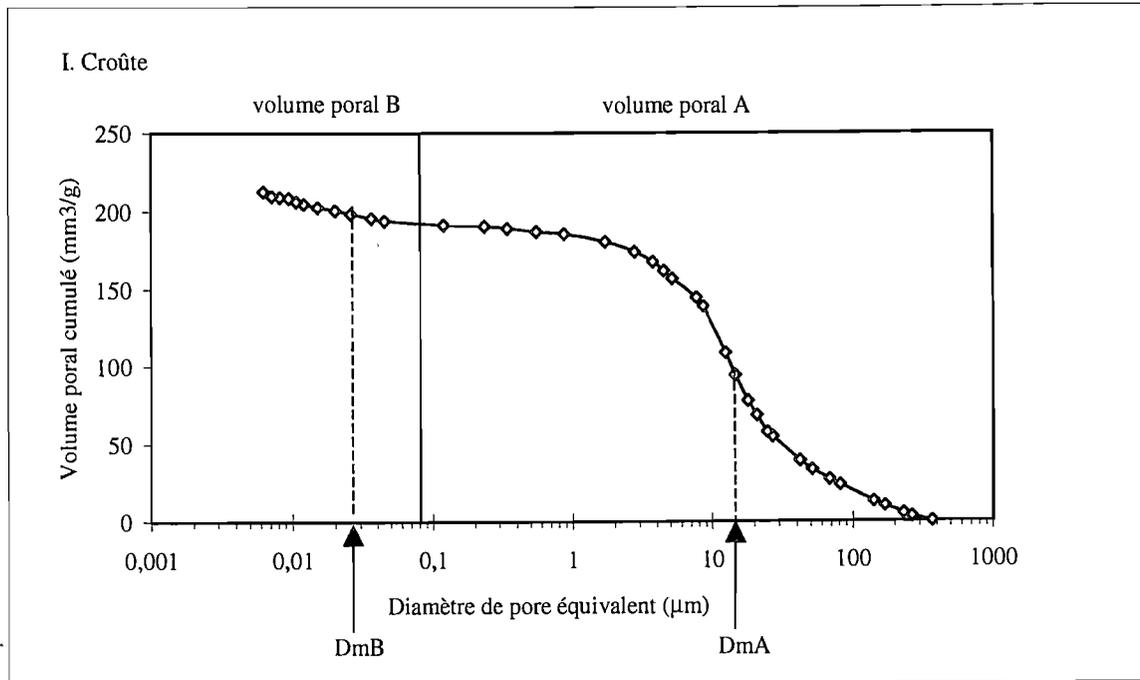


Fig. 13 : Courbes d'entrées du mercure (J2, jachère ancienne)

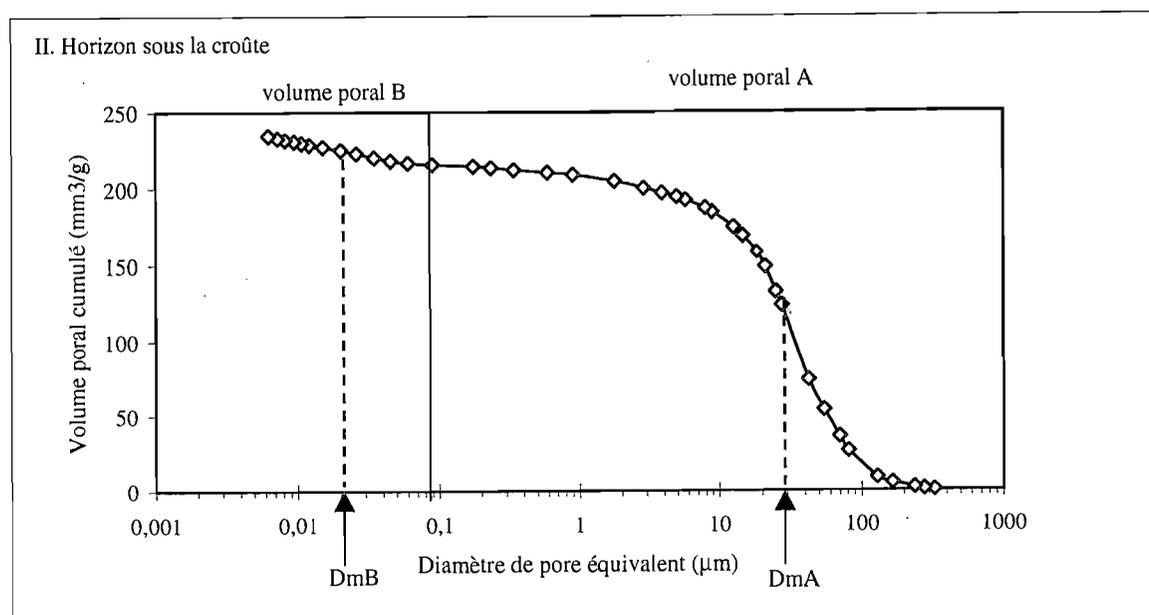
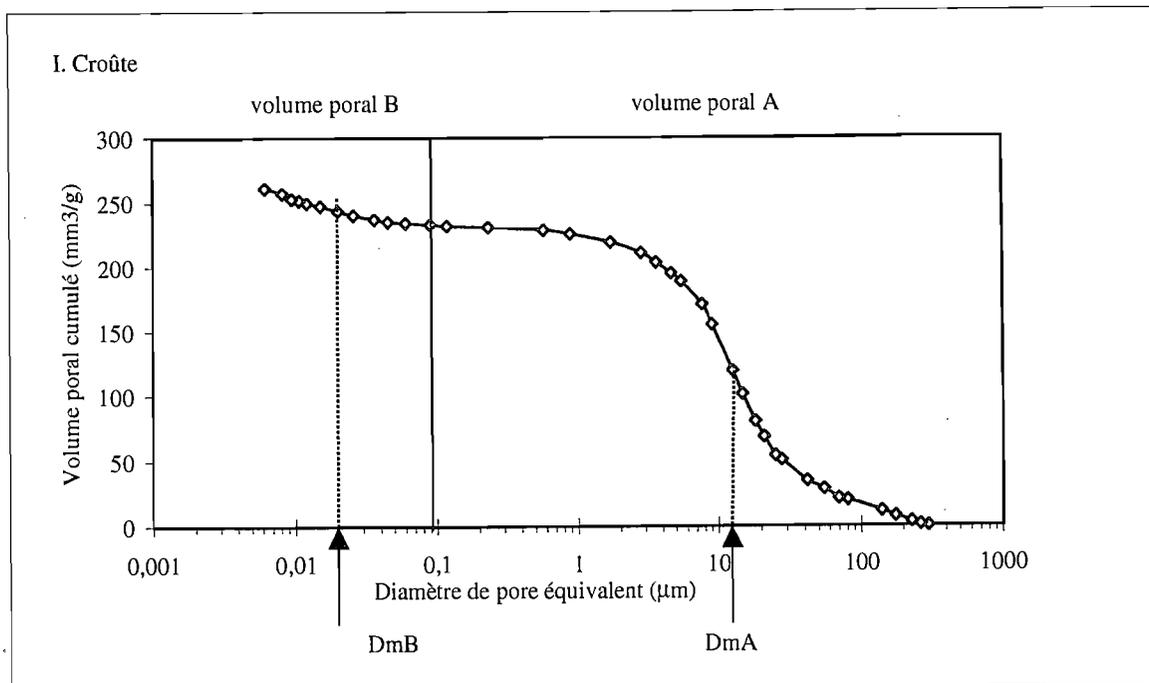


Fig. 14 : Courbes d'entrées du mercure (Chef 2, jachère ancienne)

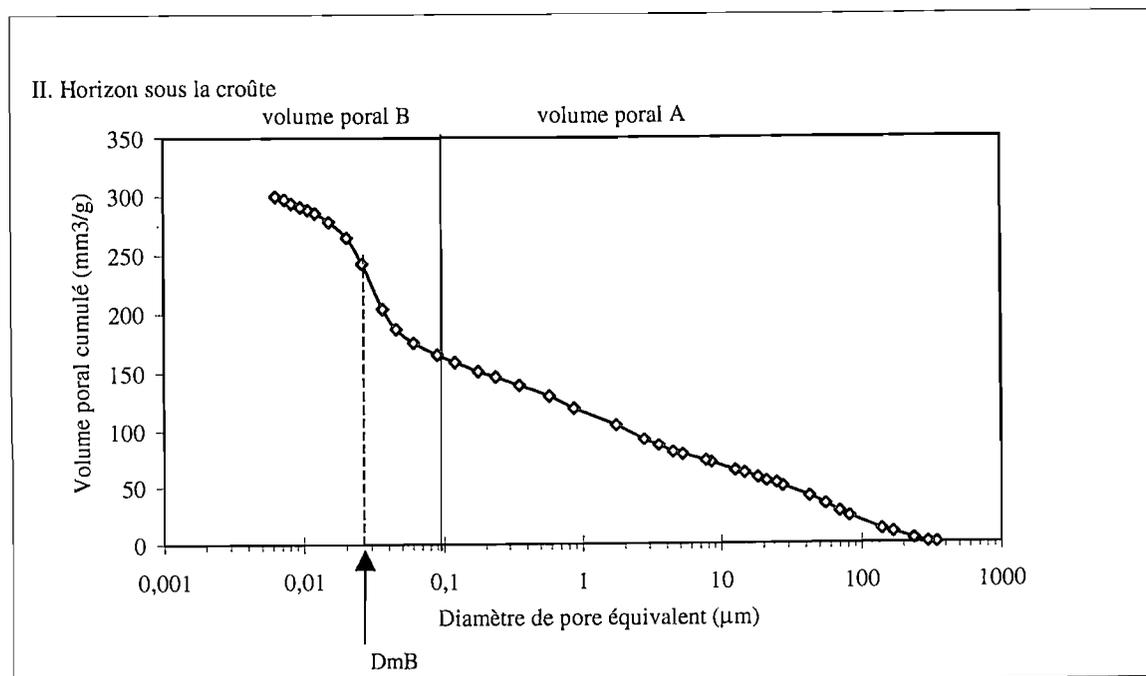
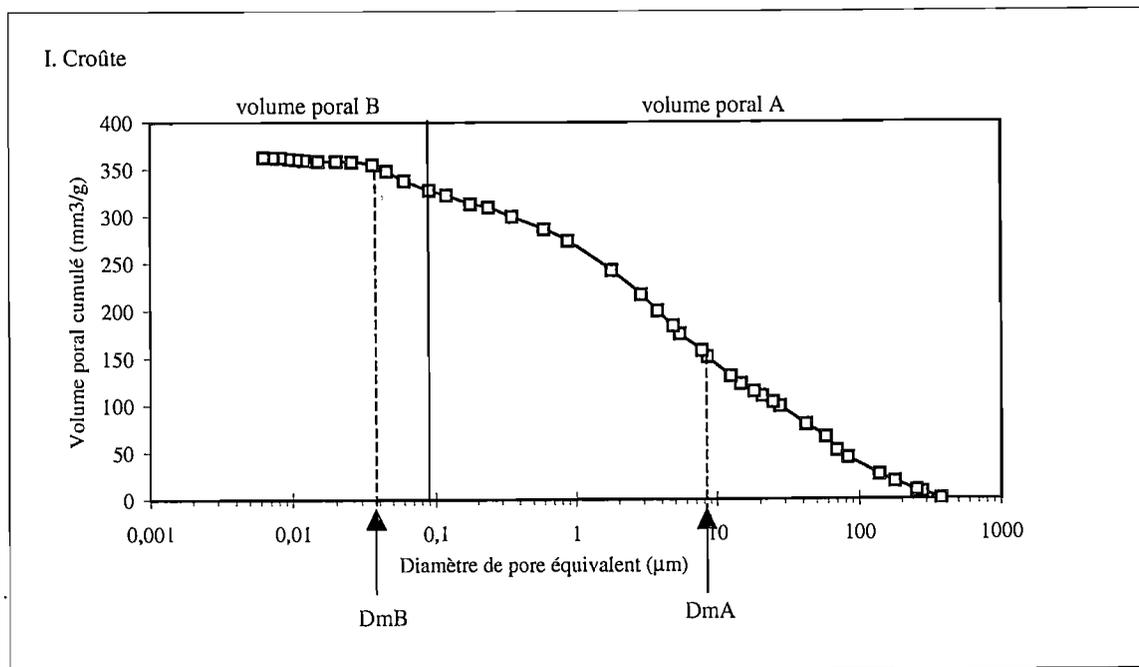
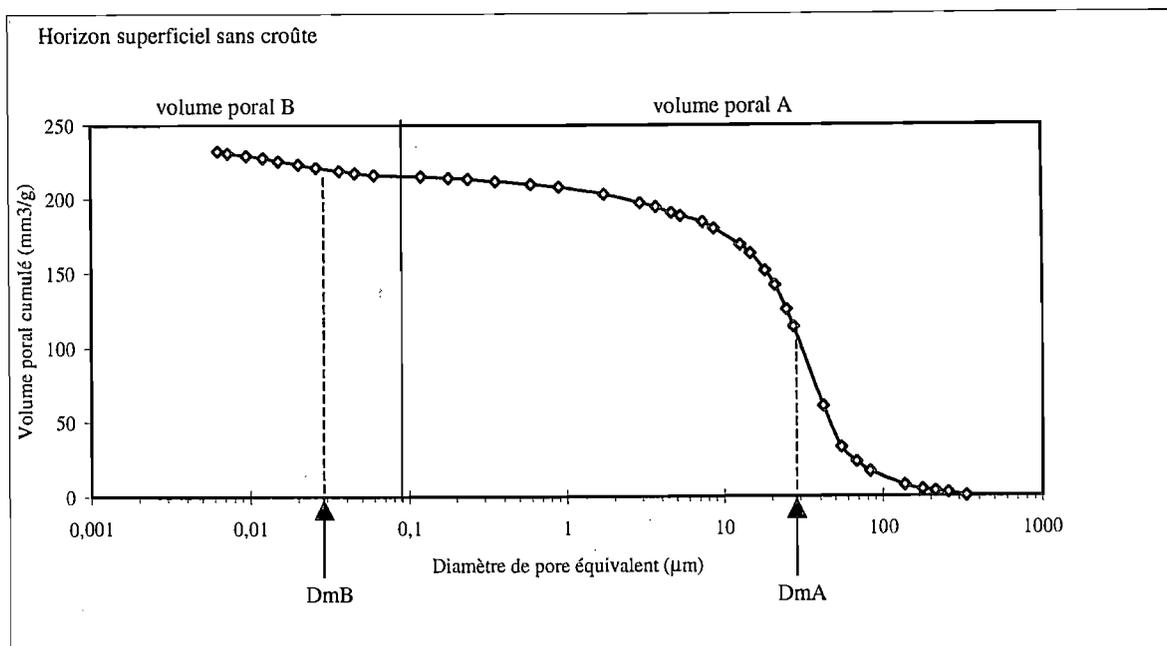


Fig. 15 : Courbes d'entrées du mercure (Z2, jachère récente nue)



B-1. Volume poral total des différents échantillons

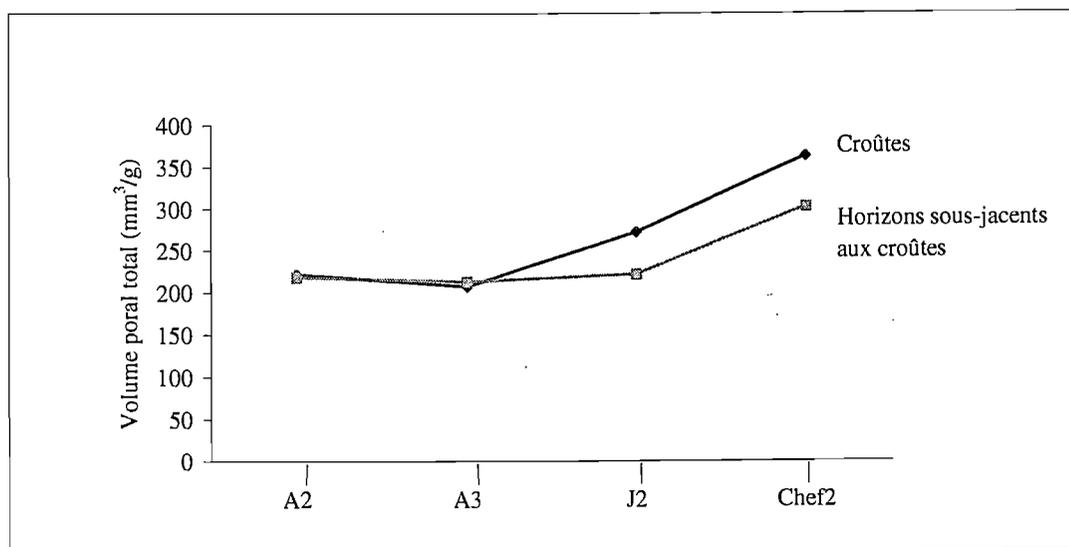
Les résultats sont regroupés dans le tableau 8 et la figure 16.

Le volume poral total pour l'ensemble des échantillons analysés est compris entre 208 et 363 mm³ g⁻¹. Il est en moyenne de 257 mm³ g⁻¹ pour l'ensemble des croûtes et de 219 mm³ g⁻¹ pour les échantillons sans croûtes.

Dans les échantillons sans croûtes, les valeurs mesurées varient de 208 à 305 mm³ g⁻¹. L'horizon superficiel de la parcelle Z (sol nu) montre des valeurs de VHg variant de 222 à 245 mm³ g⁻¹ (tableau 8). Il n'y a pas de différence significative entre les échantillons situés au-dessous des croûtes A2, A3, J2 et Z2, qui montrent des volumes poraux quasiment similaires (208-235 mm³ g⁻¹), largement inférieurs à celui de l'échantillon situé au-dessous de la croûte Chef 2 (302 mm³ g⁻¹).

Dans les croûtes, le volume poral total varie de 202 à 363 mm³ g⁻¹ (tableau 8). Les valeurs les plus élevées, 261 mm³ g⁻¹ et 363 mm³ g⁻¹, sont mesurées respectivement dans le cas de croûtes J2 et Chef 2, qui sont des croûtes de jachères anciennes. Ces valeurs sont significativement plus élevées dans les horizons sous-jacents à ces croûtes (tableau 8, fig. 16). Les croûtes A2 et A3 (croûtes de jachères récentes) montrent des valeurs comprises entre 207 et 222 mm³ g⁻¹, ce qui représente des valeurs similaires à celles observées dans les horizons sous-jacents (tableau 8, fig. 16). Néanmoins, on note que les croûtes des parcelles A2 sont légèrement plus poreuses que les croûtes de A3 (fig. 16).

Fig.16 : Comparaison des volumes poraux totaux entre croûtes et horizons sous-jacents aux croûtes



B-2. Distribution des volumes poraux (tableau 8, figs. 11-15)

Sur les courbes d'entrée du mercure on distingue, pour la plupart des échantillons, deux entrées distinctes correspondant à deux volumes poraux nommés respectivement A et B (figs. 11-15). Nous fixons la valeur limite de diamètre de pore séparant les volumes poraux de types A et B à $0,08 \mu\text{m}$, valeur qui nous semble commune à l'ensemble des échantillons. Le volume poral A (V_A , tableau 8), correspondant à des pores de grande taille (liés aux sables et aux limons), est caractérisé par un diamètre modal équivalent D_{mA} (figs. 11-15). Il varie, pour l'ensemble des échantillons, entre 165 et $328 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$, et représente 54 à 96% du volume poral total des échantillons (tableau 8). Le volume poral B (V_B , tableau 8) correspond à des pores de plus petite taille, c'est-à-dire à la porosité argileuse. Il est caractérisé par un diamètre équivalent D_{mB} (figs. 11-15). Les valeurs du volume poral B mesurées pour l'ensemble des échantillons sont comprises entre 8 et $135 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$, soit 4 à 44% du volume poral total (tableau 8).

Dans les croûtes

Dans les croûtes le volume poral A (V_A) varie entre 181 et $328 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$ et le volume poral VB entre 8 et $35 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$ (tableau 8). Avec un volume poral A moyen de $185,5 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$, les croûtes de la parcelle A3 ont les valeurs de volume poral grossier les plus faibles, suivies de celles des parcelles A2, J2 et Chef 2. Le volume poral VB est du même ordre de grandeur dans les échantillons J2 et A3 (22 - $25 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$). Il est très faible dans A2 ($8 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$) et légèrement plus élevé dans Chef 2 ($35 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$).

L'évolution de la courbe d'entrée de mercure montre, pour A2, une limite franche, entre les deux volumes poraux (I, fig. 11). Il n'y a, en effet, pas d'entrée dans des pores de diamètres compris entre 10 et $0,04 \mu\text{m}$. Pour l'échantillon A3 (I, fig. 12) la limite entre les deux volumes est franche, marquée par une pénétration de mercure très faible entre 3 et $0,04 \mu\text{m}$. La courbe correspondant à J2 (I, fig. 13) montre une entrée progressive du mercure avec une gamme de pores plus variée que dans les deux échantillons précédents. Cette propriété est

bien représentée dans les échantillons de croûtes de Chef 2 (I, fig. 14), où l'intrusion du mercure se fait très progressivement.

Dans les horizons non encroûtés

Dans les horizons prélevés sous des croûtes, le volume poral A, accessible par des pores de diamètre équivalent $400 > D > 0,08 \mu\text{m}$, varie de $180 \text{ à } 328 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$. Le volume poral B varie de $8 \text{ à } 35 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$. Il n'y a pas de différence significative entre les échantillons A2, A3 et J2. Les valeurs moyennes de VA dans ces trois horizons varient entre $198 \text{ et } 203,5 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$ et celles de VB entre $15 \text{ et } 18,5 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$. Ces valeurs de VA et VB sont sensiblement différentes de celles mesurées dans Chef 2, où elles sont respectivement de $170 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$ et $132,5 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$.

L'échantillon de sol nu (Z2) montre une valeur de VA de $212 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$ et de VB de $15 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles des horizons sous les croûtes A2, A3 et J2.

La courbe d'entrée du mercure se caractérise, dans l'horizon sous la croûte A2, par une limite franche entre les deux volumes poraux (II, fig. 11). Mais l'entrée du mercure est néanmoins faible entre $10 \text{ et } 1 \mu\text{m}$. Dans l'horizon sous la croûte A3 la limite est franche et il n'y a pas du tout d'entrée entre $8 \text{ et } 0,08 \mu\text{m}$ (II, fig. 12). Au contraire, les courbes de J2, Chef 2 et Z2 révèlent une entrée progressive de mercure au cours de la montée de pression (II, figs. 13 14 et 15). Celle-ci marque un continuum de diamètres équivalents de pores accessibles au mercure dans l'échantillon. Cette propriété est très marquée dans l'échantillon Chef 2.

C. Discussion sur la porosimétrie au mercure

Les résultats de mesures porosimétriques montrent une porosité totale plus élevée ($272 \text{ à } 363 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$) dans les croûtes anciennes (Chef 2, J2) que dans les croûtes récentes (A2 et A3 ; $207 \text{ à } 222 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$) et dans les horizons sans croûtes (Z2 ; $233 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$). La porosité totale dans les croûtes anciennes est également plus élevée que celle des horizons situés au-dessous de ces croûtes (tableau 8 ; fig. 16). En revanche, il n'existe pas de différence significative de porosité totale entre les horizons de croûtes récentes et leurs substrats (tableau 8 ; fig. 16).

Les courbes d'entrée du mercure révèlent donc une géométrie du réseau poreux différente dans les croûtes anciennes et les croûtes récentes. Dans les croûtes anciennes et leurs substrats (horizons sous-jacents à la croûte) le réseau de pores est hiérarchisé, caractérisé par l'entrée progressive du mercure dans le champ poreux (figs. 13 et 14), tandis que les croûtes récentes et l'horizon de surface de jachère nue montrent deux classes de pores bien distincts, séparées par une gamme de pores $10 \text{ et } 0,04 \mu\text{m}$ quasiment absente (figs. 11 et 12).

Les parcelles des jachères anciennes, Chef 2 et J2, illustrent bien la nature des pores rencontrés dans les horizons non encroûtés à encroûtés :

(1) dans le cas des horizons sous-jacents aux croûtes de la parcelle Chef 2 (jachère ancienne), la fraction argileuse $>30 \%$, abondante dans les agrégats observés en microscopie optique (A, photo 7, pl. V) joue un rôle prépondérant dans la porosité (VB, tableau 8). Au contraire, au sein de la croûte correspondante, le volume total lié à la fraction argileuse est faible. La porosité dans ces échantillons de croûtes résulte surtout de l'agencement de particules minérales, majoritairement de limons (représentant plus de 65%) organisées en couches, et de l'intercalation, entre et au sein de celles-ci, de couches de cyanobactéries filamenteuses (photos 7 et 8, pl. V). La différence de porosité entre les croûtes et les horizons sous-jacents s'explique donc, dans ce site, par la présence de pores d'assemblage d'éléments minéraux dans le cas des horizons non encroûtés et par le développement de pores organiques et organo-minéraux dans les horizons encroûtés.

(2) le rôle des cyanobactéries dans la création de pores est également bien illustré dans

les horizons de la jachère ancienne J2 (fig. 13). Les teneurs en argiles et en limons de ces matériaux sont faibles (< 2 %) et peu différentes entre la croûte et l'horizon sous-jacent. La différence de volume poral total ($50 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1}$) et d'organisation des pores entre les deux horizons de J2 résulte donc de la présence des micro-organismes, de leurs produits de sécrétion et de la formation des assemblages organo-minéraux auxquels ils contribuent.

La porosité dans les échantillons non encroûtés résulte essentiellement de l'organisation de particules minérales constituées en majorité d'éléments grossiers (tableau 7) qui associent peu ou pas de matériaux organiques (cf. 3^{ème} partie, chap. III, I, B-1-1).

En définitive, la présence des micro-organismes se traduit par l'apparition des pores spécifiques, permettant une entrée progressive de mercure par des pores de diamètre intermédiaire entre ceux des pores grossiers et fins (argileux). Cette catégorie de pores, dont le diamètre est compris entre 0,04 et 10 μm , est absente des échantillons de croûtes et des horizons nus de jachère récente. Elle est bien représentée dans les jachères anciennes et correspondrait aux pores résultant des associations organo-minérales observées au sein des profils de sols encroûtés des jachères anciennes (cf. 3^{ème} partie, chap. III).

III. LA STABILITE STRUCTURALE

La structure d'un sol est déterminée par la nature de ses constituants (organiques et minéraux) et de leurs combinaisons dans l'espace. La stabilité est un paramètre essentiel dans le contrôle de l'érodibilité et de la préservation de la porosité du sol. Les actions du vent, de la pluie et de la sécheresse se manifestent par la désagrégation de la structure de la surface du sol, à travers des mécanismes variés. Dans une synthèse de travaux sur la stabilité structurale du sol, Le Bissonais (1996) distingue quatre mécanismes principaux de désagrégation : la compression de l'air (contenu dans les pores du sol) consécutive à une humectation brutale de matériaux initialement secs, l'impact des gouttes de pluies à la surface du sol, le cisaillement lié au comportement différentiel des matériaux mouillés (gonflement) et la dispersion physico-chimique résultant d'un "stress" osmotique.

L'examen de la micromorphologie des croûtes microbiotiques a, par contre, montré le rôle stabilisant des cyanobactéries et de leurs produits de sécrétion dans l'agrégation et la stabilisation de particules et, donc, dans la structuration globale du sol (cf. 3^{ème} partie, chap. I et III).

Cette partie du mémoire présente les résultats de mesures de la stabilité structurale de croûtes microbiotiques et d'horizons de sol dépourvus de croûtes. La confrontation des deux séries de résultats permettra d'évaluer la stabilité de la structure résultant de la colonisation du sol par les cyanobactéries.

A. Méthode d'étude

A-1. Choix des échantillons

Les échantillons étudiés ont été choisis pour rendre compte du rôle du compartiment organique dans l'amélioration de la structure. Notre choix s'est donc porté sur les échantillons des parcelles A (A1, A2, A3), J (J1, J2, J3), Z1, Mali, Chef 1 et Chef 3 (tableau 1). Ces échantillons ont en commun une texture sableuse à sablo-limoneuse, une teneur en argile faible (3 % en moyenne), mais se distinguent les uns des autres par la présence ou l'absence de croûtes microbiotiques bien développées. Toutes les croûtes microbiotiques portées par ces parcelles, ainsi que les horizons sous-jacents à ces croûtes, ont été soumis à l'ensemble des tests retenus. Pour les parcelles Chef 1 et Chef 3, seuls les horizons sous-jacents aux croûtes ont été testés. L'horizon superficiel de la parcelle Z1, dépourvu de croûte, a également fait l'objet de tous les tests de stabilité structurale.

A-2. Méthode de la mesure de la stabilité structurale

La méthode utilisée, préconisée par Le Bissonais (1996), est basée sur des tests du comportement des agrégats de sol soumis à une humectation rapide par immersion, une humectation lente par capillarité, et une désagrégation mécanique par agitation à la suite d'une ré-humectation (cf. A-3, ci-dessous). Ces trois tests sont destinés à rendre compte du comportement des agrégats dans les conditions hydriques, climatiques et structurales rencontrées à la surface du sol (voir ci-dessous).

Les échantillons soumis à l'un de chacun des trois tests (tableau 9), sont constitués de 5 g d'agrégats, de taille comprise entre 3 et 5 mm, obtenus par tamisage. Ils sont d'abord séchés à l'étuve à 40 °C, pendant 24 h, afin d'être mis dans des conditions hydriques identiques pour tous les échantillons.

Tableau 9 : Listes des échantillons analysés et des tests réalisés

		Echantillons	Test 1	Test 2	Test 3
Croûtes	Jachère récente	A1	+	+	+
		A2	+	+	+
		A3	+	+	+
	Jachères anciennes	J1	+	+	+
		J2	+	+	+
		J3	+	+	+
		Mali (ML)	+	+	+
		Chef 1 (CH1)	-	-	-
Chef 3 (CH3)	-	-	-		
Horizons sous les croûtes	Jachère récente	A1	+	+	+
		A2	+	+	+
		A3	+	+	+
	Jachères anciennes	J1	+	+	+
		J2	+	+	+
		J3	+	+	+
		Mali (ML1)	+	+	+
		Chef 1 (CH1)	+	+	+
		Chef 3 (CH3)	+	+	+
Horizons sans croûtes	Jachères récentes	Z1	+	+	+

Test 1 : humectation rapide par immersion

Test 2 : humectation lente par capillarité

Test 3 : désagrégation mécanique par agitation après réhumectation

A-3. Description des tests de stabilité des agrégats

Test 1 : humectation rapide par immersion

Ce test est destiné à observer le comportement des matériaux d'un sol sec soumis à une humectation brutale (sol soumis à une irrigation brutale ou une pluie intense de type orage). Il induit un éclatement des agrégats lié, soit à la compression de l'air emprisonné dans les pores du sol, soit au comportement différentiel de certains constituants de ces agrégats.

La prise d'essai est introduite dans un bécher contenant 50 ml d'eau permutée. Au bout de 10 minutes, l'eau est soutirée à l'aide d'une pipette, et les agrégats sont transférés sur un tamis de maille 50 μm plongé dans de l'éthanol. L'utilisation de l'éthanol permet d'empêcher la désagrégation ou la ré-agrégation de particules durant le séchage.

La suite des opérations est commune aux trois tests. Elles sont décrites après la présentation de l'ensemble des tests.

Test 2 : humectation lente par capillarité

C'est le test du comportement de matériaux d'un sol sec, ou peu humide, soumis à des pluies modérées. Parmi les mécanismes de désagrégation impliqués dans ce test figurent principalement l'éclatement par compression d'air et le cisaillement lié au comportement différentiel des matériaux. La prise d'essai est placée sur un papier "filtre" de type kleenex 2

épaisseurs, et humectés par l'eau par capillarité à l'aide d'une table à succion soumise à une dépression de 3 cm. L'humectation dure au moins 30 mn, puis les agrégats sont transférés sur un tamis de 50 μm immergé dans de l'éthanol.

La suite des opérations du test, commune aux trois tests, est décrite ci-dessous.

Test 3 : désagrégation mécanique par agitation après réhumectation

Il s'agit de tester le comportement de matériaux du sol déjà humides. Les conditions de ce test simulent, par exemple, l'impact de la pluie sur un sol déjà humide.

La prise d'essai, humectée par l'éthanol, est transférée dans un erlenmeyer contenant 50 ml d'eau permutée. Le niveau d'eau dans l'erlenmeyer est ajusté à 250 ml (en ajoutant de l'eau avec une pissette sur le bord du récipient) puis les agrégats sont soumis à une agitation manuelle (10 retournements). Les agrégats sont ensuite laissés au repos pendant 30 mn, puis transférés sur un tamis de 50 μm immergé dans de l'éthanol.

Pour tous les échantillons recueillis à l'issue des trois tests, on procède alors au fractionnement granulométrique par tamisage des matériaux déposés sur dans les tamis de 50 μm , plongés dans l'éthanol.

La première séparation granulométrique est réalisée à l'aide de l'appareil de Hénin (fig. 17). Ce dernier permet de faire subir au tamis (contenant les agrégats et immergés dans l'éthanol) des mouvements hélicoïdaux (environ 5 mouvements). Les particules de taille < 50 μm sont récupérées, séchées pendant 48 h à 105 °C, puis pesées. Les fragments ou les particules > 50 μm , encore humides, sont tamisés sur une colonne de 6 tamis de mailles 2000, 1000, 500, 200, 100 et 50 μm . Les particules se répartissent en sept classes granulométriques définies dans le tableau 10.

Fig. 17 : Appareil de Hénin

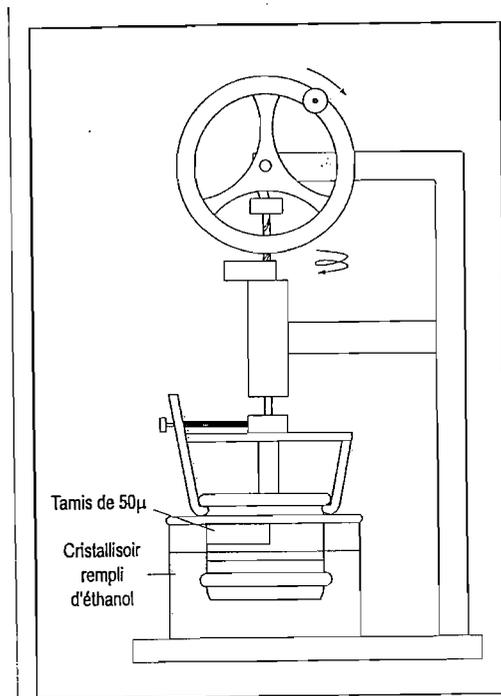


Tableau 10 : Définition des différentes classes granulométriques

Classe	I	II	III	IV	V	VI	VII
Taille des particules	> 2 mm	1 à 2 mm	0,5 à 1 mm	0,2 à 0,5 mm	0,1 à 0,2 mm	0,05 à 0,1 mm	< 0,05 mm

A-4. Modes d'expression des résultats des tests

Les résultats des tests donnent la distribution des particules dans les sept classes granulométriques (tableau 10), ainsi que les valeurs du diamètre moyen pondéral (Mean Weight Diameter ou MWD). Le MWD est la somme des produits (1) du diamètre moyen, \bar{x}_i , de chaque classe granulométrique par (2) le pourcentage en poids, w_i , des particules appartenant à cette classe de taille.

$$MWD = \frac{\sum_{i=1}^n \bar{x}_i w_i}{100} \text{ avec } i \text{ variant de } 1 \text{ à } 7$$

Les valeurs de MWD varient de façon générale entre 0,025 et 3,5 mm (Le Bissonais, 1996) et permettent une estimation de la stabilité des agrégats pour les différents tests. La valeur moyenne des MWD obtenus respectivement à l'issue des trois tests est, en effet, caractéristique de la stabilité de matériaux étudiés. Plus la valeur de MWD moyen est élevée, plus les matériaux testés sont stables. Dans le tableau 11 sont regroupées des valeurs théoriques de MWD et des indications sur le comportement des matériaux correspondants vis-à-vis de la formation de croûtes physiques (Le Bissonais, 1996).

Tableau 11 : Classes de stabilité des agrégats et aptitude formation de croûtes physiques, en fonction des valeurs de MWD (d'après Le Bissonais, 1996).

MWD (mm)	Stabilité	Formation des croûtes physiques
< 0,4	Très instable	Systématique
0,4 à 0,8	Instable	Fréquente
0,8 à 1,3	Moyennement stable	modérée
1,3 à 2,0	Stable	Occasionnelle
>2,0	Très stable	Très rare

Ces valeurs indiquent que les sols dont la stabilité structurale est caractérisée par un MWD < 0,4 mm sont formés d'agrégats très sensibles à l'action des gouttes de pluies et sont le siège de la formation systématique de croûtes physiques (croûtes structurales ou croûtes d'érosion, cf. 1^{ère} partie II, B-1, B-3). Au contraire les sols dont la stabilité structurale est caractérisée par un MWD > 2 mm résistent à la formation de croûtes physiques.

B. Présentation des résultats

Les résultats des trois tests sont regroupés dans les figures 18-20 et les tableaux I-IV (donnés en annexe II).

B-1. Distribution granulométrique des particules à l'issue des tests

Pour l'ensemble des échantillons étudiés, les matériaux résiduels obtenus après les tests 1, 2 et 3 sont composés respectivement de 0 à 88 % (soit 37 % en moyenne), 2 à 86 % (soit 41 % en moyenne) et 1 à 77 % (soit 30 % en moyenne) de particules de la classe I (tableau 10 ; figs. 18-20 ; tableaux I-III, en annexe II). Le test 3 conduit à la proportion la plus faible de particules appartenant à la classe I (30 % en moyenne). Ce test, entraîne donc une désagrégation beaucoup plus importante que les deux autres.

La distribution des particules à l'issue des trois tests réalisés sur des échantillons de croûtes montre une prédominance de particules de la classe I. Cette classe granulométrique représente respectivement 61 à 88 %, 65 à 86 % et 47 à 77 % du poids des matériaux respectivement à l'issue des tests 1, 2 et 3. Les autres fragments sont repartis majoritairement dans les classes IV et V, dans des proportions respectives de 3 à 12 % et 4 à 13 % dans le test 1, 3 à 12 % et 3 à 11 % dans le test 2, 5 à 15 % et 7 à 18 % dans le test 3. Les tests 1 et 2 donnent des distributions de particules similaires entre elles, mais sensiblement différentes de celle donnée par le test 3 (figs. 18-20).

Les échantillons de croûtes de jachères anciennes (J et ML; fig. 18) soumis aux tests, ont donné des agrégats stables composés de 61 à 77 % de particules de classe I (70 % en moyenne), contre 47 à 58 % (54 % en moyenne) pour les échantillons de croûtes de la jachère récente A (fig. 19). Parmi les jachères récentes, la parcelle A1 montre la stabilité d'agrégats la plus forte (58 % de particules de la classe I).

Les particules issues respectivement des tests 1, 2 et 3 appliqués aux agrégats d'horizons superficiels dépourvus de croûtes (jachère récente, Z1) et aux horizons sous-jacents aux croûtes (A1, A2, A3, J1, J2, J3 et ML), montrent une proportion de particules de classe I plus faible (0 à 8 % pour le test 1, 2 à 29 % pour le test 2 et 1 à 3 % pour le tests 3) que celles obtenues avec des échantillons de croûtes (61 à 88 % pour le test 1, 65 à 86 % pour le test 2 et 47 à 77% pour le test 3). Ce sont les classes IV, V et VI qui prédominent avec des proportions respectives de 26 à 39 %, 30 à 37 % et 11 à 18 % pour le test 1, 26 à 35 %, 22 à 34 % et 8 à 16 % pour le test 2, et 28 à 38 %, 33 à 36 % et 13 à 19 % pour le test 3.

B-2. Valeurs du Mean Weight Diameter (MWD) ou diamètre moyen pondéral (tableau 12)

Les valeurs du MWD obtenues sont regroupées dans le tableau 12. Elles traduisent les différences observées, à l'issue des tests, dans la distribution des particules, dispersées ou restées stables. Pour l'ensemble des échantillons, le MWD est, respectivement, de 0,25 à 3,10 mm pour le test 1, 0,33 à 3,06 mm pour le test 2 et 0,22 à 3,03 mm pour le test 3 (tableau 12).

Pour les échantillons de croûtes les valeurs du MWD sont respectivement de 2,28 à 3,10 mm pour le test 1, 2,40 à 3,06 mm pour le test 2 et 1,82 à 3,06 mm pour le test 3. Les valeurs moyennes intégrant celles obtenues à l'issue des trois tests varient entre 2,29 et 2,97 mm.

Pour les horizons superficiels nus et les horizons sous-jacents aux croûtes, les valeurs du MWD varient de 0,25 à 0,56 mm pour le test 1, 0,33 à 1,26 mm pour le test 2 et 0,22 à 0,38 mm pour le test 3. La moyenne des valeurs de MWD obtenues à l'issue des trois tests est de 0,30 à 0,73 mm.

Tableau 12 : Diamètres moyens pondéraux (MWD, mm) des particules obtenues à l'issue des trois tests de stabilité appliqués à des agrégats de croûtes et d'horizons sans croûtes.

Nature des échantillons	Références	MWD1	MWD2	MWD3	MWD moyen
Croûtes	A1	2,85	2,89	2,18	2,64
	A2	2,39	2,40	2,09	2,29
	J1	2,94	2,63	3,03	2,86
	J2	2,72	2,74	2,27	2,58
	ML2	3,10	3,06	2,76	2,97
		2,73	2,72	2,38	2,60
Horizons sans croûtes	A1	0,34	0,58	0,32	0,41
	A2	0,56	1,26	0,38	0,73
	A3	0,33	0,69	0,31	0,44
	J1	0,26	0,37	0,27	0,30
	J2	0,28	0,48	0,27	0,34
	J3	0,25	0,33	0,33	0,30
	ML2	0,37	0,50	0,26	0,37
		0,34	0,60	0,31	0,41
Horizon de surface nu	Z1	0,42	0,84	0,32	0,53

Fig. 18 : Distribution des particules après application des tests de stabilité aux échantillons de jachères anciennes (J1, J2, J3). (Classes granulométriques, voir tableau 10.)

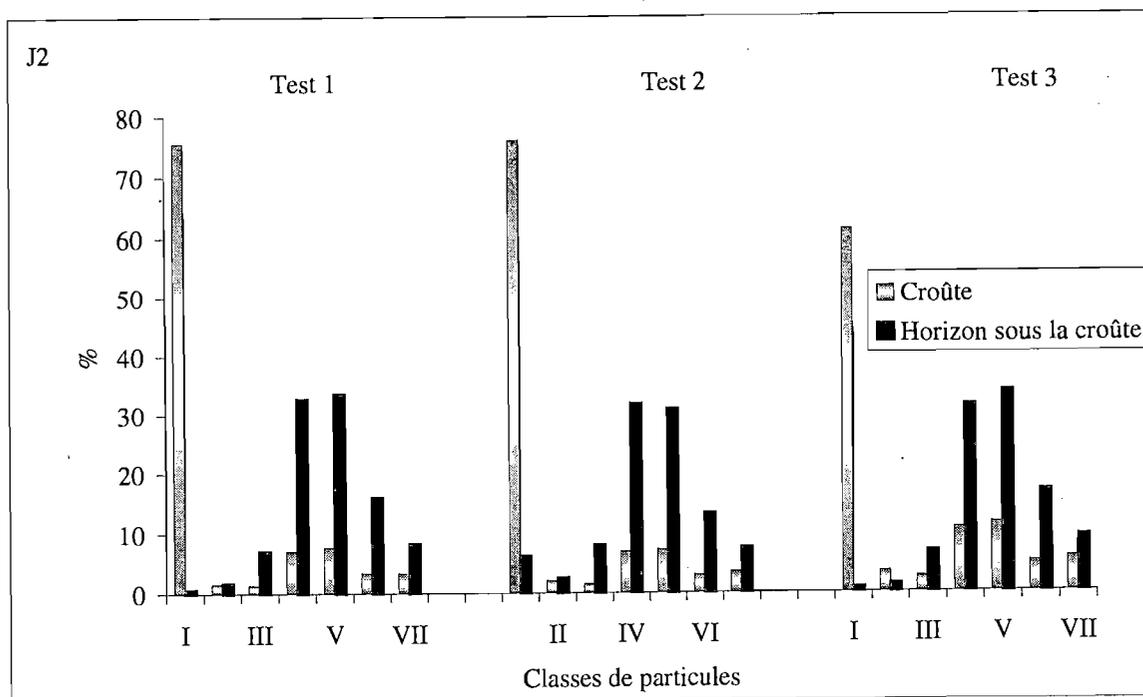
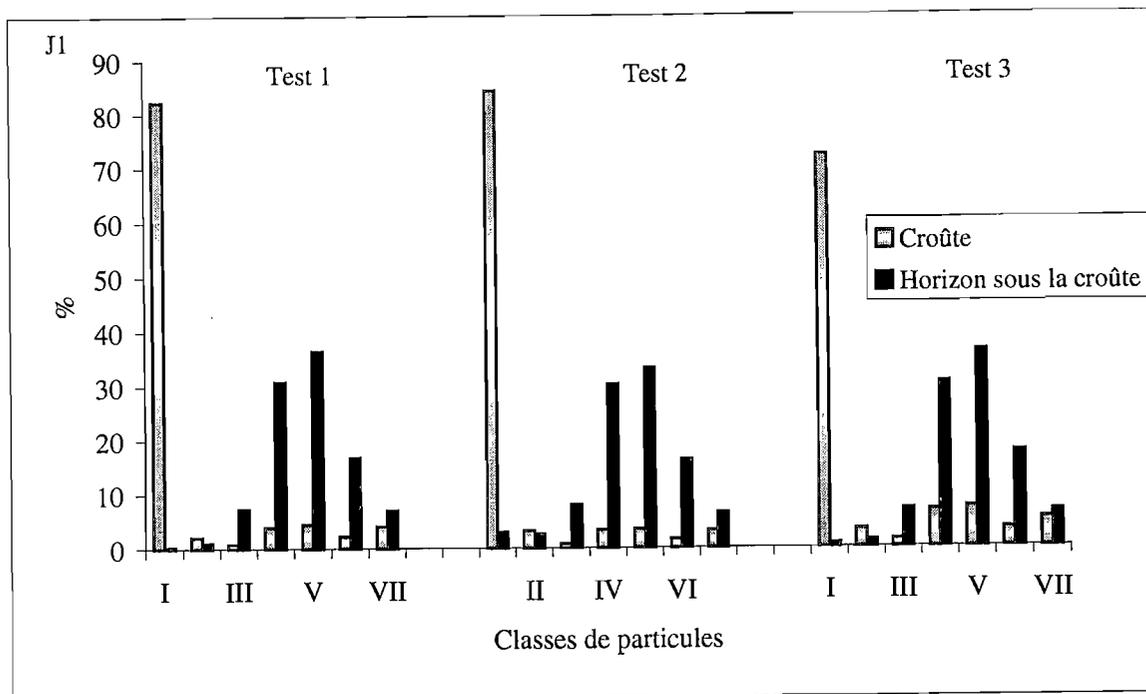


Fig. 18 (suite)

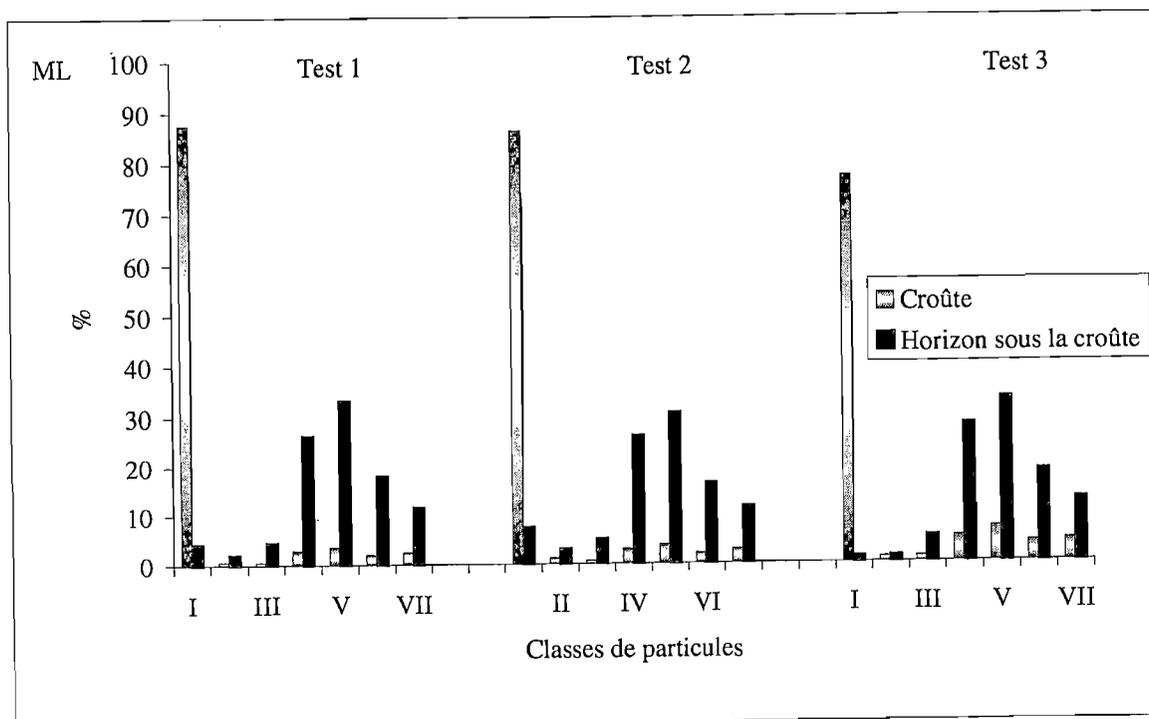
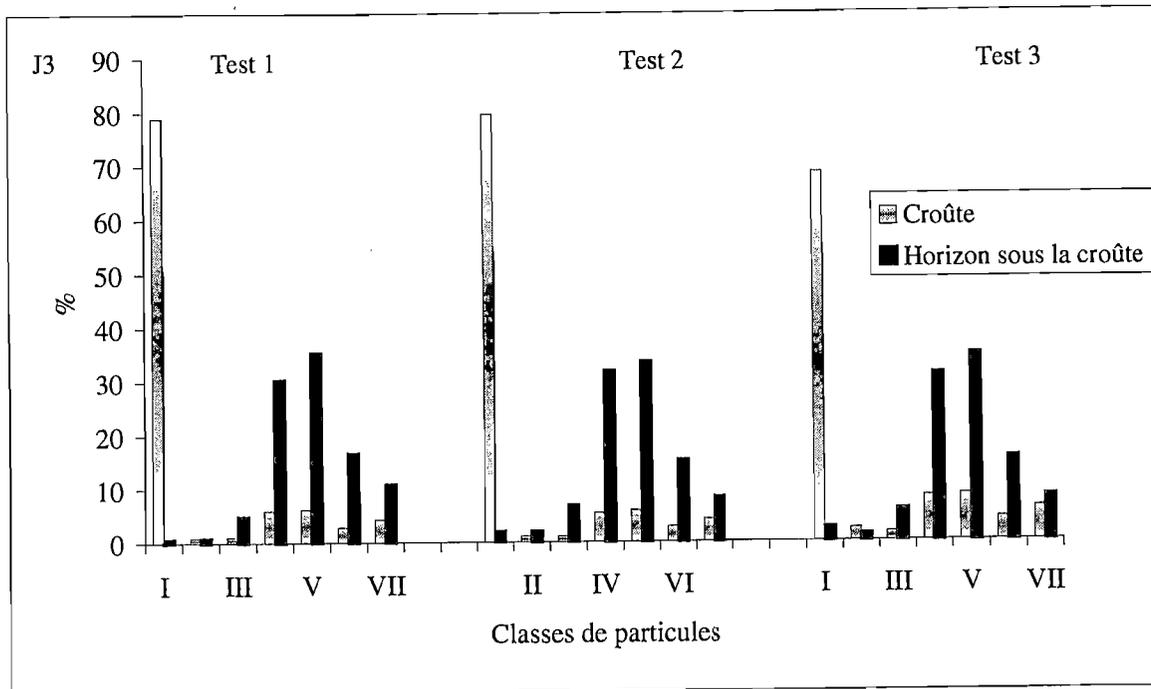


Fig. 19 : Distribution des particules après application des tests de stabilité aux échantillons de jachères récentes (A1, A2, A3). (Classes granulométriques, voir tableau 10)

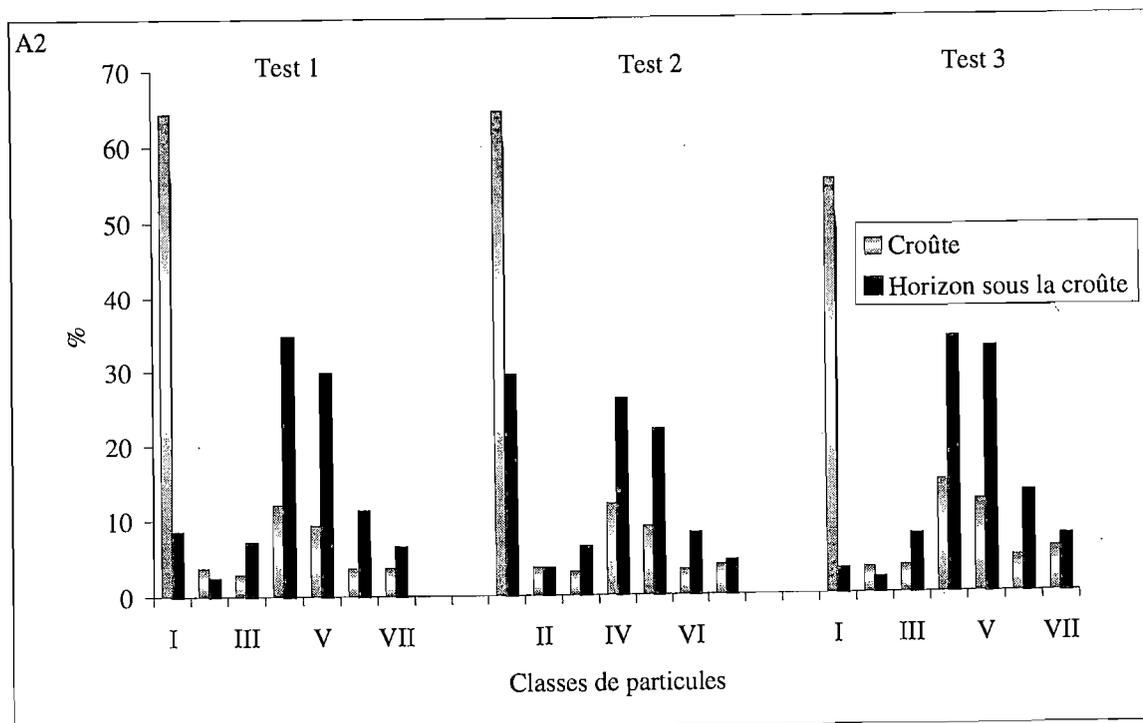
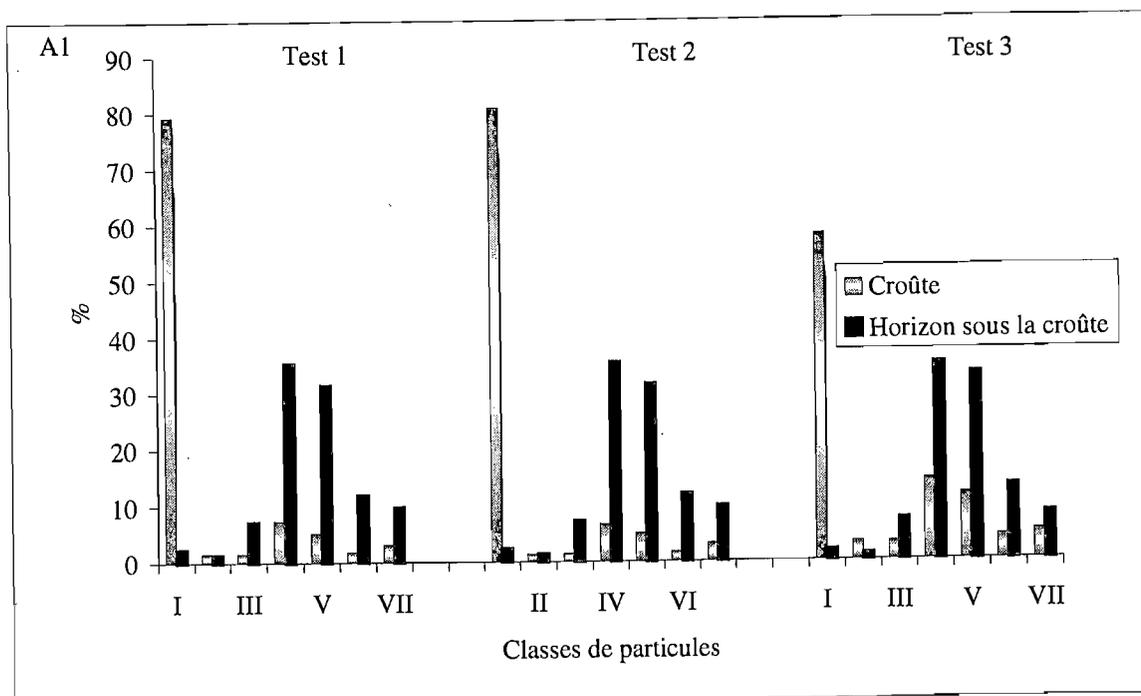


Fig. 19 (suite)

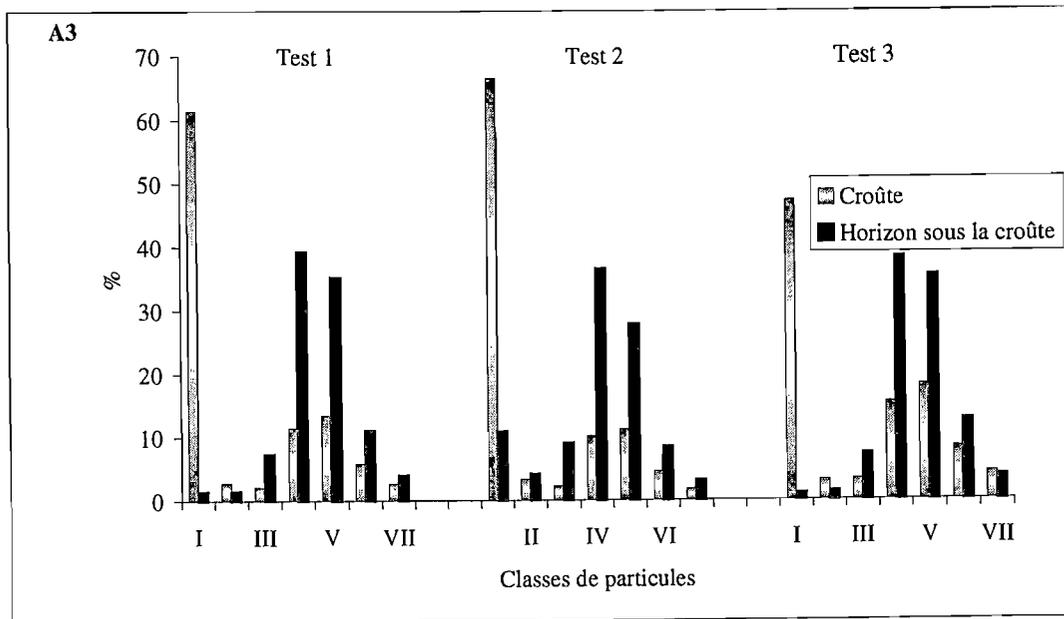
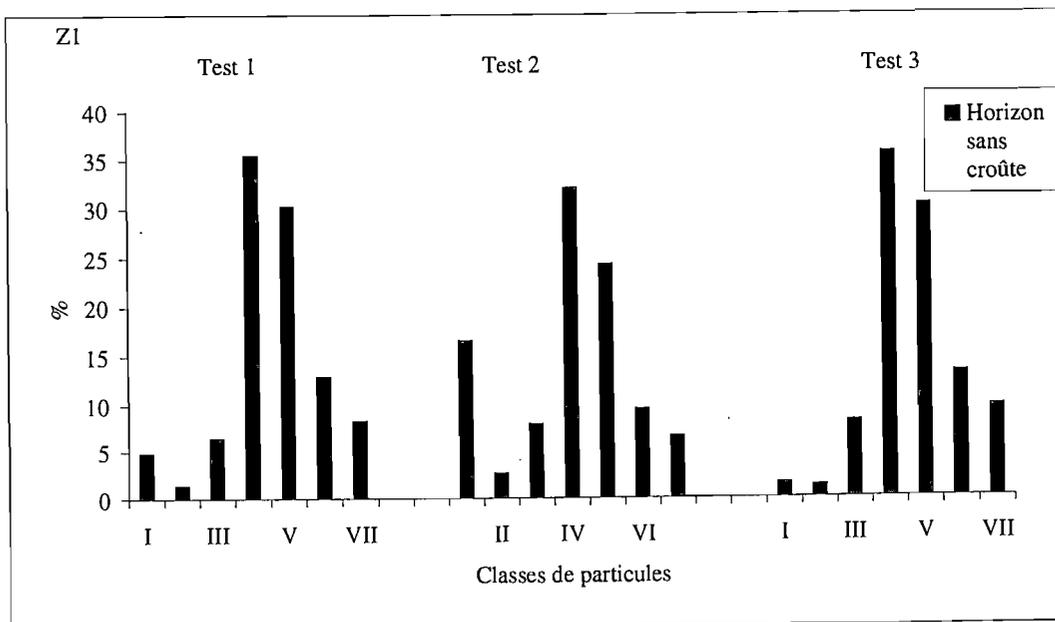


Fig. 20 : Distribution des particules après application des tests de stabilité aux échantillons de l'horizon superficiel nu Z1. (Classes granulométriques, voir tableau 10).



C. Discussion

Les différents tests de stabilité structurale ont permis de mettre en évidence une différence significative entre les croûtes et les horizons dépourvus de croûtes. Les premières montrent, par rapport aux seconds, une plus grande stabilité structurale. Les agrégats d'un diamètre initial de 3 à 5 mm, provenant des croûtes montrent une dispersion moins importante (47 à 88 % des agrégats résiduels après soumission aux tests ont un diamètre final supérieur à 2 mm) que les agrégats de même taille provenant des horizons dépourvus de croûtes (seulement 0 à 29 % des agrégats résiduels après soumission aux tests ont un diamètre final supérieur à 2 mm). Les valeurs du MWD obtenues dans les croûtes sont toutes supérieures à 2 mm (tableau 12). Elles permettent de classer les horizons de croûtes microbiotiques parmi des matériaux de sols à très forte stabilité (tableau 11). Les horizons dépourvus de croûtes et les horizons sous-jacents aux croûtes (MWD= 0,73) appartiennent à la classe des matériaux instables, exposés à un risque fréquent d'encroûtement physique (tableau 11). Les croûtes microbiotiques jouent donc, à l'évidence, un rôle stabilisateur pour les horizons qui les abritent.

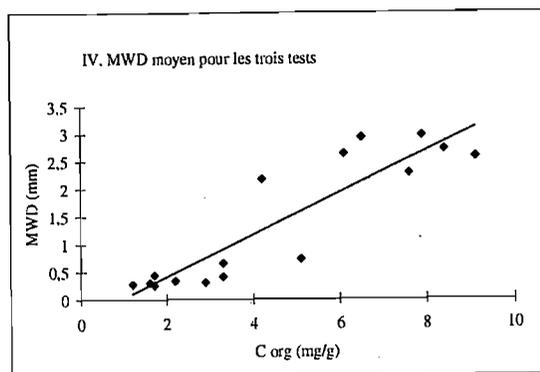
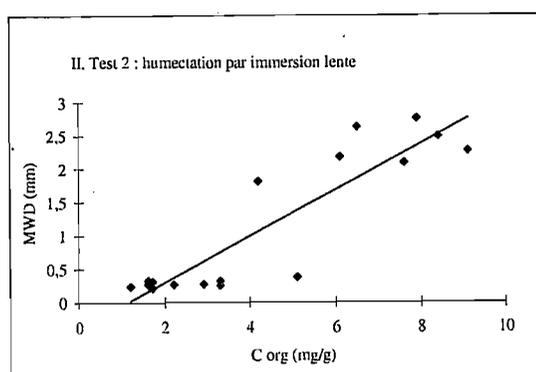
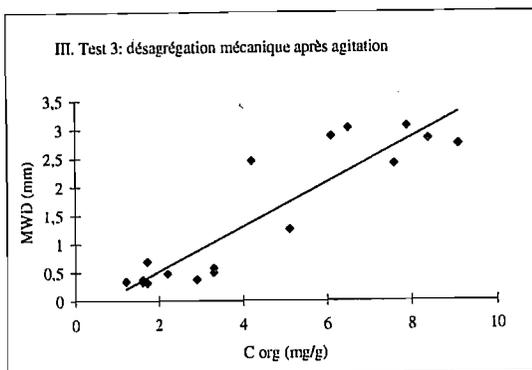
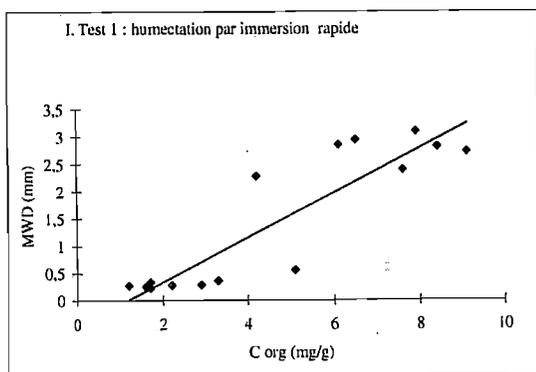
On observe également une différence de comportement entre les agrégats de croûtes de jachères anciennes et de jachères récentes. Les agrégats de jachères anciennes montrent une plus grande stabilité structurale que les agrégats de jachères récentes (61 à 77 % contre 47 à 58 % des particules résiduelles après soumission aux tests ont un diamètre supérieur à 2 mm).

Tous les résultats confirment le rôle du réseau des filaments de cyanobactéries et de leurs sécrétions dans la stabilisation des particules du sol (cf. Partie III). Au sein des réseaux organiques ainsi constitués les particules perdent une partie de leur individualité physique (cf. 3^{ème} partie, chap. I et III), et les propriétés physiques du sol, dans son ensemble, ne sont plus celles d'une association de particules minérales individuelles mais bien celles d'un "tissu" constitué, lui-même, à des associations organo-minérales.

La matière organique agit sur la stabilité des agrégats à deux titres : d'une part à travers le rôle physique des réseaux que constituent respectivement les filaments et les produits de sécrétion extracellulaires, et, d'autre part, par ses propriétés hydrophobes qui influent sur la mouillabilité des particules du sol. L'immersion d'un matériau de faible mouillabilité s'accompagne, en effet, d'une évacuation lente et progressive de l'air qu'il contient et donc d'une faible sensibilité à la destruction de la structure (Jouany et *al.*, 1992). La matière organique des cyanobactéries possède des propriétés hydrophobes liées à certains complexes protéiques entrant dans la composition de la gaine (Bar-Or et Shilo, 1988). Ainsi peut-on interpréter la similitude des actions limitées de l'immersion lente et de l'immersion rapide sur les échantillons de croûtes. Celles-ci sont significativement différentes dans les échantillons dépourvus de croûtes. Les argiles étant peu abondantes dans les croûtes étudiées, on peut minimiser leur rôle dans le comportement des particules vis-à-vis de ces différents tests d'immersion et rechercher dans la fraction organique le support des différences de stabilité structurale observées dans des échantillons, encroûtés ou non encroûtés.

Le rôle de la matière organique dans la stabilité des agrégats est, donc, déterminant à tout point de vue (agrégation et mouillabilité). Ainsi se comprend la corrélation positive existant entre le taux de carbone organique des échantillons et les valeurs du MWD donnés par chacun des différents tests, ainsi que les valeurs des MWD moyens des trois tests (fig. 21).

Fig. 21 : Courbes de corrélation entre les valeurs des MWD calculées après application des différents tests et la teneur en carbone total des échantillons.



IV. RETENTION EN EAU

La capacité de rétention en eau est une propriété qui dépend de la structure du sol et des propriétés de ses constituants. Les particules fines, ayant une grande affinité pour l'eau, permettent une plus grande rétention que les particules grossières. Le rôle de ces dernières sur la rétention d'eau est, lui, lié à leur arrangement mutuel qui détermine l'espace poral le plus accessible à l'eau (Guennelon, 1994). La matière organique intervient dans la capacité de rétention de l'eau dans le sol par son rôle dans la structuration du sol, ainsi que par le biais des propriétés, hydrophiles ou hydrophobes, de ses constituants. Les observations au Cryo-MEBEC nous ont déjà montré le gonflement des matériaux polysaccharidiques de la gaine des cyanobactéries en présence d'eau (comparer photo 10, pl. IV et photo 11, pl. III). La présence, au sein des croûtes microbiotiques, de pores purement organiques joue donc certainement sur la rétention de l'eau par le sol.

Cette partie de notre travail présente les résultats de mesure de la rétention de l'eau par les croûtes microbiotiques et par des horizons non encroûtés.

A. Méthodes des mesures

Les échantillons analysés ont été les mêmes que ceux dont a été mesurée la porosité (cf. 4^{ème} partie, chap. I, II, A-2). Les échantillons séchés à l'étuve (105 °C) sont d'abord lentement saturés en eau puis placés à l'intérieur d'une enceinte fermée hermétiquement.

La manipulation consiste à déterminer la quantité d'eau retenue par un échantillon, lorsque celui-ci est soumis à une pression pneumatique constante (P) permettant de fixer le potentiel matriciel de l'eau à $-P$.

L'échantillon est disposé sur une pâte de kaolinite préalablement ressuyée à -100 hPa (fig. 22). Celle-ci permet d'établir une continuité hydraulique satisfaisante entre l'échantillon et la membrane ou plaque poreuse de l'enceinte. Le point de bulle de la membrane est supérieur à la pression appliquée ce qui permet le passage de l'eau mais pas l'air.

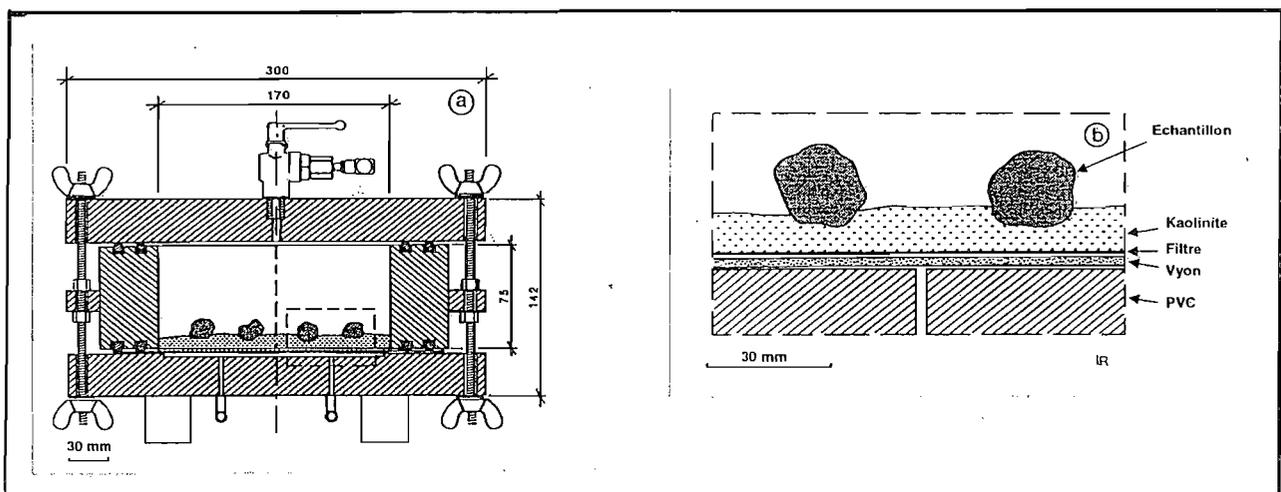


Fig. 22 : Dispositif de mesure de rétention d'eau.

Le dispositif est fermé et la pression est appliquée progressivement ce qui permet de vérifier l'étanchéité de la membrane ou de la plaque poreuse (absence de bulles d'air). L'augmentation de la pression au sein de l'enceinte a pour effet de chasser l'eau de pores de plus en plus fins. On atteint l'équilibre lorsque la pression dans les pores équilibre la force de succion qui s'oppose au départ de l'eau (Loi de Jurin).

Nous avons travaillé à deux valeurs de pression :

- 330 hPa. Cette pression correspond au pF 2,5, c'est-à-dire à la capacité au champ. Cette situation représente l'état hydrique d'un sol quelques heures après une pluie, après ressuyage de l'eau gravitaire. En théorie, à cette valeur de pression, l'eau est contenue dans des pores dont le rayon est inférieur ou égal à 4,5 μm .

- 15000 hPa. Cette pression correspond au pF 4,2, c'est-à-dire au point de flétrissement. Cette situation représente l'état hydrique d'un sol contenant de l'eau dans des pores de rayon équivalent inférieur à 0,1 μm , donc inaccessible aux racines des plantes.

Les échantillons sont maintenus à ces deux pressions, pendant une semaine, pour atteindre l'équilibre. Deux ou quatre répétitions ont été effectuées, pour chaque échantillon. La teneur en eau des échantillons est déterminée par un double pesée, d'abord à la sortie de l'échantillon de l'enceinte puis après passage à l'étuve, à 105° C, pendant 24 h et refroidissement.

B. Présentation des résultats (tableau 13)

A pF= 2,5

Pour l'ensemble des échantillons analysés, la quantité d'eau retenue à cette valeur de pF a varié entre 2 % et 37 %. Elle est en moyenne de 15,74 % dans les croûtes et de 3,18 % dans les horizons sans croûtes.

Les valeurs mesurées dans les croûtes sont comprises entre 6 et 37 %. Elles sont dans tous les cas plus élevées que celles mesurées dans des horizons sous-jacents (2 à 4 %) et dans l'horizon superficiel dépourvu de croûte (3 à 4 %). Les croûtes ont donc une capacité de rétention de l'eau 4 à 5 fois plus élevée que celle des horizons sous-jacents.

Les croûtes des parcelles récentes (A) montrent des valeurs proches entre elles (6 à 8 %), inférieures à celles des parcelles anciennes J2 (12,4 à 13,8 %), elles-mêmes inférieures à celles de la croûte superficielle de la parcelle Chef 2 (jachère ancienne ; 37 %).

A pF= 4,2

La quantité d'eau retenue par l'ensemble des échantillons varie entre 2 et 22 %. A l'exception des croûtes Chef 2, dans lesquelles la teneur en eau est de 21,93 %, les valeurs mesurées ne sont pas significativement différentes entre les croûtes, 1,6 à 3,7 % (en moyenne 2,36 %) et les horizons sans croûtes, 1,6 à 2,9 % (2,29 %, en moyenne).

C. Discussion et conclusion

Les mesures de rétention d'eau à pF 2,5 montrent que les croûtes retiennent au moins 4 à 5 fois plus d'eau que les horizons sans croûtes, dans des conditions d'humidité relativement élevée.

Cette capacité des croûtes à retenir de l'eau est rapportée à leur fraction organique, riche en éléments polysaccharidiques, et à leur richesse en particules minérales fines.

Les constituants polysaccharidiques sont dotés d'une grande capacité d'absorption d'eau (Galun et al., 1982 ; Campbell et al., 1989 ; Belnap et Gardner, 1993 ; Verrecchia, 1995) qui se traduit par un accroissement de la taille globale des organismes sous l'effet d'une humectation (cf. troisième partie, chap. I, II, B-2). Un accroissement de la taille des

organismes de 10-15 μm (à l'état sec) à 15-20 μm (à l'état mouillé) a été observé pour les organismes filamenteux (comparer photo 1, pl. IV et photo 2, pl. III), et de 50-100 μm (à l'état sec) à 150-250 μm (à l'état mouillé) pour les organismes coccoïdes (comparer photo 10, pl. IV et photo 11, pl. II).

L'association des éléments organiques et minéraux résulte dans la formation de pores de taille comprise entre 0,04 et 10 μm (cf. 4^{ème} partie, chap. I, II, B-2) ou d'assemblages organo-minéraux de morphologies diverses. L'observation micromorphologique de ce tissu qui constituent ces assemblages organo-minéraux montre, en particulier, la très grande fréquence de pores de contact "progressif", ou "tangential", entre des éléments organiques et des particules minérales (V, photos 7, 8, 15 et 17, pl. V), ou entre des éléments organiques adjacents (flèches, photo 1, pl. III ; V, photos 13 et 14, pl. VI). Ces pores de très faible diamètre peuvent être le siège d'une forte rétention d'eau à pF 2,5.

Cependant, on n'observe pas de grande différence, à l'exception des croûtes de la parcelle Chef 2, entre la capacité des croûtes et des horizons sans croûtes, à retenir de l'eau à pF = 4,2. A cette valeur de pF seuls les pores de diamètre inférieur à 0,1 μm peuvent théoriquement retenir de l'eau. Il est donc vraisemblable que les pores liés aux matériaux constituant les croûtes, dont le diamètre est compris entre à 0,04 et 10 μm , ont une faible influence sur la capacité de rétention de l'eau par les croûtes à ce pF. La croûte Chef 2 montre, par contre, à pF 4,2, des teneurs en eau nettement plus élevées que celles des autres croûtes. Ceci résulte de la forte teneur en éléments fins et en constituants organiques au sein de cette croûte, ainsi que de la forte association de ces deux types de constituants, qui se traduit par l'apparition de pores de petite taille (< 0,1 μm).

La rétention de l'eau dans les pores de très petite taille, en domaine non saturé et hors des circulations gravitaires libres, maintient l'activité de l'eau à une valeur inférieure à celle de l'eau dans les solutions aqueuses libres, c'est-à-dire à l'unité (Tardy, 1993). Les équilibres chimiques dans ces petits volumes d'eau énergiquement retenue en sont, eux-mêmes, très affectés et déplacent les réactions dans le sens d'une déshydratation des constituants minéraux ou organiques. Ainsi, par exemple, les conséquences de ces propriétés dans l'équilibre kaolinite-gibbsite ont été décrites par Tardy (1993). La transformation de la kaolinite en gibbsite nécessite une consommation d'eau. Dans les altérites tropicales où coexistent gibbsite et kaolinite, la gibbsite bien cristallisée tend à s'organiser en tapissant les parois des pores de grande taille et à laisser un vide central important, tandis que la kaolinite tend à cristalliser et à remplir des pores de petite taille. Il ne fait pas de doute que l'activité chimique, et le comportement physique, de l'eau retenue dans les pores de petite taille présents dans les croûtes microbiotiques dépendent pour beaucoup de la nature (chimique) et de la structure (physique) des éléments organiques (filaments et produits de sécrétion) qui en sont des constituants spécifiques. La physico-chimie de ces pores reste à faire.

Tableau 13 : Résultats de mesures de rétention en eau à pF 2,5 et pF 4,2. (Valeurs en %, pondéraux)

	Références	Répétitions	pF 2,5	pF 4,2
Croûtes	A2	1	7,19	2,07
		2	6,36	2,78
		moyenne	6,78	2,42
	A3	1	6,48	1,58
		2	7,58	2,18
		moyenne	7,03	1,88
	J2	1	13,84	2,80
		2	12,40	3,72
		moyenne	13,12	2,78
	Chef 2	1	37,02	21,93
		2	35,06	19,57
		moyenne	36,04	20,75
Moyenne pour les croûtes			15,74	7,04
Horizons sous les croûtes	A2	1	2,54	1,62
		2	2,70	2,95
		3	3,21	2,94
		4	3,33	2,95
		moyenne	2,94	2,62
	A3	1	2,98	1,77
		2	3,99	2,12
		3	2,54	1,79
		4	2,78	1,95
		moyenne	3,07	1,89
	J2	1	2,39	2,03
		2	3,70	2,35
3		2,61	2,33	
4		2,97	2,56	
moyenne		2,92	2,32	
Horizon de surface nu	Z1	1	3,59	2,22
		2	4,07	2,59
		3	3,88	2,49
		4	3,71	2,06
		moyenne	3,81	2,34
Moyenne pour les horizons sans croûtes			3,19	2,29

CHAPITRE II

SUIVIS DES ÉTATS DE SURFACE DES SOLS ENCROUTÉS- MESURES DE RUISSELLEMENT ET DE PERTES EN TERRE

Nous avons montré dans les chapitres précédents que la structure et la stabilité structurale d'horizons de sols portant une croûte microbiotique sont significativement différentes de celles d'horizons non encroûtés. Les différences se ressentent de façon significative dans le comportement du sol vis-à-vis de l'érosion et du ruissellement de l'eau à sa surface. Dans cette partie sont présentés les résultats d'observations des états de surface et de mesures *in situ* d'érosion et de ruissellement à la surface de parcelles portant ou ne portant pas de croûtes microbiotiques, et soumises à des chutes de pluie naturelles. Les résultats de mesures de ruissellement et d'érosion seront analysés en fonction des caractéristiques des précipitations et des états de surface.

I. MÉTHODES DE MESURE DU RUISSELLEMENT, DE LA PERTE EN TERRES ET DE SUIVI DES ÉTATS DE SURFACE

Le dispositif global de mesure du ruissellement, de pertes en terre et de suivi des états de surface, installé sur les 9 parcelles expérimentales, a été décrit précédemment (2^{ème} partie, chap. II, I, C).

Les mesures de la lame d'eau ruisselée sont obtenues directement sur le terrain, soit à l'aide d'une éprouvette graduée lorsque la quantité d'eau recueillie est inférieure à 2 l, soit au moyen d'une pesée lorsque la quantité d'eau est beaucoup plus importante.

La mesure de perte en terre est obtenue par l'évaluation de la masse totale de particules érodées. La méthode utilisée en 1996 a consisté à peser les matériaux recueillis dans la cuve (photo 7, pl. I). Cette méthode ne tient donc pas compte des particules en transit dans la gouttière et dans le tuyau. En outre, elle ne distingue pas la fraction grossière de la fraction fine. En 1997, la méthode a donc été corrigée et améliorée : les matériaux ont été récupérés tant dans la cuve que dans la gouttière et le tuyau, et les sables ont été fractionnés par tamisage à 50 µm, et récupérés dans des sachets. On a aussi récupéré une aliquote du liquide contenant les particules fines, dans un état bien dispersé (0,4 à 1 l environ).

Au laboratoire, les sables sont directement séchés à l'étuve (105 °C) et leur masse obtenue par pesée. Dans l'aliquote contenant des particules fines on ajoute du sulfate d'alumine pour aider à la sédimentation des particules. La récupération de celles-ci se fait en siphonnant l'eau dépourvue de particules et en pesant le résidu. Leur quantité est obtenue par pesée après séchage à l'étuve (105°C).

Les états de surface des aires de ruissellement ont été également suivis de façon régulière durant les saisons de pluies de 1996 et 1997, en repérant la nature et le type de croûtes qui couvrent la surface du sol. Ce suivi a concerné "les aires de ruissellement" des parcelles expérimentales A, J et Z (photos 3-6, pl. I).

Les croûtes microbiotiques sont reconnaissables sur le terrain, nous l'avons vu, par leur aspect, qui les distingue des croûtes physiques sur lesquelles elles se développent souvent. Ainsi peut-on caractériser l'état de surface du sol par le taux relatif de recouvrement par divers types de croûtes. On distingue les surfaces couvertes par des croûtes microbiotiques ("couvert biotique") et les surfaces couvertes par des croûtes physiques ("couvert abiotique"). Ces dernières sont composées de différents types (photos 1-3, pl. I) définis selon la typologie donnée par Casenave et Valentin (1989), et résumée ici dans le tableau 14 :

- croûtes structurales à un seul microhorizon (ST1), constitué d'éléments fins issus de la désagrégation des agrégats du sommet du profil.
- croûtes structurales à trois microhorizons (ST3), comprenant un horizon superficiel de sables grossiers, un horizon intermédiaire de sables moyens et un horizon inférieur de particules fines, appelé horizon plasmique (PL).
- croûtes de ruissellement (R), formées de lits alternativement de sables et d'argiles, déposés par les eaux de ruissellement.
- croûtes d'érosion (E), formées d'éléments fins résultant de la généralisation de l'érosion des horizons de sables superficiels des croûtes ST3 ou ST1.

Les autres états de surface reconnus étaient composés de fragments d'agrégats (FAG), de fragments de croûtes de type ST3 (FST3), de type ST1 (FST1), de croûtes microbiotiques (FENA), de croûtes d'érosion (FE) et de sables bouillants (SB), tous résultant du sarclage des parcelles de jachères récentes. A cela s'ajoutaient les plaquages (galeries superficielles) de termites (PT), peu abondants sur les parcelles étudiées.

Le suivi des états de surface a consisté à estimer le taux de recouvrement de la surface par les différents états définis ci-dessus. La méthode utilisée est la méthode des points quadrats. Elle consiste à analyser les états de surface à l'intérieur d'un cadre de 1 m^2 , subdivisé en 100 unités d'une surface élémentaire de 100 cm^2 (fig. 23). Le cadre métallique est placé au-dessus de la surface de ruissellement et le centre de chaque unité de surface de 100 cm^2 est repéré par une tige métallique. L'état de surface à la pointe de la tige est retenu comme caractéristique de la surface correspondante.

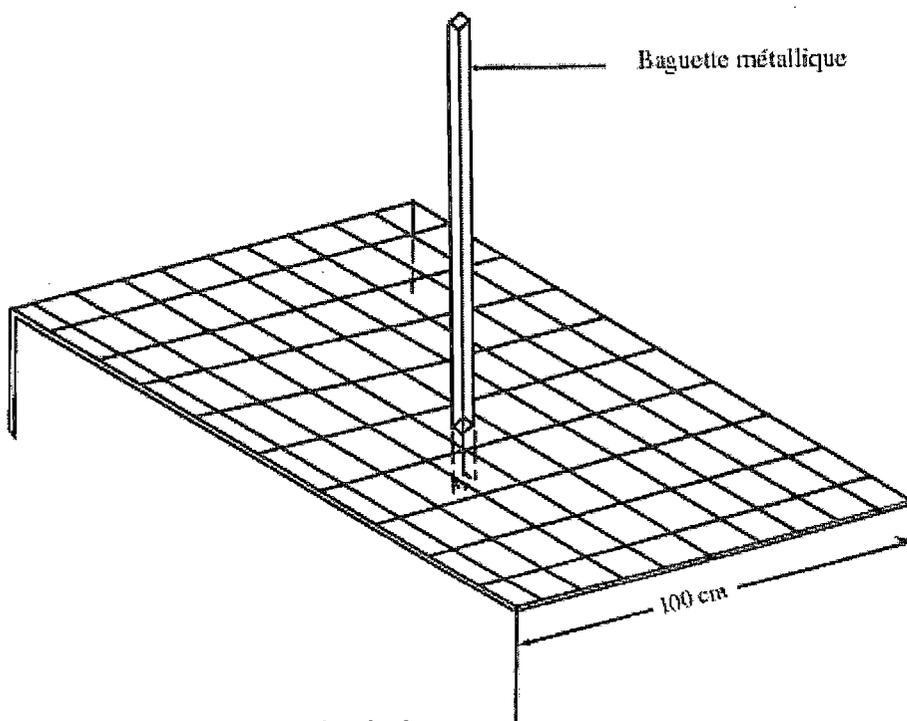


Figure 23 : Dispositif permettant le relevé des états de surface au sein d'une aire de ruissellement de 1 m^2 .

Tableau 14 : Les principaux états de surface et leurs caractéristiques

Nature de la surface	Surfaces biotiques	Surfaces abiotiques				
Types de croûtes	Croûte microbiotique	Croûte structurale à un seul horizon	Croûte structurale à 3 horizons	Croûte de ruissellement	Horizon plasmique	Croûte d'érosion
Description	Couche riche en cyanobactéries couvrant un horizon sableux, sablo-argileux ou limono-argileux	Eléments fins en surface	Sables grossiers sur sables moyens sur éléments fins	Lits de sables et d'argiles alternés	Plages discontinues d'éléments fins en surface	Couche lisse et continue d'éléments fins en surface
Références	ENA	ST1	ST3	R	PL	E

II. PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Les états de surface, le ruissellement et les pertes en terre dépendent d'un paramètre commun, la pluviosité. Nous allons donc commencer par présenter un aperçu sur les caractéristiques des précipitations au cours des deux années 1996 et 1997 avant de décrire les résultats de suivi des états de surface et des mesures de ruissellement et de pertes en terre.

A. Caractéristiques des précipitations

A-1. Saison des pluies 1996

Les données sur la pluviosité en 1996 sont résumées dans la figure 24 et les tableaux IV et V (donnés en annexe III).

Les hauteurs de pluies enregistrées ont varié de 0,5 à 69,5 mm, avec une moyenne de 13,4 mm. La durée des précipitations a varié de 93 à 160 minutes et la fréquence entre les pluies (durée entre deux précipitations consécutives) de 2 à 5 jours. L'intensité au bout d'une minute a varié entre 64 et 86 mm h⁻¹ et entre 37 et 55 mm h⁻¹ au bout de 10 minutes. Les hauteurs de pluies mensuelles cumulées varient de 80 à 228 mm. Le mois d'août est le plus pluvieux, avec une valeur cumulée de 228,5 mm et une fréquence moyenne de 2 jours. La hauteur moyenne des pluies la plus élevée est observée en juin (17,4 mm).

Les mesures de ruissellement (voir paragraphe C de cette partie) ont été effectuées du 16/07/1996 au 14/10/1996, à la suite de 22 événements pluvieux pour lesquels les hauteurs de pluies ont varié entre 3,5 à 48 mm.

A-2. Saison des pluies 1997

Les données sur la pluviosité en 1997 sont résumées dans la figure 24 et les tableaux V et VI (donnés en annexe III)

Les hauteurs de pluies enregistrées ont varié de 0,5 à 58 mm, avec une moyenne de 23,7 mm. La durée des précipitations a été de 98 à 131 minutes et la fréquence entre les pluies de 3 à 7 jours.

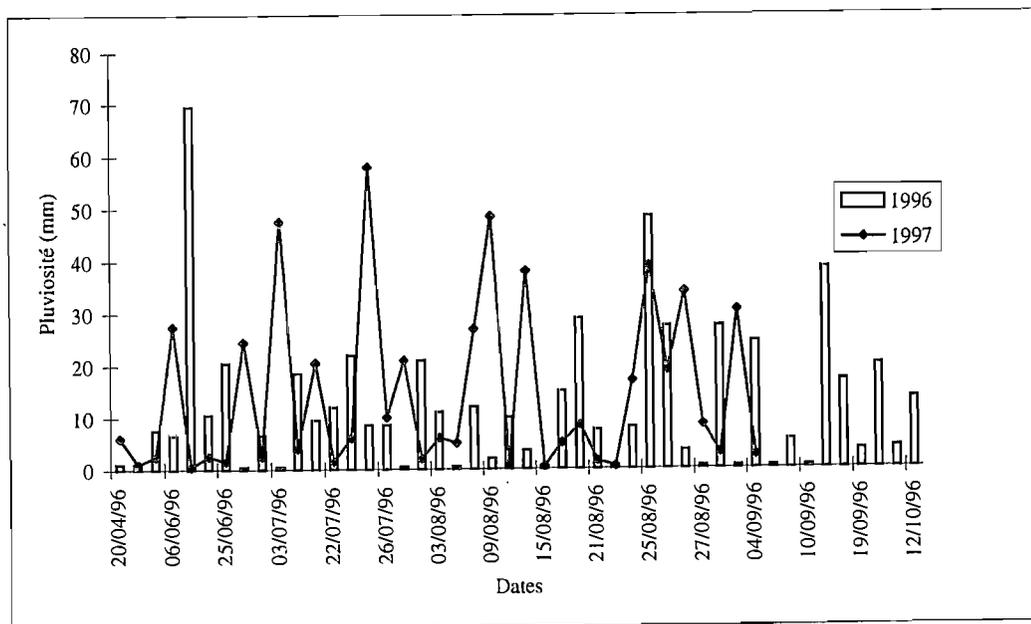
Les hauteurs de pluies mensuelles cumulées varient de 34 à 177,5 mm. Le mois de juillet est le mois le plus pluvieux, avec une hauteur de pluies cumulées de 171,5 mm, une fréquence moyenne de 3 jours et une hauteur mensuelle moyenne de pluies élevée (22,2 mm).

L'intensité moyenne au bout d'une minute varie entre 76 et 108 mm h⁻¹ et entre 49 et 71 mm h⁻¹ au bout de 10 minutes.

Les mesures de ruissellement ont été effectuées du 7/05/1997 au 30/09/1997, c'est-à-dire à la suite de 21 événements pluvieux dont les hauteurs de pluie ont varié entre 3,5 à 58 mm.

Les pluies annuelles cumulées en 1996 (529 mm) ne sont pas significativement différentes de celles de 1997 (534 mm). Cependant la répartition des pluies entre les deux années est significativement différente. En 1997, des pluies importantes ont été enregistrées aux mois de juin, juillet et septembre, alors que le mois d'août a été plutôt sec. En 1996, c'est le mois de juillet qui a été plutôt sec, les pluies importantes ayant été observées aux mois d'août et de septembre.

Fig. 24 : Pluviosités mesurées en 1996 et 1997.



B. Etats de surface des parcelles

B-1. Saison des pluies 1996

Le taux de recouvrement initial par les croûtes microbiotiques a été évalué le 17 juillet 1996, avant le sarclage des parcelles A et Z. Les résultats sont résumés dans le tableau 15. Le taux de recouvrement de la surface des parcelles anciennes J varie entre 57 et 68 % (en moyenne 60 %). Il est beaucoup plus faible à la surface des parcelles récentes A et Z où il varie de 0 à 22 %. Il est en moyenne de 10 % sur les parcelles Z, 4 % sur la parcelle A1, 22 % sur la parcelle A2 et 1% sur la parcelle A3.

Les résultats des observations après le sarclage sont résumés dans le tableau 16. On observe à la surface des parcelles A et Z sarclées des fragments de croûtes microbiotiques (appelés FENA dans les tableaux 15-18) et dont la surface représente de 3 à 12 % de l'aire de ruissellement, accompagnés de fragments de croûtes structurales (FST3, 4 à 13 %) et d'érosion (FE, 1 à 8 %), d'agrégats (FAG, 22 à 40 %) et de sables bouillants (43 à 61 %). La parcelle A3 est complètement dépourvue de couvert biotique après sarclage.

Les observations effectuées le 4/09/96 (tableau 17) montrent sur les parcelles J une surface du couvert biotique variant de 48 à 52 %. Ce qui correspond à une diminution

d'environ 5 à 20 % par rapport à l'état initial (tableau 15). Les croûtes structurales ST3 représentent 22 à 26 %, les croûtes d'érosion 18 à 26 % et les horizons plasmiques 6 à 8 %. Sur les jachères récentes, les fragments de croûtes microbiotiques consolidés recouvrent 1 à 7 % de la surface, les croûtes structurales (ST3) de 63 à 76 %, les horizons plasmiques 14 à 26 % et les croûtes d'érosion seulement 1 %.

Les résultats des observations effectuées le 23/10/96 (tableau 18) traduisent, sur les parcelles J, une diminution du couvert microbiotique, qui passe de 57 à 68 % à l'état initial (tableau 15) à 32 à 34 % (tableau 18). Les croûtes structurales ST3 représentent 34 à 40 %, les croûtes d'érosion 19 à 28 % et les horizons plasmiques 2 à 5 %. Sur les parcelles récentes A et Z, le couvert microbiotique devient nul sur Z3 et Z1 et représente 2 à 8 % sur les parcelles A1, A2 et Z2. Les croûtes structurales occupent de 63 à 79 % de la surface, les croûtes d'érosion de 1 à 26 % et les horizons plasmiques 3 à 23 %.

Tableau 15 : Etats de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 17/7/96 (avant sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale.

Parcelles	Différents états de surface						
	E	ST3	ENA	FENA	PL	PT	R
A1	12	79	4	2	1	2	-
A2	17	54	22	4	3	-	-
A3	11	48	-	1	34	1	5
Z1	5	73	5	6	11	-	-
Z2	10	67	8	-	15	-	-
Z3	23	45	17	4	9	-	2
J1	27	8	58	4	-	1	2
J2	21	11	66	2	-	-	-
J3	14	27	57	-	-	-	2

Tableau 16 : Etats de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 17/7/96 (après sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale.

Parcelles	Différents états de surface				
	FE	FST3	FENA	AG	SB
	-	-	-	-	-
A1	3	11	3	22	61
A2	-	13	12	32	43
A3	8	4	-	40	48
Z1	1	8	5	39	47
z2	1	5	3	34	57
Z3	7	-	5	27	61

Abréviations : E : croûte d'érosion ; ST3: croûte structurale à 3 microhorizons ; ENA: croûte microbiotique ; R : croûte de ruissellement ; FENA : fragments de croûtes microbiotiques ; FE : fragments de croûtes d'érosion ; FST3 : fragments de croûtes structurales à 3 microhorizons ; PL : couche plasmique ; PT : plaquage de termites ; AG : agrégats ; SB : sables bouillants ; ENAR : croûtes microbiotiques recourbées.

Tableau 17 : Etats de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 4/9/96 (après sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale. Abréviations voir tableau 16.

Parcelles	Différents états de surface							
	E	FE	ST1	ST3	ENA	FENA	PL	ENAR
A1	-	1	7	75	-	1	16	-
A2	1	-	8	63	-	7	21	-
A3	-	-	-	86	-	-	14	-
Z1	-	-	5	75	-	1	19	-
Z2	-	-	3	76	-	4	17	-
Z3	-	-	-	74	-	-	26	-
J1	18	-	-	26	48	-	8	-
J2	26	-	-	25	49	-	0	-
J3	20	-	-	22	52	-	0	6

Tableau 18 : Etats de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 23/10/96 (après sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale. Abréviations voir tableau 16.

Parcelles	Différents états de surface								
	E	ST1	ST3	ENA	FENA	PT	PL	AG	SB
A1	-	-	77	-	2	-	2-	1	-
Z1	1	2	73	-	-	1	23	-	-
A2	6	3	63	-	8	-	2-	-	-
Z2	7	-	79	-	5	1	8	-	-
A3	26	-	68	-	-	1	5	-	-
Z3	26	-	71	-	-	-	3	-	-
J1	2-	-	39	34	1	-	4	-	2
J2	28	-	34	32	-	1	5	-	-
J3	19	-	40	33	6	-	2	-	-

B-2. Saison des pluies 1997

Les états de surface des parcelles ont fait l'objet d'une seule observation, effectuée le 2/09/1997. Les résultats sont résumés dans le tableau 19. On note la disparition des fragments de croûtes microbiotiques sur les parcelles A et Z et leur diminution, d'environ 35 à 45 % sur les parcelles J où ils n'occupent plus que 7 à 13 % de la surface. Les croûtes structurales (ST3) représentent 67 à 80 % sur les parcelles J, 41 à 74 % sur les parcelles A et Z. Les horizons plasmiques représentent 6 à 7 % sur les parcelles J et 14 à 30 % sur les parcelles A et Z. La surface des croûtes d'érosion varie de 2 à 28 % sur les parcelles J et de 0 à 26 % sur les parcelles A et Z.

Tableau 19 : Etats de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 2/9/97 (après sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale, abréviations voir tableau 16.

Parcelles	Différents états de surface				
	E	ST1	ST3	ENA	PL
A1	11	-	74	-	15
Z1	27	-	55	-	18
A2	11	1	57	-	30
Z2	35	-	41	-	24
A3	16	-	70	-	14
Z3	13	-	82	-	5
J1	1	-	80	13	6
J2	5	-	75	13	7
J3	19	-	67	7	7

B-3. Bilan des variations des états de surface (figs. 25-27)

Le recouvrement des aires de ruissellement par les croûtes microbiotiques a évolué de façon inattendue. Il a diminué sur toutes les aires de ruissellement, alors qu'on aurait pu s'attendre à le voir augmenter à tout le moins sur les parcelles A et J. Sur les parcelles J on a assisté à une diminution des surfaces couvertes par les croûtes microbiotiques, et à une augmentation des surfaces de croûtes physiques de type ST3 (fig. 25). Sur les parcelles A et Z on a noté la disparition des surfaces microbiotiques, et l'augmentation des surfaces de type ERO, PL et ST3 (tableaux 18 et 19, figs. 26 et 27). L'augmentation des surfaces de type PL et ERO est beaucoup plus importante que celle des surfaces de type ST3 (tableau 19).

Afin d'interpréter ces dans les états de surface, nous distinguerons dans ce qui suit trois types de surface, sur la base du recouvrement par les croûtes microbiotiques à la période des mesures : les surfaces à couvert dense, les surfaces à couvert modéré et les surfaces nues (tableau 20). Les surfaces à couvert dense sont caractérisées par un taux de couverture par des croûtes microbiotiques de 30 à 100 % de la surface totale, les surfaces à couvert modéré par un taux de couverture de 0 à 30 % et les surfaces nues par un taux de couverture de 0 %.

Ainsi, en 1996, les aires de ruissellement des parcelles J (J1, J2 et J3) qui ont un taux de couverture de 32 à 68 % (tableaux 15-18) sont considérées comme des surfaces à couvert dense (tableau 20). Les aires de ruissellement A1, A2, Z1, Z2 et Z3, avec un couvert compris entre 3 et 13 % (tableau 15), sont des surfaces à couvert modéré (tableau 20). L'aire de ruissellement de la parcelle A3 aura été le seul représentant de surfaces nues (tableau 20), avec un couvert microbiotique de 0 % (tableaux 15-18).

En 1997, les parcelles J1, J2 et J3 ont évolué en parcelles à couvert modéré et il n'y a plus de parcelles à couvert organique dense. Les parcelles à couvert organique modéré en 1996 (A1, A2, Z1, Z2 et Z3), sont devenues des parcelles nues.

Le dénudation des parcelles au cours de la saison de pluies 1996 résulte vraisemblablement d'une absence de couvert herbacé associé aux croûtes. En effet, comme nous l'avons indiqué précédemment (troisième partie, Chap. I, A), les croûtes microbiotiques les mieux développées sur les substrats sableux sont associées à un couvert herbacé qui, outre qu'il intercepte les particules transportées par l'eau ou le vent (Danin et al., 1989), protège aussi la surface du sol contre l'érosion par les pluies.

Fig. 25 : Evolution des états de surface (jachères anciennes, J)

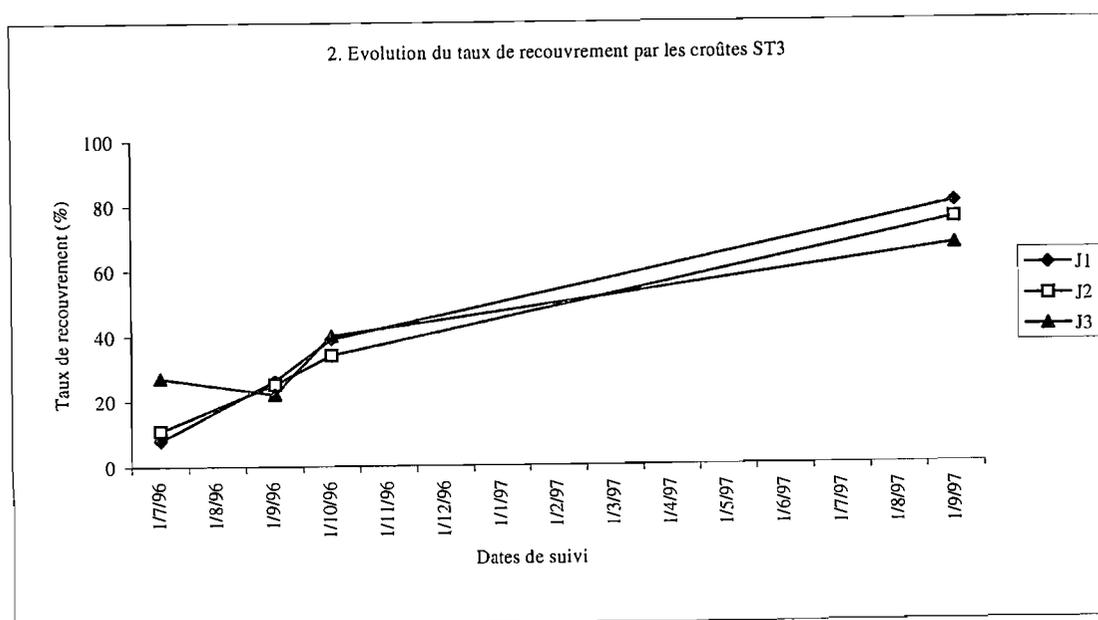
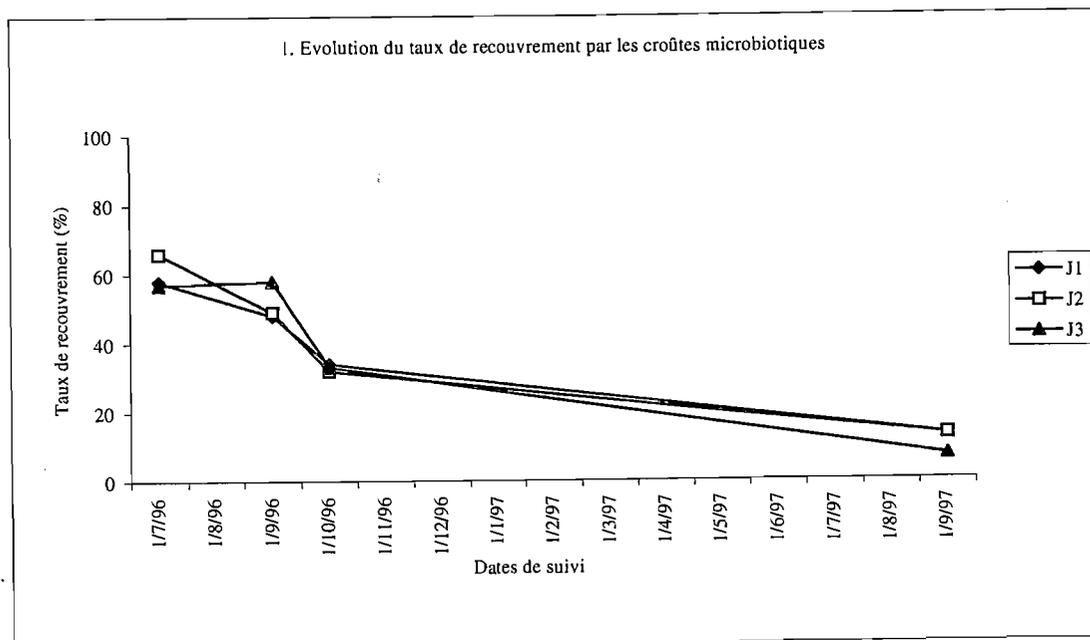


Fig. 26 : Evolution des états de surface (jachères récentes, A)

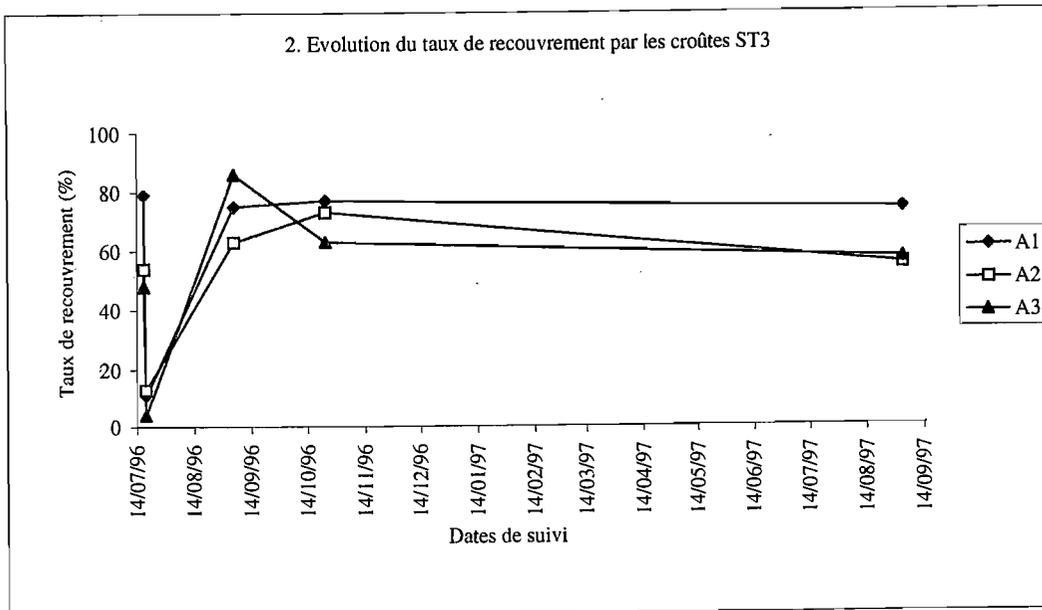
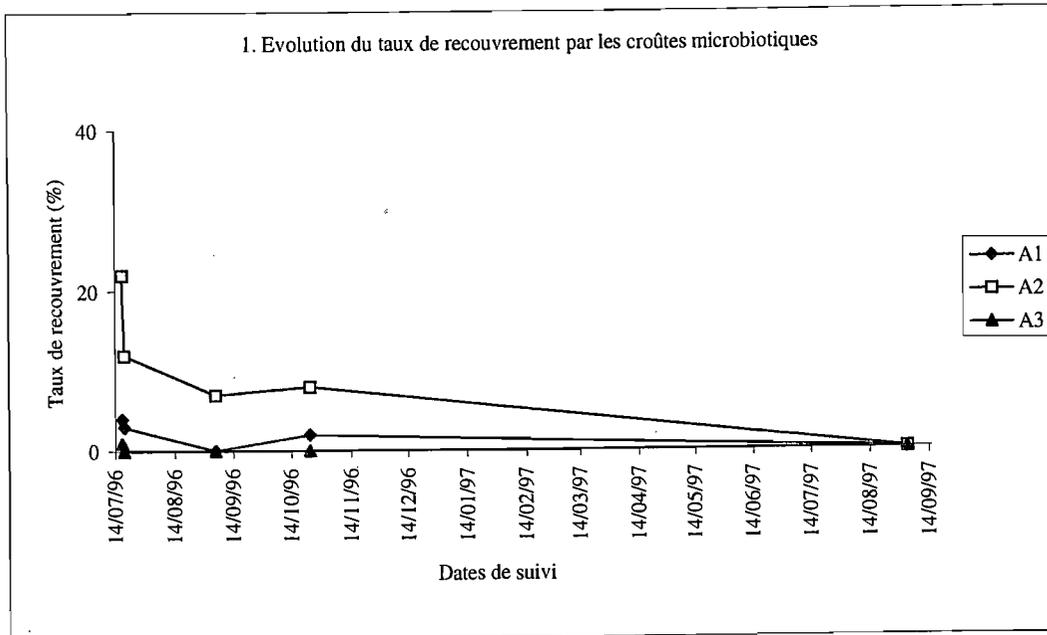


Fig. 27 : Evolution des états de surface (jachères récentes, Z)

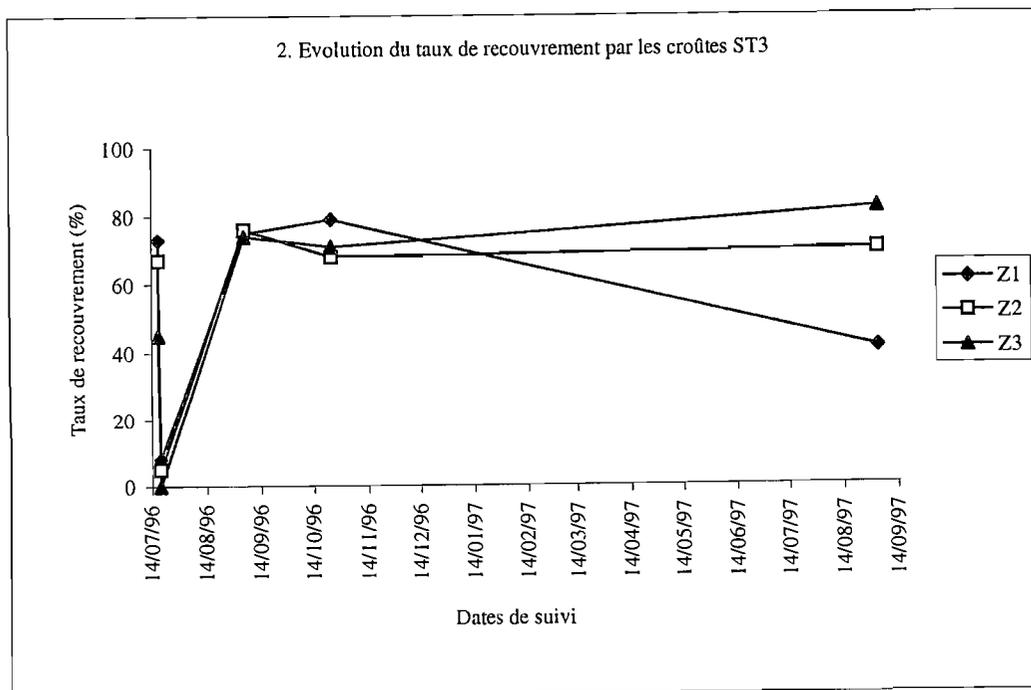
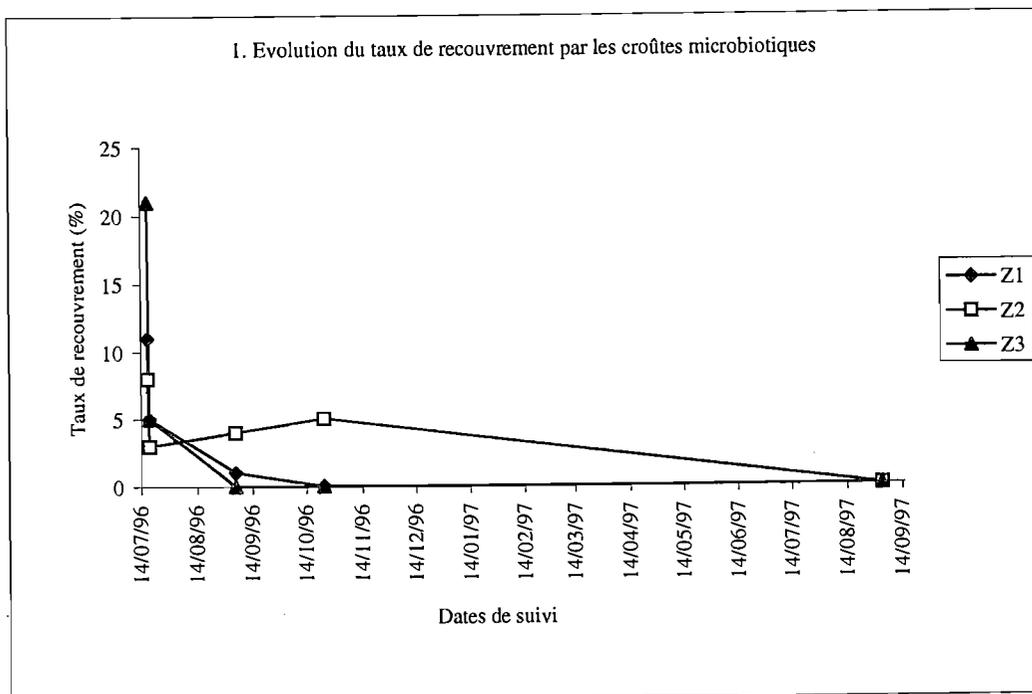


Tableau 20 : Bilan du recouvrement des aires de ruissellement par les croûtes microbiotiques de 1996 à 1997

Années	Surfaces nues	Surfaces à couvert modéré (3 à 13 %)	Surfaces à couvert dense (57 à 68 %)
1996	A3	A1, A2, Z1, Z2, Z3	J1, J2, J3
1997	A1, A3, Z1, Z2, Z3	A2, J1, J2, J3	-

C. Résultats des mesures de ruissellement

C-1. Saison des pluies 1996

Le ruissellement à la surface des parcelles est caractérisé par le coefficient de ruissellement (CR), égal au rapport entre la quantité d'eau ruisselée et la quantité de pluie. Les valeurs des coefficients de ruissellement calculés pour les différentes parcelles sont regroupées dans les tableaux 21 et 22.

Les lames d'eau ruisselées sur les différentes parcelles ont varié de 0 à 39 mm, correspondant à un CR compris entre 0 et 95 %. Pour l'ensemble des parcelles il n'y a pas de ruissellement observé au-dessous de 3,5 mm de pluie. Pour les pluies dont l'intensité dépasse ce seuil, le coefficient de ruissellement a varié entre 2 et 77 %, en moyenne 27 %, sur les parcelles nues, 0 à 88 %, 26 % en moyenne, sur les parcelles à couvert modéré et 0 à 95 %, 37 % en moyenne, sur les parcelles à couvert dense (tableaux 21 et 22).

Pour les faibles précipitations, comprises entre 3,5 et 10 mm, le CR varie entre 2 et 40 % sur les parcelles nues (11 % en moyenne), 0 et 40 % (10 % en moyenne) sur les parcelles à couvert modéré (Z1, Z2, Z3, A2 et A1) et 2 à 56 % (21 % en moyenne) sur les parcelles à couvert dense (J1, J2 et J3).

Pour les pluies de plus de 10 mm, la parcelle nue montre des coefficients de ruissellement de 4 à 77 %, en moyenne de 37 %. Les parcelles à couvert modéré présentent des valeurs variant de 1 à 88 %, en moyenne 36 %. Les valeurs mesurées sur les parcelles à couvert dense sont comprises entre 5 et 95 %, 48 % en moyenne.

Dans toutes les parcelles les coefficients de ruissellement mesurés au mois de juillet sont en général faibles. Ils varient alors entre 4 et 17 % (8 % en moyenne) sur les parcelles nues, 1 à 58 % (12 % en moyenne) sur les parcelles modérément couvertes et 3 à 62 % (23 % en moyenne) sur les parcelles à couvert dense (tableau 22). Les CR mesurés aux mois d'août et de septembre sur ces parcelles sont beaucoup plus forts. Ils varient alors entre 2 et 77 % (31 % en moyenne) sur les parcelles nues, 0 à 93 % (29 % en moyenne) sur les parcelles modérément couvertes et 2 à 95 % (41 % en moyenne) sur les parcelles à couvert dense (tableau 22).

Parmi les parcelles à couvert modéré la parcelle A1 montre des valeurs faibles par rapport aux parcelles A2, Z1, Z2 et Z3, de même type quant à leur taux de couverture (tableau 22). Les parcelles à couvert dense montrent des CR moins variables avec cependant des valeurs généralement plus élevées en J2 (Tableau 22).

Tableau 21 : Coefficients de ruissellement calculés en 1996 et 1997. Valeurs maximum, minimum et moyennes (calculées sur 22 mesures).

Saisons de pluies		Parcelles nues	Parcelles à couvert modéré	Parcelles à couvert dense
1996	Maximum	77	93	95
	Minimum	2	-	2
	Moyenne	27	26	37
1997	Maximum	82	73	
	Minimum	-	-	
	Moyenne	40	39	

Tableau 22 : Coefficients de ruissellement (saison de pluies 1996)

Dates	Pluies (mm)	Coefficient de ruissellement (%)								
		Parcelles à couvert dense			Parcelles à couvert modéré					Parcelles nues
		J1	J2	J3	A1	A2	Z1	Z2	Z3	A3
15/7/96	9,5	5	23	9	1	18	16	4	7	9
21/7/96	12,0	17	21	6	1	3	3	3	3	4
23/7/96	30,5	62	60	55	14	30	58	34	26	17
24/7/96	9,0	3	8	5	1	2	2	2	2	4
1/8/96	21,0	52	51	39	4	13	30	17	28	24
2/8/96	11,0	41	47	43	9	18	32	17	27	31
6/8/96	12,0	22	28	18	9	6	9	6	12	13
12/8/96	10,0	25	31	22	4	10	14	11	18	10
13/8/96	3,5	35	42	27	1	1	1	2	11	2
15/8/96	15,0	36	40	30	16	27	31	24	25	26
17/8/96	29,0	48	69	38	29	43	38	32	31	40
20/8/96	7,5	12	18	2	-	1	6	-	3	3
21/8/96	8,0	46	56	40	13	40	31	21	34	40
24/8/96	48,5	60	65	62	39	80	74	64	58	75
26/8/96	27,5	36	86	35	23	36	36	24	36	40
28/8/96	27,5	64	67	71	65	85	73	69	68	44
3/9/96	24,5	48	58	48	52	67	59	45	48	74
9/9/96	5,5	18	29	23	20	36	31	16	23	18
13/9/96	38,5	81	89	95	85	93	88	81	70	77
15/9/96	17,0	19	41	20	11	28	24	13	15	13
18/9/96	3,5	6	6	5	-	6	-	-	6	2

Tableau 23 : Coefficients de ruissellement (saison de pluies 1997).

Dates	Pluies (mm)	Coefficient de ruissellement (%)								
		Surfaces à couvert modéré			Surfaces nues					
		J1	J2	J3	A1	A2	A3	Z1	Z2	Z3
06/05/97	27,5	47	49	55	50	65	44	56	49	47
02/06/97	24,5	45	58	61	78	82	62	71	58	50
13/06/97	47,5	42	41	49	42	39	31	52	42	32
21/06/97	4,0	0	12	15	6	9	3	5	6	12
23/06/97	20,5	43	49	67	39	70	34	67	64	45
30/06/97	6,0	18	10	0	0	2	0	0	2	0
07/07/97	58,0	51	44	60	41	53	56	54	47	44
10/07/97	10,0	50	38	42	32	50	0	52	50	50
18/07/97	21,0	50	44	57	42	75	56	75	78	68
20/07/97	6,0	0	0	4	0	0	0	0	0	4
20/07/97	5,0	20	22	42	10	40	8	62	56	50
26/07/97	27,0	41	43	43	24	43	35	63	43	41
29/07/97	48,5	60	58	68	59	0	67	82	69	69
05/08/97	38,0	31	32	43	53	39	45	54	48	48
08/08/97	5,0	0	0	17	0	16	5	28	17	24
13/08/97	8,5	28	34	47	10	53	13	67	54	62
01/09/97	56,0	58	36	44	42	44	23	52	48	44
04/09/97	19,0	54	55	62	24	40	37	62	55	61
07/09/97	34,0	59	69	66	42	45	61	66	67	61
15/09/97	8,5	7	10	16	13	14	17	15	10	16
29/09/97	30,5	73	71	73	71	63	70	78	0	63

C-2 Saison de pluies 1997 (tableaux 21 et 23)

Les coefficients de ruissellement des différentes parcelles sont regroupés dans les tableaux 21 et 23. Les lames d'eau ruisselées sur les parcelles ont varié entre 0 et 40 mm, correspondant à un CR compris entre 0 à 82 %.

Pour l'ensemble des parcelles, aucun ruissellement n'a été observé en dessous de 4 mm de pluie. Au-delà de ce seuil de précipitations le CR mesuré a varié de 0 à 82 %, en moyenne 40 %, sur les parcelles nues (A1, A2, A3, Z1, Z2 et Z3) et 0 à 73 %, en moyenne 39 %, sur les parcelles modérément couvertes (J1, J2, J3) (tableau 21). Rappelons qu'aucune parcelle ne possédait de recouvrement dense en 1997.

Pour les faibles précipitations, inférieures à 10 mm, le coefficient de ruissellement sur les parcelles nues (A1, A2, A3, Z1, Z2 et Z3) a varié de 0 à 67 %, en moyenne 20 %, et sur les parcelles modérément couvertes (J1, J2 et J3), de 0 à 50 %, soit 18 % en moyenne (tableau 23).

Pour les pluies de plus de 10 mm, le coefficient de ruissellement calculé sur les parcelles nues est de 23 à 82 %, en moyenne 52 %, et de 23 à 73 %, en moyenne 53 %, sur les parcelles possédant un couvert organique modéré (tableau 23).

Dans toutes les parcelles les coefficients de ruissellement les plus faibles ont été calculés au mois d'août où, ils ont varié de 0 à 67 % (35 % en moyenne) sur les parcelles nues et de 0 à 47 % (26 % en moyenne) sur les parcelles à couvert modéré (tableau 23).

D. Résultats de mesures de pertes en terre

D-1. Saison des pluies 1996 (tableaux 24 et 25)

Les pertes en terre mesurées sur l'ensemble des parcelles ont varié entre 0 et 12,1 g m⁻² mn⁻¹ (tableaux 24 et 25). Les résultats des mesures sur les parcelles à couvert dense ont varié de 0 à 12,1 g m⁻² mn⁻¹ (tableau 24), en moyenne 1,7 g m⁻² mn⁻¹. Les parcelles à couvert modéré montrent des valeurs de pertes en terre comprises entre 0 et 8,5 g m⁻² mn⁻¹ (tableau 24), en moyenne 1,6 g m⁻² mn⁻¹. Les valeurs mesurées sur les parcelles nues ont été comprises entre 0 et 7,4 g m⁻² mn⁻¹ (tableau 24), soit en moyenne 1,5 g m⁻² mn⁻¹.

D-2. Saison des pluies 1997

Pertes en fines (tableaux 24 et 26)

Les pertes en particules fines au cours des pluies ont varié entre 0 et 1,8 g m⁻² mn⁻¹ (tableau 24).

Sur les parcelles à couvert modéré, les pertes ont varié entre 0 et 1,7 g m⁻² mn⁻¹, soit en moyenne 0,14 g m⁻² mn⁻¹ (tableau 24). La parcelle J3 est celle qui montre les plus fortes pertes de particules fines.

Sur les parcelles nues, elles ont varié entre 0 et 1,8 g m⁻² mn⁻¹, soit en moyenne 0,15 g m⁻² mn⁻¹ (tableau 24). Les pertes les plus fortes ont été observées au niveau des parcelles Z1 et Z2 et les plus faibles au niveau de la parcelle Z3.

Les pertes les plus élevées (0,01 à 1,8 g m⁻² mn⁻¹) ont été mesurées en début de saison des pluies, au mois de juin (tableau 26). Les pertes au mois de juillet ont varié entre 0 et 0,34 g m⁻² mn⁻¹, 0 et 0,2 g m⁻² mn⁻¹ au mois d'août et 0 et 1,7 g m⁻² mn⁻¹ au mois de septembre (tableau 26).

Tableau 24 : Pertes en terre en 1996 et 1997. Valeurs maximum, minimum et moyennes (calculées sur 15 à 19 mesures). Valeurs exprimées en $g\ m^{-2}\ mn^{-1}$.

Saisons de pluies		Parcelles nue	Parcelles à couvert modéré	Parcelles à couvert dense
1996	Pertes en terre totales	0-7,4	0-8,5	0-12,1
	moyenne (n= 15)	1,5	1,6	1,7
1997	Perte en fines moyenne (n= 19)	0-1,7 0,14	1,8 0,15	
	Pertes en sables moyenne (n= 19)	0-23,4 2,29	0-9,6 1,31	

Pertes en sables (tableaux 24 et 27)

Pour l'ensemble des échantillons les pertes en particules grossières ont varié entre 0 et $23,4\ g\ m^{-2}\ mn^{-1}$.

Les pertes sur les parcelles couvertes ont varié entre 0 et $9,6\ g\ m^{-2}\ mn^{-1}$, soit en moyenne $1,31\ g\ m^{-2}\ mn^{-1}$ (tableau 24). La parcelle J3 est celle qui montre les plus fortes pertes en sables.

Les pertes en sables sur les parcelles nues ont varié entre 0 et $23,4\ g\ m^{-2}\ mn^{-1}$, soit en moyenne $2,29\ g\ m^{-2}\ mn^{-1}$ (tableau 24).

Des pertes en sables ont été observées pendant toute la saison des pluies. Les pertes les plus élevées ($0\ à\ 23,4\ g\ m^{-2}\ mn^{-1}$) ont été mesurées en fin de saison des pluies, au mois de septembre (tableau 27). Les pertes au mois de juin ont varié entre 0 et $1,7\ g\ m^{-2}\ mn^{-1}$, 0 et $4,3\ g\ m^{-2}\ mn^{-1}$ au mois de juillet et 0 à $1,9\ g\ m^{-2}\ mn^{-1}$ au mois d'août (tableau 27).

Tableau 25 : Pertes en terre des différentes parcelles de jachères en 1996.

Dates	Pluies (mm)	Pertes totales en terre (g/m ² /mn)									
		Surfaces à couvert dense			Surfaces à couvert modéré						Surfaces nues
		J1	J2	J3	A1	A2	Z1	Z2	Z3	A3	
1/8/96	21,0	3,27	2,36	7,53	1,94	2,54	2,09	2,82	3,92	3,60	
2/8/96	11,0	0,57	0,31	0,45	6,01	2,09	5,36	3,72	8,52	2,63	
6/8/96	12,0	0,55	0,15	0,43	0,26	0,29	0,45	0,13	0,27	0,26	
12/8/96	10,0	1,29	0,15	0,16	0,75	0,41	-	0,54	0,94	0,47	
13/8/96	3,5	0,40	0,18	0,19	-	-	-	-	0,37	-	
15/8/96	15,0	0,08	0,10	0,11	0,44	0,11	0,12	0,12	0,12	0,12	
17/8/96	29,0	0,10	0,09	0,10	0,11	0,11	0,14	0,15	0,14	0,18	
21/8/96	8,0	3,79	3,66	1,12	0,86	0,86	1,67	0,37	0,89	0,50	
24/8/96	48,5	1,75	1,03	1,41	1,90	2,60	1,91	3,58	2,54	2,61	
26/8/96	27,5	0,50	0,56	0,48	0,81	0,75	0,71	1,66	0,60	0,21	
28/8/96	27,5	2,82	2,11	2,30	2,67	6,23	2,97	4,57	5,55	2,06	
3/9/96	24,5	0,21	0,42	0,35	0,30	0,45	0,66	0,66	0,30	0,27	
9/9/96	5,5	0,85	1,81	0,61	1,01	1,56	2,76	1,40	1,28	1,95	
13/9/96	38,5	11,19	6,92	12,18	3,33	5,24	3,96	4,26	2,26	7,42	
15/9/96	17,0	0,12	0,15	-	0,16	0,12	0,12	0,15	0,15	0,14	

Tableau 26 : Pertes en particules fines à la surface des parcelles en jachère en 1997.

Dates	Pluies (mm)	Pertes en particules fines (g/m ² /mn)								
		Surfaces à couvert modéré			Surfaces nues					
		J1	J2	J3	A1	A2	A3	Z1	Z2	Z3
2/6/97	24,5	0,27	0,83	0,59	0,48	1,48	0,57	1,87	1,54	0,00
13/6/97	47,5	0,07	0,07	0,10	0,05	0,06	0,03	0,03	0,05	0,00
23/6/97	20,5	0,29	0,07	0,48	0,31	0,62	0,29	0,43	0,68	0,01
30/6/97	6,0	-	0,01	0,17	-	-	-	-	-	-
7/7/97	58,0	0,06	0,04	0,25	0,08	0,04	0,02	0,05	0,09	0,00
10/7/97	10,0	0,05	0,04	0,06	0,04	0,05	-	0,05	0,07	0,03
18/7/97	21,0	0,04	0,03	0,06	0,02	0,03	0,05	0,06	0,09	0,02
20/7/97	6,0	-	-	0,01	-	-	-	-	-	0,07
20/7/97	5,0	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01
26/7/97	27,0	0,04	0,03	0,04	0,02	0,04	0,04	0,04	0,08	0,01
29/7/97	48,5	0,07	0,12	0,20	0,06	-	0,07	0,24	0,34	0,00
5/8/97	38,0	0,02	0,01	0,06	0,02	0,03	0,04	0,04	0,06	0,00
8/8/97	5,0	-	-	0,00	-	0,01	0,00	0,01	0,01	0,02
13/8/97	8,5	0,17	0,11	-	0,06	0,15	0,10	0,26	0,31	0,06
1/9/97	56,0	0,03	0,03	0,05	0,02	0,06	0,03	0,07	0,09	0,00
4/9/97	19,0	0,02	0,02	0,03	0,00	0,02	0,01	0,04	0,08	0,04
7/9/97	34,0	0,03	0,04	0,09	0,03	0,05	0,04	0,11	0,19	0,02
15/9/97	8,5	0,01	0,01	0,02	0,01	0,04	0,02	0,02	0,01	0,02
29/9/97	30,5	1,74	0,59	0,70	0,34	1,75	1,32	0,90	-	0,01

Tableau 27 : Perte en particules grossières à la surface des parcelles en jachère en 1997

Dates	Pluies mm	Pertes en particules grossières (g/m2/mn)								
		Surfaces à couvert modéré			Surfaces nues					
		J1	J2	J3	A1	A2	A3	Z1	Z2	Z3
02/06/97	24,5	0,2	0,3	0,5	0,2	1,7	0,0	0,2	0,3	0,1
13/06/97	47,5	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
23/06/97	20,5	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,2	1,1	0,0	0,0
07/07/97	58,0	1,0	1,1	1,0	1,9	1,5	1,1	1,8	1,7	2,4
10/07/97	10,0	1,3	1,3	1,8	2,1	2,7	0,0	2,8	2,3	4,0
18/07/97	21,0	1,7	1,7	1,9	3,5	4,3	2,3	4,1	3,5	3,8
20/07/97	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
20/07/97	5,0	0,1	0,0	0,3	0,0	0,6	0,0	0,4	0,4	0,3
26/07/97	27,0	2,3	1,5	1,2	2,0	3,1	1,6	3,4	3,1	1,9
05/08/97	38,0	1,7	0,7	0,7	0,6	1,1	1,6	1,2	0,9	1,9
08/08/97	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,2	0,3
01/09/97	56,0	1,1	0,9	1,0	1,1	1,6	1,9	1,8	1,6	2,3
04/09/97	19,0	1,5	2,2	1,5	1,0	1,9	1,3	2,2	1,6	2,9
07/09/97	34,0	1,6	2,4	2,0	1,8	2,5	1,3	3,0	2,4	3,2
15/09/97	8,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
29/09/97	30,5	4,1	8,1	9,7	11,7	15,1	10,0	20,5	0,0	23,4

E. Discussion

E-1. Le ruissellement

Les résultats présentés montrent tout d'abord la prédominance des caractéristiques des pluies sur le contrôle du ruissellement. Les mesures réalisées en 1996 montrent une augmentation du ruissellement, à la fin d'août et au début de septembre, par rapport au début de la saison (juillet), sur tous les types de substrat. Elles résultent des caractéristiques des pluies du mois d'août qui sont marquées par une fréquence élevée des pluies importantes en durée. Une comparaison entre 1996 et 1997 montre, quant à elle, des coefficients de ruissellement significativement différents (tableau 21) alors qu'on a enregistré quasiment la même quantité de pluies. Les coefficients de ruissellement obtenus en 1997 sont plus élevés que ceux de 1996. Ceci est la conséquence des différences entre les caractéristiques des pluies entre les deux années (fig. 24 ; cf. tableaux V et VI en annexes III). En 1997, la pluviosité est, en effet, caractérisée par des précipitations de forte intensité et de longue durée, dès le début de la saison des pluies (mai). Des intensités de pluie dépassant 70 mm h^{-1} pendant les 10 premières minutes ont été observées dès le mois de mai et quasiment durant tout le reste de la saison pluvieuse. Ceci explique les fortes valeurs de ruissellement en 1997, durant les mois de mai, juin, juillet et septembre. Les valeurs fortes de ruissellement obtenues au mois de septembre, malgré un mois d'août plutôt sec, seraient aussi la conséquence de pluies de forte intensité.

Mais à côté du contrôle exercé sur le ruissellement par le régime des pluies, la différence de ruissellement entre les deux années a résulté aussi de l'évolution de la couche superficielle du sol de 1996 à 1997.

Entre 1997 et 1996, il n'y a pas eu d'installation de nouvelles croûtes microbiotiques sur les parcelles A, non plus que de développement des croûtes existantes sur les parcelles J, probablement à cause d'une absence de couvert herbacé, important pour l'interception des particules fines. Etant composées de sable et de très peu de particules fines (cf., 4^{ème} partie, chap. I, I), ces surfaces sont en l'absence d'une couche organique superficielle protectrice, très sensibles à la battance (cf., 4^{ème} partie, chap. I, III). Soumises à l'impact direct de pluies de fortes intensités, elles se couvrent, alors, de croûtes structurales, constituées généralement, rappelons-le, d'horizons formés d'une ou de plusieurs couches de sables en surface et d'une couche plasmique, fine, en profondeur. L'érosion de la couche de sable fait apparaître la couche plasmique et lorsque le phénomène se généralise, la surface du sol est constituée d'une croûte d'érosion. C'est ce qui se passe lorsqu'un sol portant un couvert végétal est dénudé, suite à une sécheresse ou un défrichage (Valentin, 1994).

La comparaison des résultats de mesures de ruissellement obtenus sur les parcelles de couvert différent (dense, modéré et nul) a montré les taux de ruissellement les plus élevés sur les parcelles dont le couvert micro-organique est dense. Les parcelles à couvert micro-organique modéré et les parcelles nues ne montrent, entre elles, que de faibles différences pour des taux de ruissellement inférieur à celui observé sous croûte dense. Toutefois, les parcelles possédant un type de couvert identique montrent parfois des différences qui tiennent à l'hétérogénéité du couvert. Par exemple, en 1996, la parcelle J2 (à couvert dense) montre des taux de ruissellement légèrement élevés, par rapport aux parcelles J1 et J3 pourtant comparables quant à leur couvert. Il en est de même entre les parcelles à couvert modéré A2, Z1, Z2 et Z3 d'une part et A1 d'autre part.

La présence d'un couvert de croûtes microbiotiques dense a donc eu comme conséquence d'augmenter le ruissellement à la surface du sol. Ceci pourrait résulter d'une saturation rapide de pores superficiels du sol entraînant une diminution de la capacité des croûtes à absorber l'eau. Sur les surfaces ayant un couvert organique modéré et sur les surfaces nues, le ruissellement serait contrôlé par la réorganisation des éléments minéraux. Celle-ci conduit à l'apparition de croûtes d'érosion et de couches plasmiques qui, nous le

savons, limitent considérablement l'infiltration et favorisent donc le ruissellement. Les sols sableux sahéliens sans croûtes, physiques ou microbiotiques, montrent des taux de ruissellement de 0 à 20 %, alors qu'ils sont compris entre 65 et 90 % sur des croûtes d'érosion (Valentin, 1994). La réorganisation de la surface et l'apparition des croûtes physiques sous l'impact des pluies ont entraîné une augmentation du ruissellement en 1997. Les différences de ruissellement entre les parcelles ayant un couvert identique résultent, quant à elles, de différences existant dans leur couvert organique. Le couvert organique sur la parcelle J2 est toujours supérieur à celui de J1 et J3 (tableaux 15-18). De même A1 présente t-elle le taux de couvert organique le plus faible par rapport à A2, A3, Z1, Z2 et Z3 (tableaux 15-18).

E-2. Les pertes en terre

Les mesures de pertes en terres effectuées en 1996 montrent des pertes importantes sur l'ensemble des parcelles. Il n'y a pas de différence significative entre les parcelles, en moyenne $1,7 \text{ g m}^{-2} \text{ mn}^{-1}$ sur les surfaces à couvert dense, $1,6 \text{ g m}^{-2} \text{ mn}^{-1}$ sur les surfaces à couvert modéré et $1,5 \text{ g m}^{-2} \text{ mn}^{-1}$ sur les surfaces nues. Cependant la non récupération des particules dans la gouttière et dans le conduit reliant la parcelle à la cuve collectrice, lors de ces mesures, est une source probable d'erreurs non négligeables. De ce fait ces résultats ne seront pas discutés.

Les mesures réalisées en 1997 montrent des quantités de sables érodés cumulées très élevées en juillet, tandis que les pertes en particules fines sont maximales en juin.

La comparaison des mesures de pertes sur les parcelles nues et sur les parcelles couvertes (tableau 24) fait ressortir le rôle du couvert dans l'érosion des sables. Les pertes en sables mesurées sur les parcelles nues sont élevées par rapport à celles mesurées sur les parcelles à couvert modéré. Les pertes en particules fines ne montrent, par contre, pas de différences sensibles entre les deux types de parcelles.

La présence d'un couvert organique se traduit donc par la réduction de l'érosion des particules grossières (sables). Cette réduction s'explique par le piégeage de ces particules au sein des réseaux de filaments (photos 1, 2, 3) et leur rétention par les filaments eux-mêmes et les produits de sécrétion (cf. 3^{ème} partie, chap. I, II) ainsi qu'au sein des structures organo-minérales cohérentes (cf. 3^{ème} partie, chap. III). Ce comportement reflète la forte stabilité des agrégats, mesurée dans les échantillons de croûtes, par rapport à celle des agrégats des horizons sans croûtes (cf. 4^{ème} partie, chap. I, III).

L'érosion importante de sables sur les parcelles nues va dans le sens de l'hypothèse d'une réorganisation de la surface avec apparition des couches plasmiques profondes engendrant un ruissellement important.

Cependant, à partir d'une certaine intensité de pluies, l'influence du couvert microbiotique sur l'érosion des particules semble faible. Ainsi peut-on expliquer les pertes en fines élevées en début de saison (juin) et les pertes en sables, maximales en juillet, par la forte intensité des pluies et certainement aussi par le nombre important d'événements pluvieux de forte intensité et de durée plus ou moins longue, durant les mois de juin et de juillet.

Une intensité de pluies suffisamment élevée serait une condition nécessaire au détachement des particules retenues par les réseaux organiques. L'érosion de ces particules reflèterait aussi la durée des épisodes pluvieux.

Cinquième partie

**CARACTÉRISTIQUES BIOGÉOCHIMIQUES DES CROÛTES
MICROBIOTIQUES**

Le cortège de micro-organismes des croûtes microbiotiques est dominé par des cyanobactéries, qui sont des organismes fixateurs de carbone et dont certains sont capables de fixer l'azote atmosphérique.

Dans cette partie nous abordons l'étude du fonctionnement physiologique des croûtes microbiotiques du Niger. Cette approche a permis, notamment, de mesurer les flux de carbone et d'azote, deux éléments auxquels sont liées la fertilité et la productivité du sol.

Le premier chapitre de cette partie sera consacré aux estimations de l'entrée et de la sortie du carbone dans les croûtes microbiotiques, réalisées respectivement par la mesure de la fixation de CO₂ en présence de la lumière et de sa libération à l'obscurité. Le deuxième chapitre sera consacré à l'exposé des résultats de mesure de la fixation de l'azote, abordée par celle de l'activité nitrogénasique, reposant elle-même sur la mesure de la réduction de l'acétylène. Le troisième chapitre, enfin, sera consacré à l'exposé de données reflétant, chacune à leur manière, le bilan et l'efficacité de cette fixation autotrophe du carbone et de l'azote : il s'agit des teneurs en C et N organiques, en glucides et en chlorophylle, dans les croûtes.

Chapitre I

ÉCHANGES DE CO₂ AU NIVEAU DES CROÛTES MICROBIOTIQUES. APPORT DE CARBONE DANS LE SOL.

La fixation du carbone dans les sols est fondamentalement le fait des organismes autotrophes, photosynthétiques ou chimiosynthétiques. La photosynthèse est le moteur majeur, à l'échelle du globe, de cette fixation. Elle est le fait des végétaux supérieurs, des algues, des lichens, des cyanobactéries et de certaines bactéries.

Le mode photosynthétique le plus répandu est celui des plantes supérieures. Celles-ci utilisent la lumière comme source d'énergie, l'eau comme donneur d'électrons et le CO₂ atmosphérique comme accepteur d'électrons et source de carbone. Ce mode de photosynthèse se retrouve chez les cyanobactéries qui sont les seuls organismes, parmi les procaryotes, à réaliser une photosynthèse oxygénique. Les cyanobactéries possèdent un équipement photosynthétique composé de chlorophylle, de β -carotène et de xanthophylle qui sont des pigments également présents chez les végétaux supérieurs et les algues. La particularité des cyanobactéries, qu'elles partagent avec les algues rouges, réside dans l'absence de la chlorophylle b remplacée par des complexes protéiques, les phycobilisomes (Ho et Krogmann, 1982 ; Selosse, 1996). Ces derniers, situés sur la face de la membrane des thylakoïdes, sont responsables de la collecte de la lumière qu'ils transfèrent directement à la chlorophylle a.

En outre, les cyanobactéries peuvent réaliser une photosynthèse alternative ne produisant pas de dioxygène, dite photosynthèse anoxygénique, caractère qu'elles partagent avec les bactéries photosynthétiques.

L'activité photosynthétique des cyanobactéries a été mesurée généralement dans des environnements riches en eau (milieux littoraux, marécages, lacs peu profonds...). Les valeurs mesurées dans les tapis microbiens varient dans une large gamme, 17 à 613 mg C m⁻² h⁻¹. Elles peuvent être relativement élevées, par exemple de 100 à 300 mg C m⁻² h⁻¹ dans les tapis microbiens du golfe de Spencer, en Australie (Bauld, 1984). Les valeurs mesurées dans d'autres types de biomasses varient dans les domaines suivants : 300 et 400 g de C m⁻² an⁻¹ dans les zones d'upwelling et les lagunes côtières, environ 146 g C m⁻² an⁻¹ dans les feuilles d'une chênaie-coudraie des Ardennes (Frontier et Pichod-Viale, 1993).

On ne dispose que de peu de résultats de fixation du carbone dans les sols à croûtes microbiotiques des environnements arides (Beymer et Klopatek, 1991 ; Lange *et al.*, 1992). Les résultats obtenus par Lange *et al.* (1994) dans le désert du Namib indiquent une fixation de carbone par les croûtes microbiotiques de 158 à 290 mg C m⁻² j⁻¹. Les cyanobactéries des régions arides méritent d'être mieux connues quant à leur capacité de fixation du CO₂ de l'air, d'autant plus qu'elles constituent la biomasse essentielle assurant des entrées significatives de carbone dans le sol.

Ce chapitre a pour but de présenter les résultats de mesures de fixation (par la photosynthèse) et d'émission (par la respiration) de CO₂ par les croûtes microbiotiques du périmètre de Banizoumbou.

I. METHODES DE MESURES

A. Dispositif de mesures

Le dispositif expérimental utilisé est une enceinte fermée qui sert classiquement à la mesure de la photosynthèse de feuilles de plantes vertes (fig. 28). Il comprend :

- une chambre d'analyse (1, fig. 28), cylindrique, munie d'un couvercle étanche qui permet de travailler dans une atmosphère isolée de l'air ambiant. L'étanchéité de la chambre

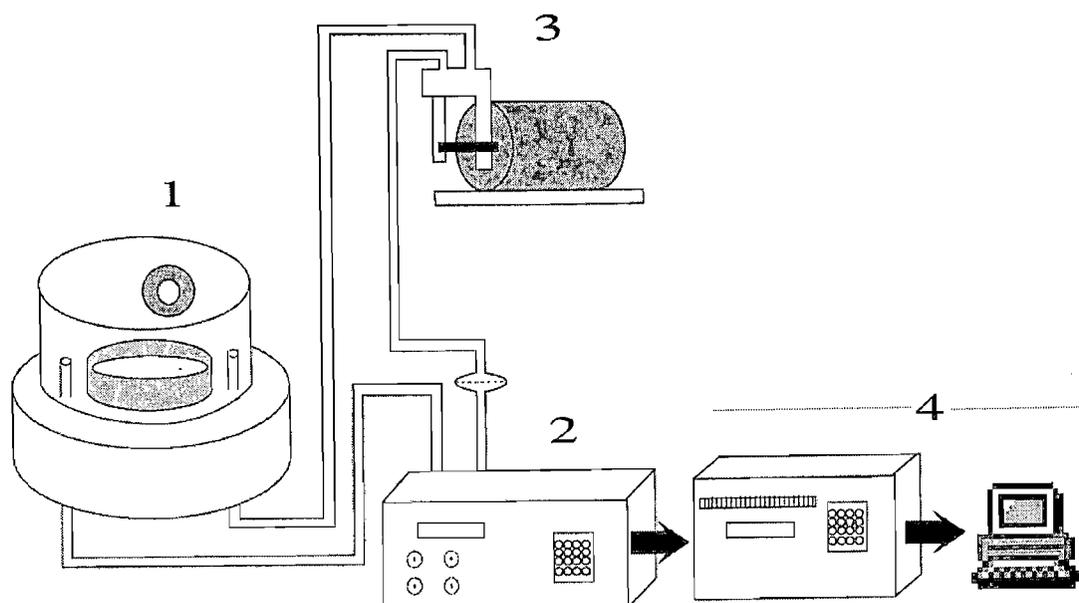
est obtenue par l'utilisation de graisse silicone et par deux ou trois pinces assurant un contact étroit entre le couvercle et la chambre d'analyse. Un système de ventilation placé au sein de cette chambre permet d'homogénéiser le contenu gazeux de celle-ci. Un thermocouple, installé également à l'intérieur de la chambre, permet la mesure de la température régnant dans l'enceinte ;

- un détecteur infra-rouge, de type CO₂/H₂O Li-6262 analyser (2, fig. 28), relié à la chambre par des tuyaux étanches. Il permet de mesurer en continu la teneur de CO₂ contenu dans l'atmosphère de la chambre ;

- une pompe (3, fig. 28) aspirant l'air de la chambre pour ensuite l'injecter dans le détecteur. Comme il n'y a ni entrée ni sortie d'air dans le système, le dessèchement des fragments de croûtes placés dans la chambre augmente l'humidité de l'air au cours de l'expérience. Le système doit donc être ouvert périodiquement (à peu près toutes les 2 à 3 h) pour réhumecter les croûtes et changer le produit desséchant qui permet de maintenir l'air du circuit à l'état sec. Ceci a pour conséquence de re-introduire du CO₂ (atmosphérique) dans la chambre d'analyse.

Un ensemble composé d'une Campbell couplée à un ordinateur (4, fig. 27), assure l'acquisition et le stockage des données.

Fig. 28 : Schéma du dispositif de mesure de fixation de CO₂



B. Echantillons étudiés et modalités des mesures

Au total sept échantillons, épais de 2 à 3 mm, et d'une surface de 10 à 20 cm², provenant des parcelles de jachères et de la brousse tigrée, ont été analysés (tableau 28). Les croûtes sont préalablement humectées avec de l'eau distillée (environ 1 ml) pour réactiver les micro-organismes. Elles sont gardées sous éclairement entre deux mesures consécutives.

Ces échantillons ont été soumis à trois sortes de mesures :

- des mesures de photosynthèse effectuées sous un éclairement constant de 200 micromoles m⁻² s⁻¹, à une température de 30 à 35° C, pendant 7 à 10 jours, pour des durées de temps de mesure variables, de 15 min à plus de 2 h ;
- des mesures de respiration réalisées à l'obscurité, en alternance et dans les mêmes conditions que les mesures de photosynthèse ;

- des mesures de photosynthèse effectuées sous un éclairage variant entre 0 et 600 micromoles $m^{-2} s^{-1}$, à une température de 30 à 35 °C, au bout de 7 à 10 jours après l'humectation de la croûte, et pour des durées de temps de mesure de 5 à 10 mn.

Avant chaque mesure des tests de contrôle sont effectués, d'abord avec la chambre vide, puis avec la chambre contenant 1 à 2 ml d'eau (équivalent à l'eau qui sert à mouiller les croûtes). Le but de ces tests est de détecter d'éventuelles fuites de gaz dans le système. Aucune activité d'échanges gazeux n'a été mesurée à l'issue de ces tests de contrôle.

Tableau 28 : Récapitulatif des échantillons analysés.

		Référence des échantillons	Références abrégés
Jachères	anciennes	J2, Mali Djibo, Mali Djibo ravine, Chef2	J2, ML, MLr, CH2
	récentes	A2, Z2	A2, Z2
Brousse tigrée		Site 4	BT4

C. Mode de calcul du taux de fixation/production de CO₂

La mesure des échanges gazeux (photosynthèse ou respiration) repose sur celle de la variation de la quantité de CO₂ dans la chambre. La photosynthèse se traduit par une diminution de la teneur en CO₂ dans l'atmosphère de la chambre, tandis que la respiration se traduit par une augmentation. La variation du CO₂ dans le système est donnée par l'équation suivante :

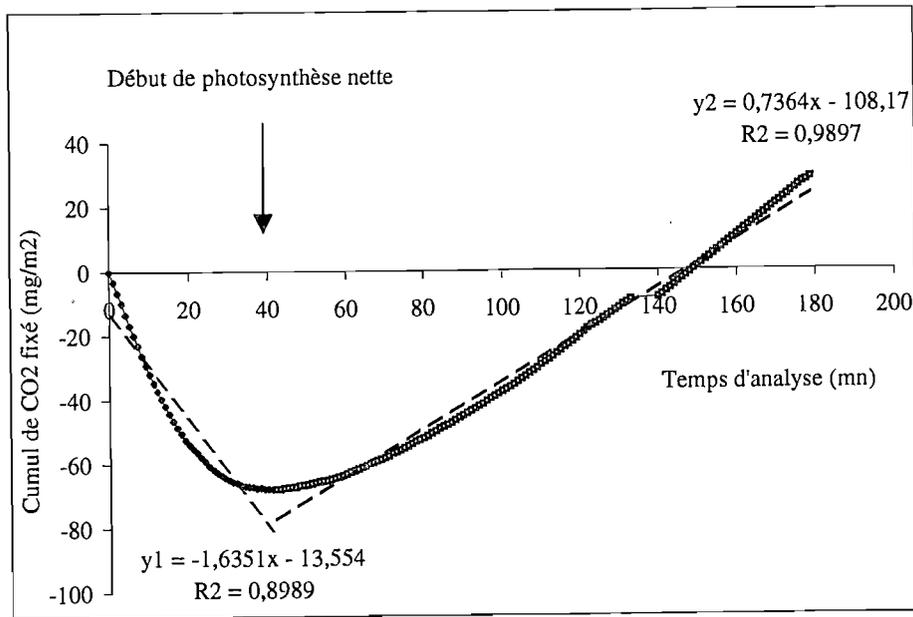
$$A = \frac{C_1 - C_2}{(t_1 - t_2) \times 10^3} \times \frac{V}{22,4} \frac{P}{101,325} \times \frac{273,3}{TS},$$

avec A = taux d'assimilation ($\mu\text{moles CO}_2 m^{-2} s^{-1}$) ; C₁, C₂ = fractions molaires de CO₂ dans le système ($\mu\text{moles CO}_2/\text{mole d'air}$) données par le détecteur IR aux temps t₁ et t₂ (s) ; V = volume du système (ml) ; P = pression atmosphérique (kPa) ; T = température mesurée dans la chambre (°K) ; S = surface de l'échantillon (m²).

Les fractions molaires de CO₂ dans le système sont mesurées toutes les minutes. Nous avons fait le choix de les représenter par des courbes de variations cumulées de CO₂ dans le système par unité de surface de croûtes (mg CO₂ m⁻²), en fonction du temps d'analyse (mn). Nous permet de distinguer deux catégories de courbes, les courbes représentant des résultats d'analyse des croûtes analysées directement après leur humectation (fig. 29) et celles représentant des croûtes analysées 3 à 4 jours après leur humectation (figs. 30 et 31).

Dans le premier cas on obtient une courbe en deux branches, respectivement descendante et ascendante (fig. 29). La branche descendante de la courbe correspond à une augmentation de CO₂ dans le système qui indique une production nette, et la branche ascendante à une diminution, témoin d'une fixation nette. L'humectation de la croûte est donc suivie d'une phase de respiration nette qui comprend le dégagement du CO₂ du sol et probablement une respiration non négligeable par les micro-organismes réactivés. Le point de concours des deux branches de courbes correspond à la situation où le CO₂ produit (CO₂ emprisonné dans le sol et respiré par les organismes) est égal au CO₂ fixé par la photosynthèse. Il marque donc le début de l'apparition d'une fixation de CO₂ nette.

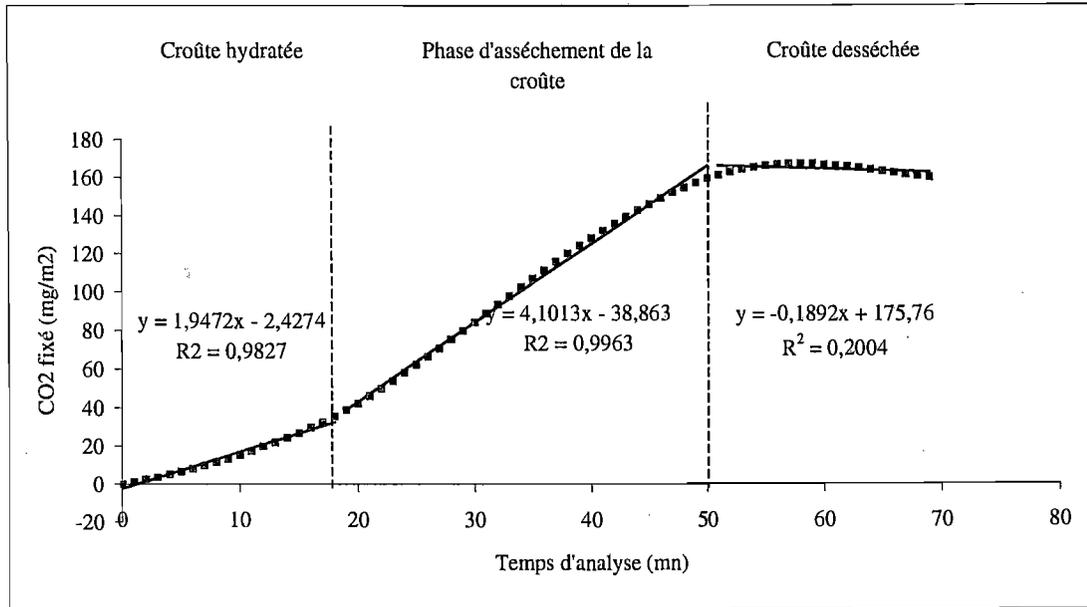
Fig. 29 : Courbe cumulative d'échanges gazeux par une croûte analysée directement après humectation.



Dans le second cas (enregistrement après 3 à 4 jours d'humectation) on distingue deux situations :

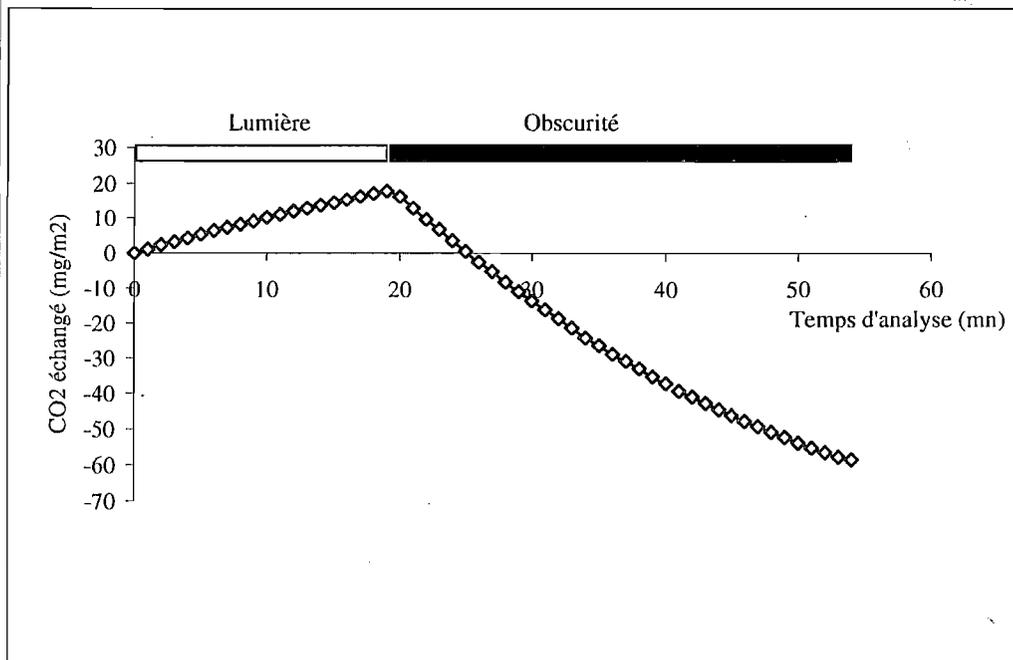
- à la lumière (fig. 30), la croûte mouillée depuis 4 jours présente une photosynthèse nette. La courbe cumulative est subdivisée en trois parties (fig. 30) : la première correspond à une croissance régulière (linéaire) de la fixation de CO₂ ; la deuxième partie est séparée de la première par une rupture de pente qui matérialise une augmentation du taux de fixation de CO₂ ; la troisième partie se caractérise par une stabilisation voire une décroissance de la production de CO₂. Ces deux dernières parties sont typiques d'une croûte qui se dessèche lors de l'analyse. Le dessèchement est marqué par l'augmentation du taux de fixation de CO₂ (2^{ème} partie de la courbe) et se termine par une diminution du taux de fixation de CO₂ (3^{ème} partie de la courbe). Le taux de fixation de la croûte normalement mouillée correspond à la première partie de la courbe.

Fig. 30 : Courbe cumulative d'échanges gazeux par une croûte microbiotique 4 jours après humectation.



- à l'obscurité les croûtes montrent immédiatement une respiration nette. La figure 31 représente le comportement d'une croûte mouillée depuis 4 jours, éclairée dans un premier temps puis mise à l'obscurité. La suppression de l'éclairage entraîne une augmentation immédiate du CO₂ à l'intérieur du système et l'arrêt de la photosynthèse.

Fig. 31 : Courbe cumulative de fixation de CO₂ à la lumière suivie d'une respiration à l'obscurité pour une croûte humectée depuis 4 jours



Les représentations exposées ci-dessus permettent de calculer les taux de fixation ou d'émission de CO₂ par les organismes des croûtes, au moyen de régressions linéaires qui assimilent les différentes portions de courbes à des portions de droites. L'intensité de la photosynthèse, ou taux de fixation (ou d'assimilation) de CO₂ et l'intensité de la respiration,

ou taux d'émission de CO₂, au cours de la période considérée, sont données par la pente de la droite de régression.

II. PRESENTATION DES RESULTATS DE MESURES

Les différents résultats sont regroupés dans les tableaux 29 et 30 ainsi que dans les figures VI-XV données en annexe IV à la fin de ce chapitre.

A. Délai au bout duquel débute la photosynthèse

Le temps au bout duquel on mesure une fixation nette de CO₂ par les croûtes est variable selon les échantillons. Il est donné par le temps correspondant à l'abscisse du point de rencontre entre la portion descendante et la portion ascendante des courbes cumulatives de la fixation de CO₂ des échantillons analysés directement après leur humectation (fig. 29). Les croûtes anciennes J2, CH2, MLr (tableau 28) montrent une activité de fixation seulement après 40 à 58 mn, tandis que plus de 48 h se sont écoulées avant de détecter le début de l'activité de fixation dans les croûtes de la jachère récente A2. Aucune activité de fixation n'a été observée dans l'échantillon de parcelle nue Z après plusieurs jours d'humectation. Parmi les jachères anciennes les croûtes MLr montrent le temps de début de photosynthèse le plus court (38 mn) et les croûtes Chef 2 le temps le plus long (58 mn).

B. Taux de fixation de CO₂ (tableau 29)

Il s'agit du taux de fixation nette, c'est-à-dire de la quantité de CO₂ absorbé par la photosynthèse diminuée de la respiration qui l'accompagne.

Les taux de fixation de CO₂ calculés pour les différentes croûtes sont présentés dans le tableau 29. Ces taux ont été calculés par des régressions linéaires à partir des courbes des figures VI-X (annexe IV).

Le taux de fixation de CO₂ par les croûtes immédiatement après le démarrage de la photosynthèse est en général faible, inférieur à 1 mg m⁻² mn⁻¹. Il a varié, dans les échantillons étudiés, entre 0,45 et 0,77 mg m⁻² mn⁻¹. Le taux de fixation initial le plus élevé (0,77 mg m⁻² mn⁻¹) est mesuré dans l'échantillon de jachère récente, au bout du 3^{ème} jour d'humectation. Parmi les croûtes de jachères anciennes, celles de J2 présentent le taux de fixation initial le plus fort (0,73 mg m⁻² mn⁻¹), tandis que CH2 montre le taux initial le plus faible (0,45 mg m⁻² mn⁻¹).

Au cours du temps, le taux de fixation s'accroît pour atteindre, au bout d'une semaine après la première l'humectation de la croûte, des valeurs comprises entre 1,86 et 4,28 mg m⁻² mn⁻¹. La courbe d'évolution du taux de fixation au cours du temps montre une croissance d'allure exponentielle (fig. 32). L'augmentation la plus importante du taux de fixation avec le temps est observée dans les croûtes CH2 qui montrent un taux de fixation de 4,28 mg m⁻² mn⁻¹ au bout d'une semaine. Au bout de 10 jours le taux de fixation dans l'échantillon CH2 (9,79 mg m⁻² mn⁻¹) est 20 fois plus élevé qu'il ne l'avait été le premier jour après humectation (0,45 mg m⁻² mn⁻¹).

Les flux de carbone calculés à partir des taux de fixation de CO₂ le premier jour après l'humectation, varient entre 0,12 et 0,73 mg C m⁻² mn⁻¹. Au bout d'une semaine d'humectation ils varient de 0,51 à 1,17 mg C m⁻² mn⁻¹.

Tableau 29 : Taux de fixation nette de CO₂ et de carbone par les croûtes microbiotiques éclairées

Échantillons	Nombre de jours après humectation	Taux de fixation mg CO ₂ m ⁻² mn ⁻¹	Quantité de C fixé mg C m ⁻² mn ⁻¹
J2	1	0,73	0,20
	4	1,64	0,45
	5	1,68	0,46
	6	2,16	0,59
	7	3,56	0,97
CH2	1	0,45	0,12
	3	1,65	0,45
	7	4,28	1,17
	8	6,92	1,89
	9	7,04	1,92
ML	10	9,79	2,67
	1	0,61	0,17
	5	0,94	0,26
	6	1,62	0,44
MLR	7	1,86	0,51
	8	2,03	0,55
	1	0,65	0,17
	5	1,0	0,27
	6	1,77	0,48
A2	7	2,47	0,67
	8	2,51	0,68
	1	0,00	0,00
BT4	2	0,00	0,00
	3	0,77	0,21
	2	4,89	1,33

Fig. 32 : Variation du taux de fixation de CO₂ en fonction du nombre de jours depuis la première humectation de de la croûte

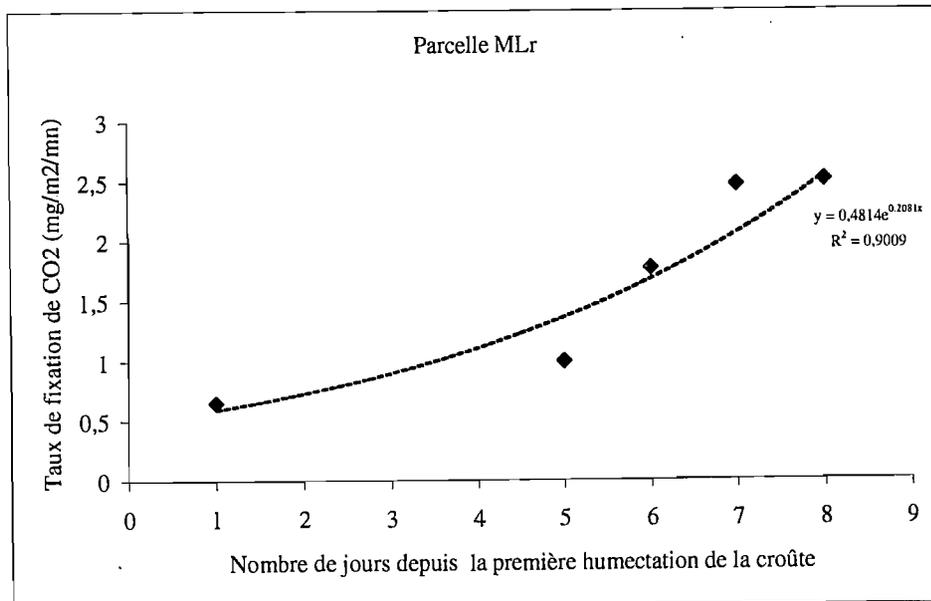
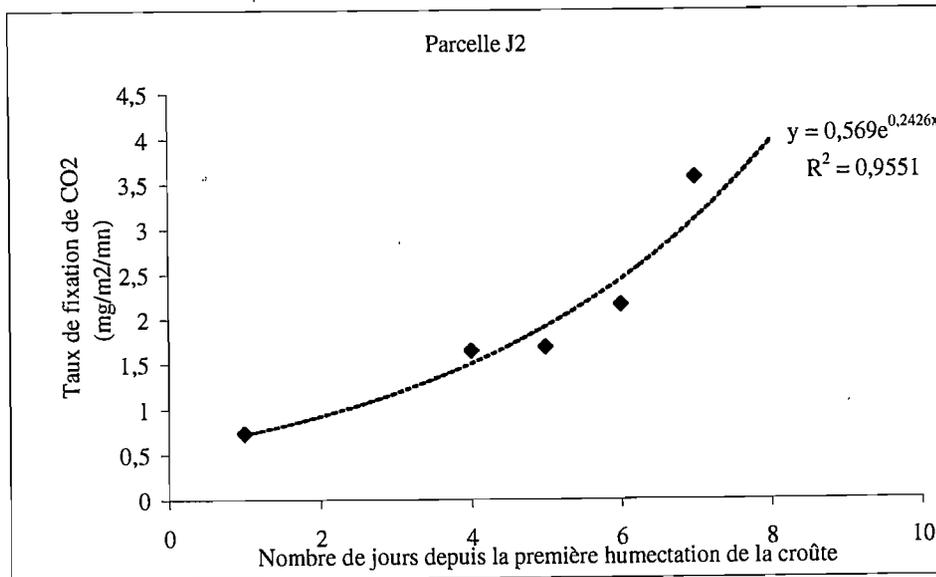
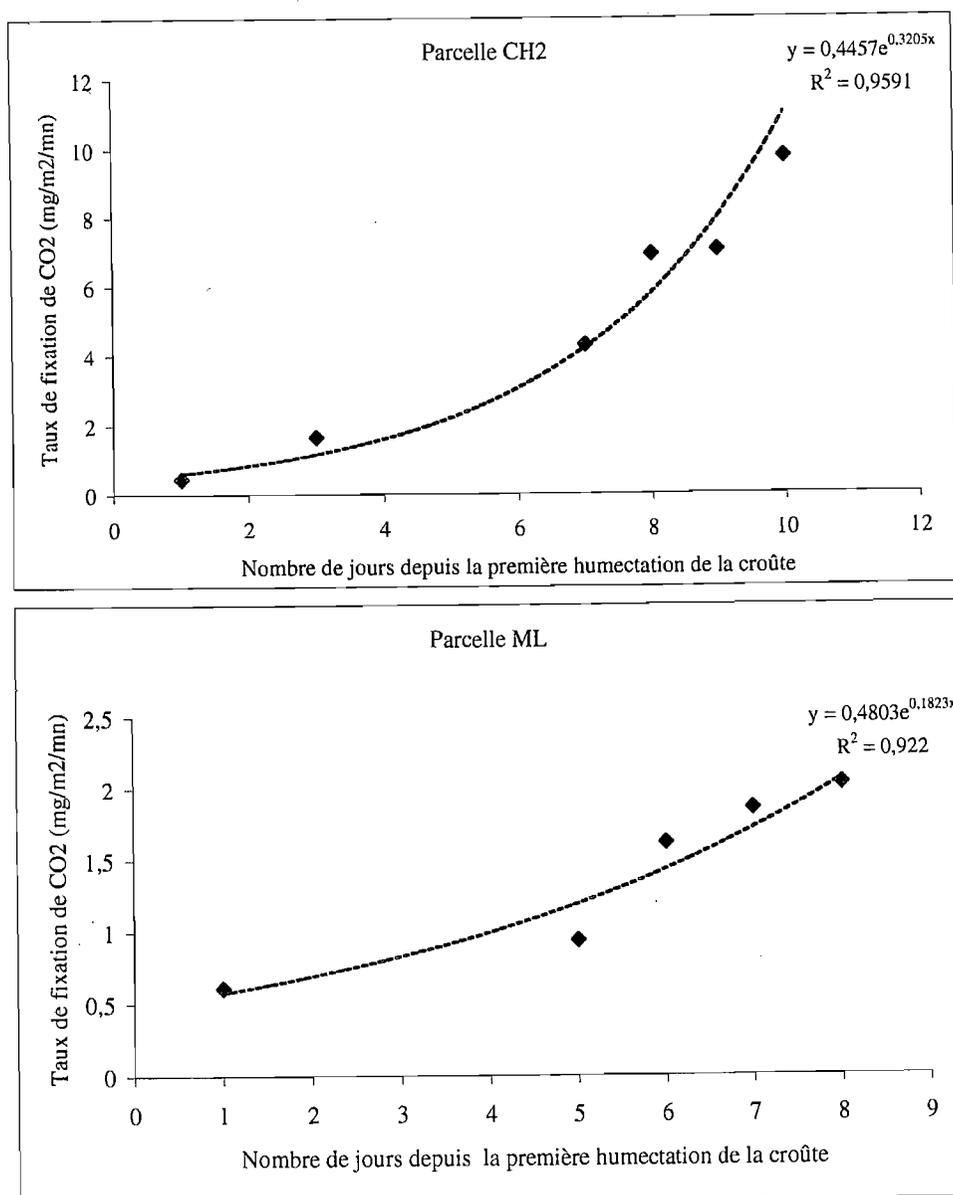


Fig. 32 (suite)



C. Taux d'émission de CO₂

Les taux d'émission de CO₂ calculés pour les différentes croûtes sont présentés dans le tableau 30. Ces taux ont été calculés par des régressions linéaires à partir des courbes des figures XI-XIV (en annexe IV). Le taux de production de CO₂ à l'obscurité le jour de l'humectation varie entre 1,94 et 2,22 mg m⁻² mn⁻¹. Les plus fortes valeurs mesurées parmi les jachères anciennes ont été observées dans les croûtes MLr (2,22 mg m⁻² mn⁻¹) et les plus faibles dans les croûtes CH2 (1,94 mg m⁻² mn⁻¹). Le taux de production décroît sensiblement au cours du temps, pour atteindre, au bout d'une semaine après humectation, 0,70 à 1,08 mg m⁻² mn⁻¹. Les valeurs les plus fortes au bout d'une semaine d'humectation, sont mesurées dans les croûtes ML (1,08 mg m⁻² mn⁻¹) et les plus faibles dans les croûtes J2 (0,7 mg m⁻² mn⁻¹).

La perte de carbone correspondante varie de 0,53 à 0,61 mg m⁻² mn⁻¹ au stade initial de l'humectation. Elle décroît, pour atteindre des valeurs de 0,19 à 0,29 mg m⁻² mn⁻¹, au bout d'une semaine après humectation.

Tableau 30 : Taux d'émission de CO₂ et de carbone par les croûtes microbiotiques non éclairées

Echantillons	Nombre de jours après humectation	Taux de d'émission mg CO ₂ m ² mn ⁻¹	Quantité de C produit mg C m ⁻² mn ⁻¹
J2	1	2,04	0,56
	4	1,31	0,36
	7	0,70	0,19
CH2	1	1,94	0,53
	7	0,95	0,26
	8	0,78	0,21
	10	1,07	0,29
MLR	1	2,22	0,61
	7	0,82	0,22
	8	0,45	0,12
ML	5	1,16	0,32
	8	1,08	0,29
BT4	2	4,43	1,21

D. Influence de l'intensité lumineuse sur les échanges de CO₂

Les résultats de mesures de fixation de CO₂ à différentes valeurs de l'intensité lumineuse sont regroupés dans la figure XV (en annexe IV). Ils montrent une variation de l'intensité photosynthétique avec l'intensité lumineuse : à l'obscurité et pour des éclaircissements faibles, l'intensité de l'activité respiratoire l'emporte sur celle de l'activité photosynthétique. Lorsque l'intensité lumineuse augmente la fixation de CO₂ augmente par rapport à la respiration. Il y a équilibre entre les deux activités au point où la courbe coupe l'axe des abscisses, c'est-à-dire au point de compensation des deux fonctions. Le point de compensation pour les croûtes étudiées correspond à une intensité lumineuse comprise entre 5 et 20 micromoles m⁻² s⁻¹. La variation de l'intensité photosynthétique en fonction de l'intensité lumineuse est une fonction non linéaire, formée de portions croissantes et décroissantes (fig. XV, en annexe IV).

III. DISCUSSION

Cette étude a permis de tester la capacité des micro-organismes photosynthétiques des croûtes à redémarrer une activité d'échange gazeux avec l'atmosphère après une période de sécheresse, censée représenter la saison sèche annuelle ou un intervalle de temps séparant deux événements pluvieux. Moins de deux heures de temps sont nécessaires aux micro-organismes de toutes les croûtes, à l'exception de ceux de la parcelle récente A2, pour montrer une photosynthèse nette (figs. VI-X, en annexe IV). Le comportement particulier des croûtes de la parcelle A2 est probablement lié à l'utilisation d'herbicide léger et d'insecticide léger, utilisés pour empêcher l'apparition des plantes supérieures et l'activité de la faune au sein de cette parcelle (2^{ème} partie, chap. II, I, C). Ces produits pourraient avoir inhibé partiellement l'activité des organismes présents.

La phase de photosynthèse nette est précédée d'une phase de dégagement de CO₂ (fig. 29). Celle-ci est attribuée au dégagement de CO₂ contenu dans la matrice du sol et à la respiration propre des micro-organismes.

La réactivation rapide de la photosynthèse après humectation reflète une adaptation des organismes des croûtes aux conditions arides. En dépit de la longueur de la période sèche, ils préservent leur capacité à fixer le CO₂ de l'air.

Les mesures effectuées régulièrement pendant une dizaine de jours sur des croûtes maintenues hydratées montrent un accroissement de l'intensité de la photosynthèse avec le temps. Cet accroissement obéit à une loi exponentielle comparable à celle de la croissance des organismes vivants (fig. 32). Cette corrélation semble plausible au regard de l'aspect de la surface du fragment soumis à l'expérience. Au bout d'une semaine, en effet, la surface de la croûte devient entièrement verte et se couvre de nombreux filaments, témoins de la multiplication des micro-organismes superficiels et de la remontée vers la surface des organismes vivant en profondeur. Le développement le plus important a été observé sur les croûtes de la parcelle Chef 2. Il s'est agi, dans ce cas, de cyanobactéries du genre *Microcoleus* qui vivent normalement à quelques micromètres de profondeur et qui font preuve d'un phototactisme positif.

Les mesures effectuées sur des croûtes qui se dessèchent ont montré une forte augmentation de l'intensité de fixation (fig. 30). Un résultat semblable a été observé par De Winder (1990) sur des croûtes à cyanobactéries des côtes hollandaises. Ce comportement est dû, d'une part, à l'adaptation des cyanobactéries au stress hydrique et, d'autre part, à la diffusion de CO₂ (plus facile dans un sol non saturé que dans un sol saturé en eau). Les cyanobactéries sont ainsi capables de réaliser une photosynthèse optimale en présence d'une faible quantité d'eau (inférieure à la saturation en eau du sol). Ce qui n'est pas le cas des algues vertes, qui font preuve d'une activité photosynthétique optimale en présence d'une importante quantité d'eau (De Winder, 1990). Grâce à cette propriété les cyanobactéries apparaissent bien comme des organismes pionniers dans l'installation de communautés de micro-organismes (Whitton, 1992 ; Stal, 1994).

L'activité photosynthétique des micro-organismes des croûtes varie avec l'intensité lumineuse : (1) A l'obscurité, on détecte seulement une activité respiratoire de la part des organismes. Au-delà d'intensités lumineuses comprises entre 5 et 20 micromoles m⁻² s⁻¹, valeur de l'intensité lumineuse correspondant au point de compensation (où les quantités de CO₂ fixés et émis s'équilibrent) propre à chaque communauté, une absorption photosynthétique nette se manifeste dans l'ensemble des croûtes. Les valeurs du point de compensation que nous avons déterminées sont inférieures à celles obtenues par Lange *et al.* (1994) pour des croûtes à lichens du désert du Namib (28 à 43 micromoles m⁻² s⁻¹), (2) La variation du taux d'assimilation de CO₂, en fonction de l'intensité de la lumière, dessine une courbe croissante qui atteint un palier à partir d'une intensité lumineuse dite de saturation, variable suivant les espèces (Liere et Walsby, 1982). Au-delà de l'intensité lumineuse de saturation, la quantité d'oxygène produite est très élevée et la quantité de CO₂ disponible peut devenir très faible. La photosynthèse est alors inhibée (photoinhibition) par la photooxydation et la photorespiration. Ces dernières sont deux modes de réduction d'O₂ réalisée par la Ribulose 1,5-Bisphosphate Carboxylase-Oxydase (RuBisCo), enzyme réductrice du CO₂ susceptible de se comporter en oxydase (réductrice de l'oxygène) en fonction des teneurs respectives en CO₂ et en O₂. Les courbes de variation du taux de CO₂ absorbé en fonction des intensités croissantes de lumière obtenues dans le cadre de cette étude (fig. XV, en annexe IV) montrent des portions croissantes et des portions décroissantes. En augmentant la lumière on excite, en effet, des organismes situés à des profondeurs croissantes dans le sol, et dont la réponse photosynthétique correspondrait aux portions croissantes des courbes. L'interprétation des réponses photosynthétiques "décroissantes" est plus incertaine. L'une des raisons susceptible d'être invoquée pour expliquer ces réponses serait l'inhibition spécifique (la destruction) de certaines espèces sensibles à de forts éclaircissements.

En définitive les croûtes microbiotiques hydratées et éclairées par des quantités de lumière appropriées sont des sites importants d'entrée de carbone dans le sol. Les flux d'entrée de carbone, quelques heures seulement (2 à 3 h) après l'humectation, varient entre 0,20 et 0,24 $\text{mg C m}^{-2} \text{mn}^{-1}$ (tableau 29). Au bout d'une semaine ces flux sont compris entre 0,67 et 1,17 $\text{mg C m}^{-2} \text{mn}^{-1}$ (tableau 29). Ces entrées diurnes de carbone sont relayées par une respiration nocturne au cours de laquelle la communauté perd du carbone. Les flux de perte en carbone varient entre 0,53 et 0,61 $\text{mg C m}^{-2} \text{mn}^{-1}$ quelques heures après l'humectation (tableau 30), et entre 0,19 et 0,26 $\text{mg C m}^{-2} \text{mn}^{-1}$ au bout d'une semaine d'humectation (tableau 30). Au total, si l'on tient compte de l'activité respiratoire, la fixation nette de carbone par les croûtes des sols de jachères étudiées est d'environ 3 à 7 $\text{kg C ha}^{-1} \text{j}^{-1}$. Dans la brousse tigrée, au niveau du site 4, l'apport net de carbone est de 0,8 $\text{kg C ha}^{-1} \text{j}^{-1}$, seulement au bout de deux jours d'humectation. Ceci représente par exemple 1/3 à 1/10 de la quantité nette de carbone fixée dans les zones d'upwelling qui sont, il est vrai, des zones célèbres pour les hautes valeurs de la production primaire qui s'y réalise (10 $\text{kg de C ha}^{-1} \text{j}^{-1}$; Frontier et Pichod-Viale, 1993).

Les flux calculés sont les résultats de mesures de laboratoire et ne donnent qu'un ordre de grandeur de la capacité des croûtes à fixer le CO_2 . En combinant des mesures de terrain et de laboratoire, Beymer et Klopatek (1991) estiment l'apport en carbone par les croûtes de Pinyon-juniper (Arizona, USA) entre 43 et 350 $\text{kg C ha}^{-1} \text{an}^{-1}$. En se basant sur le nombre de jours pluvieux en 1996 et 1997, c'est-à-dire 33 jours, l'apport annuel de carbone au sol par les croûtes microbiotiques du Niger serait de l'ordre de 26 à 231 $\text{kg C ha}^{-1} \text{an}^{-1}$.

Chapitre II

LA FIXATION DE L'AZOTE PAR LES CROÛTES MICROBIOTIQUES.

La source d'azote du sol, mis à part les engrais azotés, est l'atmosphère, où cet élément est présent en quantité importante (79,08 % en volume). L'incorporation de l'azote atmosphérique dans le sol est le fait de certains micro-organismes. Dans la biosphère, seules quelques espèces de bactéries et de cyanobactéries, certains lichens et certains actinomycètes peuvent fixer directement l'azote atmosphérique (Bezdicsek, 1979). Cette fixation est estimée à des valeurs comprises entre 20 et 40 kg ha⁻¹ an⁻¹ (Harris et Dart, 1973), dont la plus grande part (plus de 20 kg ha⁻¹ an⁻¹) serait due à l'activité des cyanobactéries.

La fixation d'azote chez les cyanobactéries complète leur autotrophie pour le carbone et les place au premier rang des organismes pionniers dans l'installation des écosystèmes microbiens, par exemple au sein des sédiments microbiens (Whitton, 1992 ; Stal, 1994). A travers l'enrichissement du milieu en azote, elle permet l'installation ultérieure d'autres organismes (lichens, algues, champignons, mousses) hétérotrophes pour l'azote.

La fixation d'azote par les cyanobactéries est catalysée par une enzyme extrêmement sensible à l'oxygène, la nitrogénase, dont l'activité est inhibée en présence d'oxygène. Les cyanobactéries fixatrices d'azote, qui sont des organismes vivant généralement dans des milieux aérobies et contenant de l'oxygène produit par la photosynthèse, doivent donc développer des équipements spéciaux pour éviter l'inhibition de la nitrogénase par l'oxygène. L'équipement le plus élaboré se trouve, chez les cyanobactéries, dans les hétérocystes, qui sont des cellules spécialisées différant des cellules végétatives par leur enveloppe épaisse. Cette dernière permet une diffusion sélective des gaz du milieu ambiant, en particulier de l'oxygène. De plus les hétérocystes ont perdu le photosystème II, c'est-à-dire le système de production d'oxygène par voie photosynthétique (Fay, 1992 ; Stal, 1995). Cependant, des cyanobactéries non hétérocystées ont également montré une capacité de fixation de l'azote moléculaire (Stal, 1995 ; Bergman et al., 1997). Les mécanismes de cette fixation demeurent mal connus. Stal (1995) stipule que certaines espèces unicellulaires et filamenteuses non hétérocystées fixent l'azote dans des milieux anaérobies et anoxiques. Bergman et al. (1997) préconisent une séparation temporelle de la fixation d'azote et de la photosynthèse, la fixation de l'azote se déroulant la nuit.

Les cyanobactéries des croûtes microbiotiques de la brousse tigrée et des jachères, objets de cette étude, sont composées d'espèces hétérocystées donc fixatrices d'azote (*Nostoc* sp., *Scytonema javanicum* et *Scytonema stuposum*) et d'espèces non hétérocystées. Cette partie présente les résultats d'essais expérimentaux de fixation d'azote par ces croûtes.

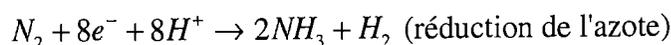
I. METHODES DE MESURES

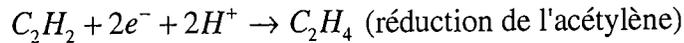
La méthode de mesure de la fixation d'azote utilisée a été préconisée par Stal (1988). Elle est basée sur la mesure de l'intensité de la réduction de l'acétylène.

La découverte de la méthode remonte aux années 1960, où des études biochimiques ont montré que la fixation de l'azote est inhibée par l'acétylène (Schollhorn et Burris, 1967). La nitrogénase réduit, en effet, l'acétylène (C₂H₂) en éthylène (C₂H₄) par la même voie de réduction qu'elle réduit l'azote (N₂) en ammoniac (NH₃). Les réactions se déroulent selon les équations suivantes :



ou





Les échantillons soumis aux essais de réduction d'acétylène ont été des fragments de croûtes microbiotiques, de 100 à 150 mm² de surface et épais de 2 à 3 mm, provenant des parcelles en jachère Chef 2 (CH2), Hama (HM) et Mali ravine (MLr). Les échantillons ont été préalablement mouillés avec 0,5 ml d'eau distillée, dans des piluliers de 22,5 ml qui ont ensuite été fermés hermétiquement. Pour chaque échantillon 3 essais ont été effectués :

- à la lumière : on injecte 2 ml d'acétylène dans chaque pilulier, à l'aide d'une seringue. Les piluliers sont ensuite placés dans un bac d'eau, dont la température est maintenue à 30 °C, placé sous un éclairage de 50 µmoles m⁻² s⁻¹ (à l'aide de deux lampes halogène de 2 x 50 W);

- à l'obscurité : l'échantillon est incubé dans les mêmes conditions que ci-dessus, à la seule exception que le pilulier est entièrement couvert par du papier d'aluminium pour empêcher l'exposition à la lumière ;

- à l'abri de l'oxygène produit par la photosynthèse : l'échantillon placé dans le pilulier est incubé dans les mêmes conditions que dans le test à la lumière. Mais on ajoute 0,5 µl d'une solution 2 µM de 3-(3,4-dichlorophenyl)-1, 1-diméthylurée (DCMU). Cette molécule est un inhibiteur de l'activité du photosystème II responsable de la production de l'oxygène par la photosynthèse.

Les teneurs en acétylène et en éthylène sont mesurées dans chaque pilulier au temps zéro, puis à des intervalles de temps réguliers (1 à 2 h). Les mesures sont effectuées en chromatographie en phase gazeuse avec un appareil de type Chromapack 9002 équipé d'un détecteur à ionisation de flamme (FID) et d'une colonne de dimensions 25 m et 0,53 mm (Poroplot Q). Les températures à l'intérieur du four, de l'injecteur et du détecteur sont respectivement de 50, 90 et 120 °C. L'azote est utilisé comme gaz porteur avec un flux de 15 ml mn⁻¹. Les flux d'hydrogène et d'air sont respectivement de 10 et 200 ml mn⁻¹. La chromatographie est calibrée grâce à un standard formé de 1 ml d'acétylène et 100 µl d'éthylène, mélangés à 22,5 ml d'air. L'acétylène sert de standard interne dans l'échantillon et permet de calculer la quantité totale d'éthylène produit, c'est-à-dire la réduction d'acétylène (RA), suivant l'équation suivante :

$$AR \text{ (nmoles éthylène)} = \frac{C_2H_2(ml) \times C_2H_4(nmoles)}{V_m [C_2H_2(nmoles) + C_2H_4(nmoles)]}$$

C_2H_2 (ml) = volume d'acétylène ajouté à l'incubation, C_2H_2 (nmoles) et C_2H_4 (nmoles) = concentrations d'acétylène et d'éthylène mesurées en chromatographie en phase gazeuse.

Le taux de réduction d'acétylène est déterminé au moyen d'une régression linéaire sur des graphes représentant l'augmentation de la quantité d'éthylène produit en fonction du temps. Un facteur de conversion de 4 a été utilisé pour la conversion des taux de réduction d'acétylène en taux de fixation d'azote (Stal, 1988).

II. PRESENTATION DES RESULTATS DE MESURES

A. Temps de démarrage de la fixation (tableau 31)

Dans tous les échantillons analysés la réduction de l'acétylène débute au cours des 24 h qui suivent l'humectation. A la lumière la réduction de l'acétylène débute au bout de 1,35 à 4,8 h dans les échantillons Hama et Mali ravine. Dans les essais au DCMU la réduction débute au bout de 4,5 à 37 h. Dans les échantillons non éclairés la fixation débute 4 h après l'humectation.

Après ce laps de temps, correspondant au temps de réactivation des organismes, la réduction croît de façon exponentielle avec le temps. Elle atteint des taux maximum au bout de 3,5 à 31 h dans les échantillons à l'obscurité (tableau 31). Les échantillons placés à la lumière en présence de DCMU atteignent des taux maximum après 37 à 138 h (tableau 31), tandis que les échantillons normalement incubés à la lumière atteignent une valeur maximum entre 112 et 163 h après leur humectation (tableau 31). Dans toutes les conditions expérimentées les échantillons Mali ravine atteignent des taux constants de fixation après un temps plus court que dans les autres échantillons. Les échantillons de la parcelle Chef 2 montrent le temps le plus long avant d'atteindre des taux de fixation constants, pour tous les essais, à l'exception de l'essai au DCMU.

Tableau 31 : Délai au bout duquel l'activité nitrogénasique des croûtes microbiotiques atteint un taux maximum (valeurs exprimées en h).

Sites	Echantillons	Essais		
		Lumière	DCMU	Obscurité
Hama	HM	147,8	138,7	5,5
Chef 2	CH 2	163,4	126,6	30,9
Mali Djibo	MLr	112,4	37,3	3,4

B. Le taux de fixation de l'azote par les croûtes (tableau 32 ; figs. 33 à 35)

Les taux de fixation de l'azote ont été calculés lorsque la réduction a atteint des valeurs constantes, par des régressions linéaires à partir des courbes de variation des quantités d'éthylène produit en fonction du temps (figs. 33 à 35). Les taux calculés varient de 0,0047 à 11,68 nmoles $m^{-2} s^{-1}$ (tableau 32).

Dans les essais à la lumière, le taux de réduction de l'acétylène a varié de 9,64 à 11,68 nmoles $m^{-2} s^{-1}$. Le taux de réduction d'acétylène le plus faible (9,64 nmoles $m^{-2} s^{-1}$) a été obtenu dans les échantillons CH2, et le plus fort (11,68 nmoles $m^{-2} s^{-1}$) dans les échantillons MLr. Les échantillons HM montrent un taux de réduction intermédiaire (10,19 nmoles $m^{-2} s^{-1}$).

Dans les essais au DCMU, le taux de réduction calculé est compris entre 0,35 et 11,13 nmoles $m^{-2} s^{-1}$. Ce sont les échantillons CH2 qui montrent le taux de réduction le plus fort (11,13 nmoles $m^{-2} s^{-1}$), tandis que les échantillons MLr montrent le taux de réduction le plus faible (0,358 nmoles $m^{-2} s^{-1}$). Le taux de réduction d'acétylène par les échantillons HM est intermédiaire entre les deux autres (6,98 nmoles $m^{-2} s^{-1}$). L'addition du DCMU engendre donc une diminution du taux de réduction d'acétylène respectivement de 96 % et 18 %, par rapport aux essais éclairés, pour les échantillons de croûtes MLr et HM. Les échantillons CH2 montrent un taux de réduction d'acétylène en présence du DCMU (11,13 nmoles $m^{-2} s^{-1}$) légèrement plus élevé que le taux de réduction à la lumière sans DCMU (9,64 nmoles $m^{-2} s^{-1}$).

A l'obscurité tous les échantillons montrent des taux de réduction beaucoup plus faibles que dans les autres conditions expérimentées (lumière et lumière plus DCMU). Les taux de réduction mesurés ont varié entre 0,0047 et 0,028 nmoles $m^{-2} s^{-1}$. Le taux le plus faible (0,0047 nmoles $m^{-2} s^{-1}$) a été mesuré dans les échantillons CH2 et le plus fort dans les échantillons MLr (0,028 nmoles $m^{-2} s^{-1}$). Le taux de réduction de l'acétylène par les échantillons HM est de 0,010 nmoles $m^{-2} s^{-1}$.

Tableau 32 : Taux de fixation maximum atteint après la réactivation de l'activité nitrogénasique (Valeurs exprimées en nmole éthylène m⁻² s⁻¹).

Sites	Echantillons	Lumière	Essais	
			DCMU	Obscurité
Hama	HM	10,19	6,98	0,0100
Chef 2	CH 2	9,64	11,13	0,0047
Mali Djibo	MLr	11,68	0,35	0,0280

Fig.33 : Courbes cumulatives de la réduction de l'acétylène (RA) dans les croûtes de la parcelle Hama (HM, tableau 1)

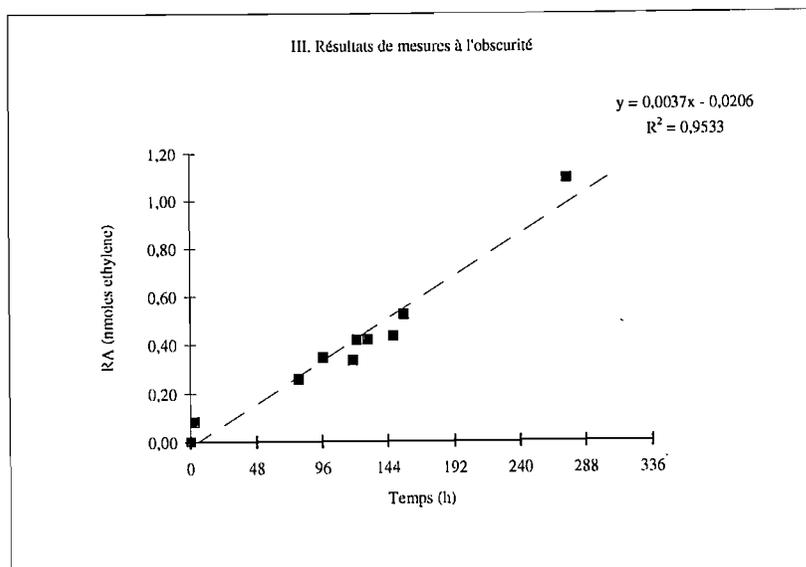
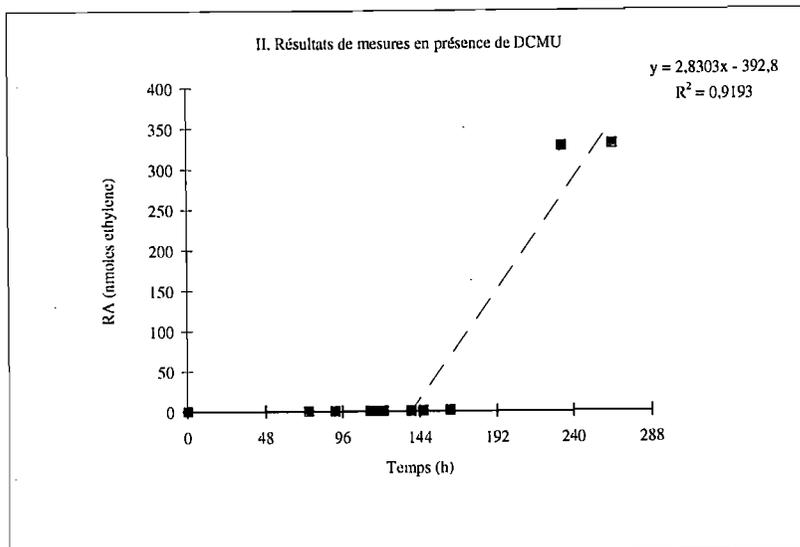
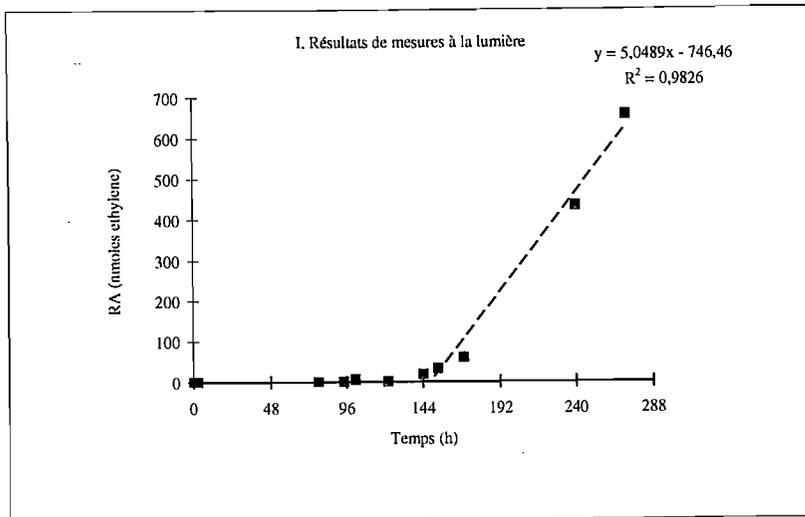


Fig.34 : Courbes cumulatives de la réduction de l'acétylène (RA) dans les croûtes de la parcelle Chef 2 (CH2, tableau 1)

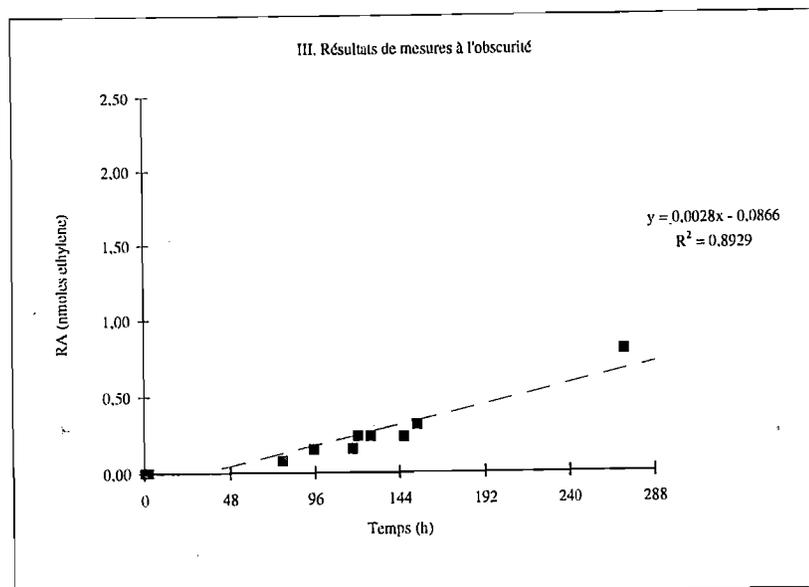
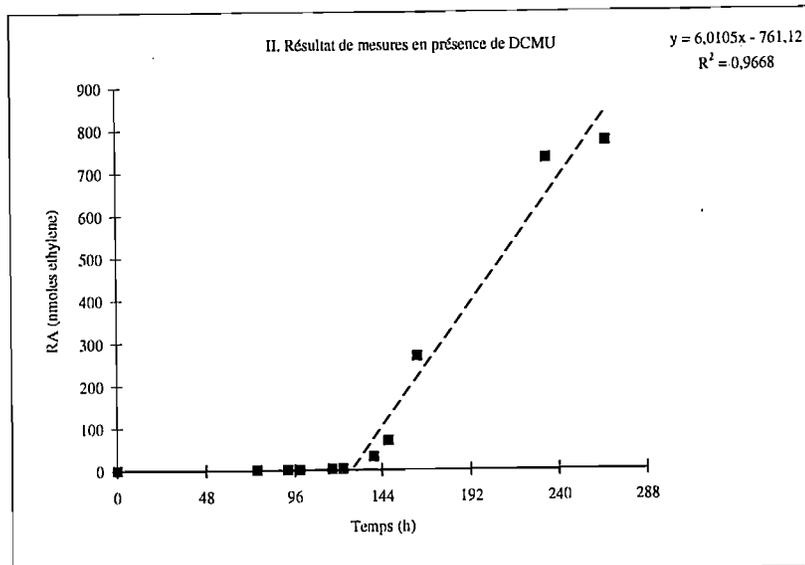
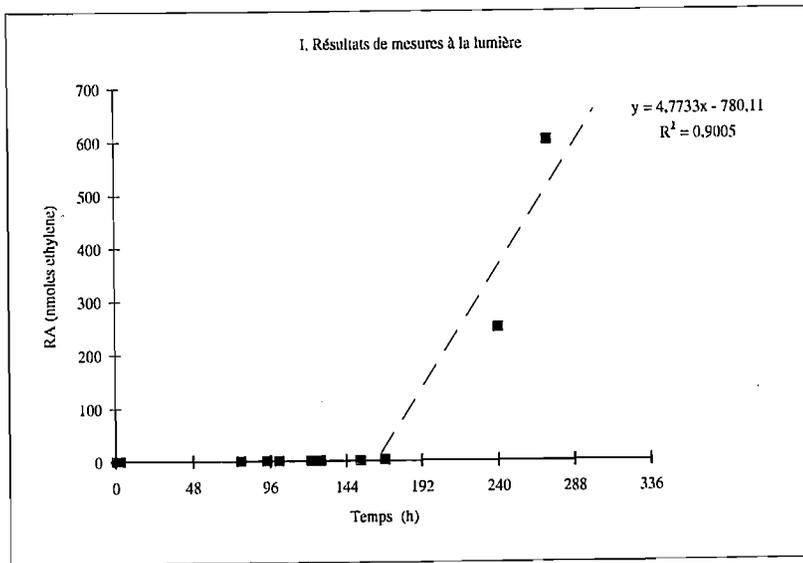
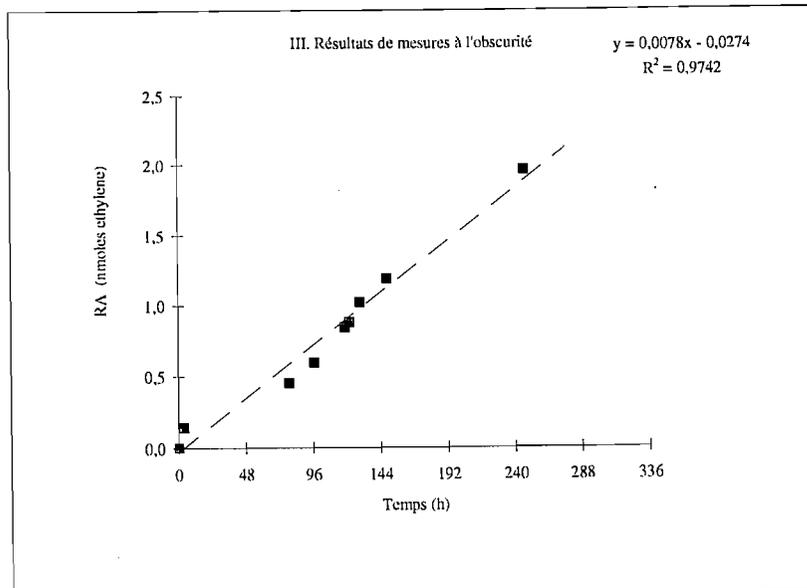
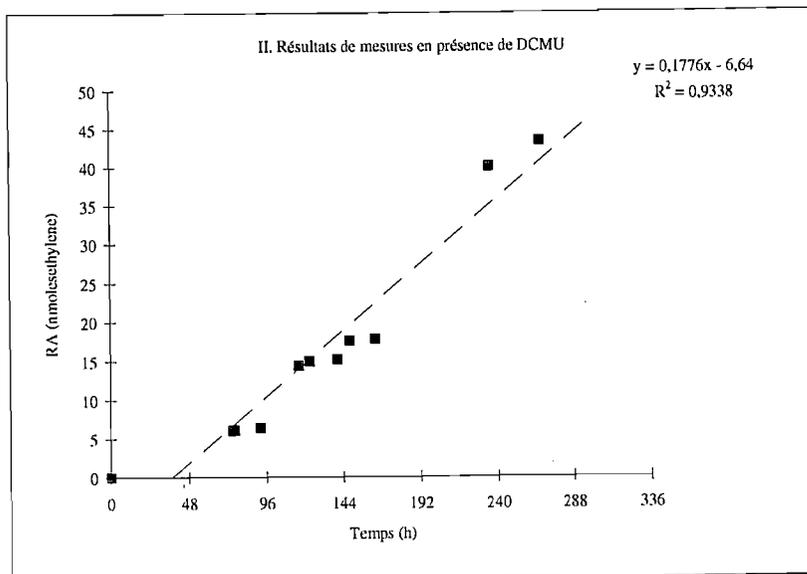
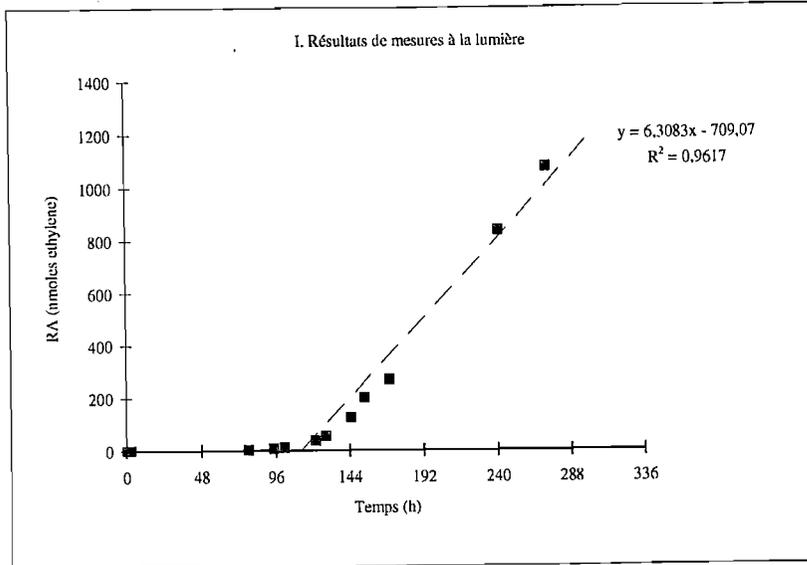


Fig. 35 - Courbes cumulatives de la réduction de l'acétylène (RA) dans les croûtes de la parcelle Mali Dhiho ravine (Mir, tableau I)



III. DISCUSSION

Les résultats obtenus montrent la capacité des croûtes microbiotiques réhumectées à réaliser la fixation d'azote. Des activités nitrogénasiques (réduction d'acétylène) ont été observées au bout de la deuxième heure après l'humectation des croûtes pour des échantillons restés secs pendant plus de 3 ans.

Le mode de fixation d'azote le plus efficace et le plus répandu chez les cyanobactéries est développé par les espèces à hétérocystes. Celles-ci sont présentes dans les échantillons HM, MLr, représentés par l'espèce *Nostoc sp.*, commune aux deux échantillons, et l'espèce *Scytonema javanicum* présente exclusivement dans les échantillons HM (tableau 4). Les échantillons du site CH 2 ne contiennent pas d'espèces à hétérocystes (tableau 4).

La fixation aux sites Hama et Mali ravine est essentiellement liée à la présence des espèces hétérocystées. La réduction d'acétylène est fortement réduite en présence de DCMU dans les deux échantillons, par rapport à sa valeur dans les essais à la lumière sans DCMU (figs. 32-34 ; tableau 32). C'est bien là un comportement d'espèces hétérocystées (Stal, 1995). Au site Mali Djibo, où les Nostocs représentent les seules espèces hétérocystées (tableau 4), l'addition du DCMU montre une influence négative plus forte sur la réduction de l'acétylène, que dans le site Hama où existent des Nostocs et une autre espèce hétérocystée *S. javanicum* (tableau 4). Cette différence suggère que la réduction de l'acétylène par les Nostocs dépend non seulement de l'éclairement mais aussi de l'activité photosynthétique d'où elle tire l'énergie nécessaire à son accomplissement. Par contre *S. javanicum* peut réaliser la réduction de l'acétylène pendant longtemps en l'absence d'oxygène provenant de la photosynthèse.

Les organismes responsables de la réduction de l'acétylène au site Chef 2 ne sont pas connus. Le taux de fixation calculé y est comparable à celui mesuré dans les autres sites (tableau 32). La fixation dans ce site est essentiellement dépendante de l'éclairement, comme le montre le test au DCMU, dont l'addition n'entraîne pas une diminution de la réduction de l'acétylène (fig. 34 ; tableau 2). Ceci indique une fixation par une espèce non hétérocystée (Stal, 1995).

L'absence d'espèce hétérocystée dans les échantillons Chef 2 serait liée à la granulométrie du substrat. Cette catégorie de cyanobactéries est, en effet, préférentiellement trouvée dans des substrats grossiers, peu favorables à des humidités élevées. Ceci est conforme aux résultats obtenus par Pentecost (1985), qui indiquent une corrélation négative entre l'humidité et la présence des espèces hétérocystées dans des populations naturelles de Scytonemataceae. La répartition des espèces hétérocystées au sein des échantillons de croûtes microbiotiques du Niger est également comparable à celle trouvée par Stal (1995) dans les tapis microbiens des zones intertidales de la lagune de Guerrero Negro, Mexique. Stal (1995) distingue deux types de tapis dans les lagunes de Guerrero Negro :

- des tapis à surface lisse, formés par *Lyngbya aestuari* (espèce non-hétérocystée), situés dans la partie de la zone intertidale fréquemment inondée;
- les tapis pustuleux formés par *Calothrix sp.*, espèce hétérocystée, situés dans la partie de la zone intertidale sèche, rarement inondée.

Cette répartition des espèces résulterait donc d'une sélectivité des cyanobactéries vis-à-vis des conditions d'oxygénation du milieu (Stal, 1995). En effet, l'observation en coupe des tapis lisses à *Lyngbya aestuari* montre une structure compacte et la présence, au-dessous de la couche des cyanobactéries, d'une couche de bactéries pourpres sulfureuses et d'une couche noire de FeS indiquant des conditions anoxiques. Ces dernières sont liées à la structure compacte du tapis et à la longueur des périodes d'inondations. Les tapis pustuleux, quant à eux, ont une structure plus poreuse que celle des tapis lisses et ne montrent aucune trace d'anoxie (Stal, 1995).

Les croûtes de la parcelle Chef 2 seraient donc à rapprocher des tapis lisses à *Lyngbya aestuarii* par leur localisation dans une cuvette où l'eau s'accumule fréquemment durant la saison des pluies, ainsi que par l'aspect lisse de leur surface et leur structure compacte (photos 7 et 8, pl. V).

Les croûtes microbiotiques étudiées représentent une couverture organique qui couvre au moins 65 % de la surface du sol. Elles réalisent, d'après les taux de réduction d'acétylène calculés, un apport en azote de 1,9 à 2,3 mg m⁻² j⁻¹ (en supposant une durée d'éclairement de 12 h par jour) à la lumière et de 0,003 à 0,017 mg m⁻² j⁻¹ à l'obscurité (12 h d'obscurité par nuit). Pour des surfaces dont la couverture serait d'environ 100 % on peut donc inférer, pour les croûtes microbiotiques de la région de Banizoumbou, un taux de fixation de 3,5 mg m⁻² j⁻¹, c'est-à-dire un apport annuel de 3,5 kg ha⁻¹ an⁻¹, sur la base de 100 jours de fixation par an. Cet apport est important, par exemple comparativement à celui mesuré dans la savane de Lamto en Côte d'Ivoire : 0,5 à 1,5 kg N ha⁻¹ an⁻¹ dans la rhizosphère du maïs, 5 kg N ha⁻¹ an⁻¹ dans la rhizosphère des graminées (*Loudetia*, *Hyparrhenia*, *Cyperus* et *Andropogon*) (Balandreau, 1975). Il est, par contre, largement inférieur à l'apport d'azote observé dans l'association entre le riz et les fixateurs d'azote qui lui sont associés dans les rizières de Lamto (Côte d'Ivoire), l'apport estimé à 15,5 kg N ha⁻¹ an⁻¹.

Chapitre III

COMPOSITION CHIMIQUE DE LA FRACTION ORGANIQUE DES CROÛTES MICROBIOTIQUES ET DES HORIZONS ASSOCIÉS.

L'objectif de ce chapitre est de présenter la composition qualitative et quantitative de certains constituants de la fraction organique des croûtes et des horizons qui leur sont associés. Nous présenterons successivement les résultats du dosage du carbone et de l'azote, de la chlorophylle et des sucres. Ces derniers ont fait l'objet d'une attention particulière en raison de leur abondance chez les cyanobactéries et du rôle des sécrétions polysaccharidiques dans la structuration du sol.

I. TENEURS EN CARBONE ET EN AZOTE

Les dosages du carbone organique et de l'azote total ont été effectués sur un appareil de type Leco CNS-2000, sur la majorité des croûtes ainsi que sur les horizons sous-jacents à celles-ci. Ces derniers ont été subdivisés en 3 ou 4 fractions selon un pas vertical d'échantillonnage de 1 à 2 cm environ.

Des mesures du $\delta^{13}\text{C}$ ont également été réalisées à l'aide d'un spectromètre de masse (Finnigan Mat Delta E) calibré à la référence PDB par le standard international NBS19. Les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ ont été calculées à partir des rapports isotopiques selon la formule :

$$\delta^{13}\text{C}(‰) = \frac{R_{\text{ech}} - R_{\text{ref}}}{R_{\text{ref}}} \times 1000$$

$$R_{\text{ech}} = \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ dans l'échantillon, } R_{\text{ref}} = \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ dans la référence}$$

A. Présentation des résultats

A-1. Données sur le carbone organique

A-1-1. Teneur en carbone organique total (COT)

Les résultats de mesures de COT sont regroupés dans les tableaux 33 à 36.

Dans les jachères (tableaux 33 à 35)

Les teneurs en carbone organique total (COT) des croûtes sont comprises entre 3,8 et 46,7 mg g⁻¹ (tableau 33). Les échantillons des croûtes CH21 et AB1 se distinguent par leurs COT particulièrement élevés (46,7 mg g⁻¹ pour CH21 et 18,3 mg g⁻¹ pour AB1) par comparaison avec les autres croûtes dans lesquelles les teneurs en COT sont comprises entre 3,8 et 9,1 mg g⁻¹. Ces valeurs de COT ne montrent pas de différence significative entre les croûtes de jachères anciennes et celles de jachères récentes.

Les horizons de surface de jachères dénudées (parcelle Z) montrent des COT faibles par rapport aux croûtes, variant de 1 à 2 mg g⁻¹ (tableau 33).

Dans les horizons sous les croûtes de jachères récentes, le COT diminue avec la profondeur (tableau 35). Il varie entre 1,7 à 5,1 mg g⁻¹ à 3 mm de profondeur, puis décroît pour atteindre 1 à 2,3 mg g⁻¹ à environ 30 mm de profondeur. Cette évolution est différente de celle observée dans les horizons situés sous les croûtes de la plupart des jachères anciennes :

le COT commence à décroître dans les deux premiers centimètres (de 2,3 à 0,2 mg g⁻¹), pour ensuite croître légèrement et atteindre des valeurs de 1,6 à 2,2 mg g⁻¹ vers 30 mm de profondeur. Les horizons sous la croûte de jachère ancienne Chef 2 (CH-22 et CH-23, tableau 35) se distinguent de ceux des autres croûtes par un COT très élevé, décroissant avec la profondeur, de 21,6 mg g⁻¹ à 12 mm de profondeur à 14,9 mg g⁻¹ à 42 mm de profondeur.

Tableau 33 : Teneurs en carbone et en azote, C/N et δ¹³C des croûtes de jachères.

	Parcelles	Références	C (mg g ⁻¹)	N (mg g ⁻¹)	C/N	δ ¹³ C, ‰
Jachères récentes	A1	A-11	6,1	0,67	9	
	A2	A-21	7,6	0,80	9	
	A3	A-31	4,2	0,42	10	
Jachères anciennes	Abdou	AB-1	18,3	1,48	12	-22,1
	Chef 1	CH -11	5,1	0,47	11	
	Chef 2	CH-21	46,7	3,58	13	-20,9
	Chef 3	CH-31	7,0	0,60	12	
	Hama	HM-1	3,8	0,41	9	-21,0
	J1	J-11	6,5	0,69	9	
	J2	J-21	9,1	0,83	11	
	J3	J-31	8,4	0,80	10	
	Malidjibo	ML-111	4,8	0,49	10	-20,3

Tableau 34 : Teneurs en carbone et en azote, C/N et δ¹³C des horizons superficiels des jachères nues.

Jachères	Parcelles	Prof. (mm)	Echantillons	C (mg g ⁻¹)	N (mg g ⁻¹)	C/N	δ ¹³ C, ‰
récentes	Z2	-	Z2-1	2,3	0,3	7,6	
		3,0	Z2-2	1,6	0,2	9,2	
		1,8	Z2-3	1,6	0,2	7,7	
		2,7	Z2-4	1,5	0,2	9,7	
	Z3	-	Z3-1	1,8	0,2	8,0	-24,0
		3,0	Z3-2	1,3	0,2	8,4	-24,0
		2,7	Z3-3	2,1	0,2	9,7	

Tableau 35 : Teneurs en carbone et en azote, C/N et $\delta^{13}\text{C}$ des horizons sous les croûtes de jachères.

	Parcelles	Prof. (mm)	Echantillons	C (mg g ⁻¹)	N (mg g ⁻¹)	C/N	$\delta^{13}\text{C}$, ‰
Jachères récentes	A1	3	A1-2	3,3	0,3	11	
		15	A1-3	2,9	0,3	10	
		27	A1-4	1,0	0,1	8	
	A2	3	A2-2	5,1	0,5	11	
		18	A2-3	3,5	0,4	10	
		28	A2-4	2,3	0,2	10	
	A3	3	A3-2	1,7	0,2	9	
		13	A3-3	1,6	0,2	10	
		23	A3-4	1,3	0,1	9	
Jachères anciennes	Abdou	3	AB-2	2,3	0,2	12	-23,0
		18	AB-3	2,0	0,2	10	-21,9
		38	AB-4	2,2	0,2	12	
	Chef 1	16	CH1-2	1,2	0,1	9	
	Chef2	12	CH2-2	21,6	1,9	11	-20,5
		42	CH2-3	14,9	1,5	10	-21,0
	Chef 3	3	CH3-2	2,9	0,2	12	
		28	CH3-3	1,6	0,1	12	
	Hama	3	HM-2	1,8	0,2	10	-21,0
		13	HM-3	0,2	0,0	17	-21,9
		33	HM-4	1,6	0,2	7	
	J1	3	J1-2	1,6	0,2	7	
		13	J1-3	1,5	0,1	11	
		24	J1-4	1,6	0,2	9	
J2	3	J2-2	2,2	0,2	10		
	13	J2-3	1,8	0,2	8		
	23	J2-4	1,7	0,2	9		
J3	7	J3-2	1,6	0,2	9		
	13	J3-3	1,5	0,1	10		
	23	J3-4	1,6	0,2	10		
Mali Djibo	3	ML2	1,7	0,2	8	-20,3	
	23	ML3	1,3	0,2	8		
	33	ML4	1,3	0,1	9		

Dans la brousse tigrée (tableau 36)

Les COT des croûtes de la brousse tigrée (BT2-1, BT3-1 et BT4-1) varient entre 8,5 et 17,9 mg g⁻¹. Ces teneurs sont nettement plus élevées que celles des horizons superficiels des zones sans croûte (5,3 mg g⁻¹ dans l'échantillon BT1-1, site 1). Les plus faibles valeurs de COT (8,5 mg g⁻¹) dans les croûtes ont été mesurées au site 2, qui, rappelons-le, est caractérisé par une couverture micro-organique discontinue. Dans les sites 3 et 4, où la couverture micro-organique est plus homogène, le COT des croûtes varie entre 14,3 et 17,9 mg g⁻¹. Il est donc supérieur à ceux mesurés dans l'horizon superficiel du site 5 (BT5-1) sous la bande de végétation elle-même (12,1 mg g⁻¹).

Dans les horizons situés sous les croûtes du site 2, le COT varie de 3,3 à 3,7 mg g⁻¹. Dans les horizons sous les croûtes du site 3 et 4, le COT décroît avec la profondeur, de 3,6 à 2,9 mg g⁻¹ dans le cas du site 3 et de 6,4 à 4,4 mg g⁻¹ au site 4. Contrairement au COT des croûtes, les COT des horizons sous les croûtes du site 4 sont plus élevés que ceux de leurs homologues du site 3.

Le COT des niveaux profonds des zones dénudées du site 1 montre peu de variation avec la profondeur, de 6,1 mg g⁻¹ à 15 mm de profondeur de 5,7 mg g⁻¹ à 60 mm de profondeur. Dans les niveaux situés au-dessous de la surface du site 5 on trouve des valeurs plus élevées (5,3 à 9,0 mg g⁻¹) par rapport à des niveaux équivalents dans les autres sites (2,9 à 6,4 mg g⁻¹).

Tableau 36 : Teneurs en carbone et en azote, C/N et $\delta^{13}\text{C}$ des sites de la brousse tigrée.

Sites	Prof. (mm)	Echantillons	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N	$\delta^{13}\text{C}, \text{‰}$
Site 1	0	BT1-1	5,3	-	-	-
	15	BT1-2	6,1	-	-	-
	40	BT1-3	5,0	-	-	-
	60	BT1-4	5,7	-	-	-
Site 2	0	BT2-1	8,5	0,90	9,4	-
	2	BT2-2	3,3	-	-	-
	35	BT2-3	3,3	-	-	-
	55	BT2-4	3,7	-	-	-
Site 3	0	BT3-1	17,9	1,50	11,9	-17,9
	2	BT3-2	3,6	0,3	12,0	-20,6
	20	BT3-3	3,0	0,2	15,0	-21,0
	30	BT3-4	2,9	0,2	14,5	-20,9
Site 4	0	BT4-1	14,3	1,10	13,0	-18,8
	2	BT4-2	6,4	0,5	12,8	-19,7
	12	BT4-3	4,9	0,4	12,3	-19,8
	22	BT4-4	4,4	0,3	14,7	-21,2
Site 5	0	BT5-1	12,1	0,90	13,4	-25,0
	17	BT5-2	6,5	0,5	13,0	-23,5
	37	BT5-3	5,3	0,4	13,3	-24,1
	57	BT5-4	9,0	0,6	15,0	-24,5

A-1-2. Mesure du $\delta^{13}\text{C}$

Les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ mesurées sont rassemblées dans les tableaux 33 à 36.

Les croûtes de jachères montrent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ comprises entre -20 et -22‰ (tableau 33). Les horizons situés sous ces croûtes présentent des valeurs voisines, comprises entre -20 et -23‰ (tableau 33).

L'horizon superficiel de la jachère nue (Z3) a un $\delta^{13}\text{C}$ identique à celui des horizons sous-jacents aux croûtes : -24‰ (tableau 35).

Dans la brousse tigrée des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de -18 à -19‰ ont été mesurées dans les croûtes (tableau 36), tandis que les horizons de sols sans croûtes de la zone végétalisée (site 5) se caractérisent par des valeurs plus négatives (-25‰). Les horizons sous les croûtes ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus négatives (-20 à -21‰) que celles des croûtes. Dans les horizons sous la zone végétalisée site 5, le $\delta^{13}\text{C}$ est légèrement moins négatif qu'en surface, compris entre $-23,5$ et $-24,5 \text{‰}$.

A-2. Dosage de l'azote

Les résultats de mesures sont présentés dans les tableaux 33 à 36.

Dans les jachères (tableaux 33 à 35)

Les teneurs en azote des croûtes de jachères varient entre 0,4 et 3,6 mg g⁻¹ (tableau 33). Les plus fortes teneurs ont été mesurées dans les croûtes Chef 2 (3,6 mg g⁻¹) et Abdou

(1,5 mg g⁻¹). Les autres croûtes ont des teneurs en azote quasiment identiques, variant entre 0,4 et 0,8 mg g⁻¹. Il n'y a pas de différence significative entre les croûtes de jachères anciennes et les croûtes de jachères récentes.

Dans les horizons sous-jacents aux croûtes, à l'exception des croûtes Chef 2, la teneur en azote varie très peu, de 0,0 à 0,5 mg g⁻¹ (tableau 35). Sous la croûte Chef 2 on trouve des teneurs en azote décroissantes avec la profondeur, de 1,9 mg g⁻¹ à 12 mm de profondeur à 1,5 mg g⁻¹ à 42 mm.

La teneur en azote des jachères nues varie entre 0,02 et 0,03 mg g⁻¹ et demeure constante avec la profondeur (tableau 34).

Dans la brousse tigrée (tableau 36)

Les teneurs en azote des croûtes de la brousse tigrée varient entre 0,9 et 1,5 mg g⁻¹ (tableau 36). La croûte du site 2 présente la valeur la plus faible (0,9 mg g⁻¹). Les croûtes du site 3 et 4 montrent des valeurs respectives de 1,5 et 1,1 mg g⁻¹. Au site 5, les horizons superficiels contiennent 0,9 mg g⁻¹ d'azote.

Les horizons sous les croûtes des sites 3 et 4 montrent des teneurs décroissantes avec la profondeur, respectivement de 0,2 à 0,3 mg g⁻¹ et de 0,3 à 0,5 mg g⁻¹.

A-3. Le rapport C/N

Le rapport C/N varie peu entre les différents échantillons de jachères et de la brousse tigrée (tableaux 33-36).

Dans les croûtes de jachères, le rapport C/N varie entre 9 et 13 (tableau 33). Il est compris entre 7 et 12 dans les horizons sous les croûtes de jachères (tableau 35). Les jachères nues montrent les valeurs de C/N les plus faibles, 8 à 10 (tableau 34).

Les croûtes de la brousse tigrée (tableau 36) ont un rapport C/N de 9 au site 2 et de 12 et 13 aux sites 3 et 4. Il augmente légèrement avec la profondeur pour atteindre, à 30 mm environ, des valeurs de 14,5 au site 3 et 14,7 au site 4. L'horizon superficiel du site 5 a un C/N de 13,4, il augmente légèrement avec la profondeur pour atteindre 15 vers 60 mm de profondeur (tableau 36).

B. Discussion

La présence des croûtes microbiotiques à la surface des sols de jachères et de la brousse tigrée s'accompagne d'un COT élevé, d'environ 2 à 8 fois supérieur à celui mesuré dans les horizons situés sous les croûtes et dans les horizons superficiels dépourvus de croûtes. De même, les teneurs en azote sont-elles plus élevées, d'environ 2 à 7 fois, dans les croûtes que dans les autres horizons. Ces deux éléments sont dans un rapport qui varie très peu dans les différents horizons.

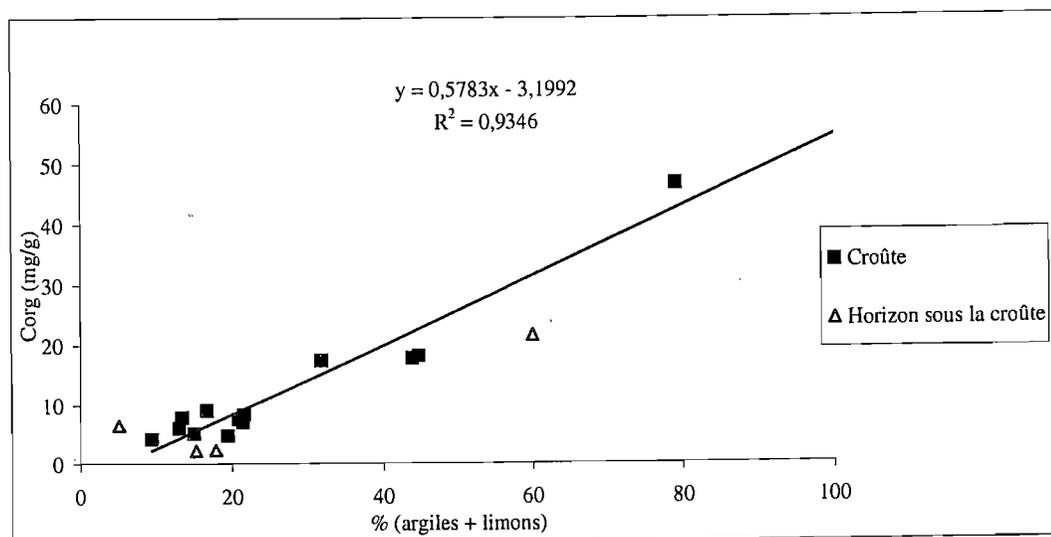
Le carbone et l'azote des croûtes sont liés à la présence des cyanobactéries et à la capacité de ces micro-organismes à fixer ces éléments. Cette origine se traduit par une signature isotopique intermédiaire entre celles des plantes en C₃ (-22 à -30 ‰) et des plantes en C₄ (essentiellement les graminées tropicales, -8 à -16 ‰). En effet, le δ¹³C des croûtes de jachère varie entre -22 et -23 ‰, et celui des croûtes de la brousse tigrée entre -18 et -19 ‰. Ces valeurs correspondent vraisemblablement à une signature de matière organique d'origine cyanobactérienne dont le δ¹³C, très variable, peut être compris entre -8 et -27 ‰.

(Schidlowski et *al.*, 1984). Les cyanobactéries réalisent une photosynthèse en C_3 qui permet une assimilation préférentielle d'isotope léger (^{12}C) et donne normalement un $\delta^{13}C$ fortement négatif. Cependant certaines conditions, propres à ces organismes et à leurs milieux de vie, influent sur la concentration en CO_2 du milieu, et conduisent à l'assimilation de carbone lourd (^{13}C) et, donc à des valeurs du $\delta^{13}C$ relativement élevées (Schidlowski et *al.*, 1984). Ces conditions propres aux cyanobactéries concernent, d'une part, l'existence d'un mécanisme de pompage membranaire capable de transporter des ions HCO_3^- et de permettre une concentration de ces ions enrichis en isotope lourd (^{13}C) au sein des cellules. C'est là un mécanisme d'assimilation comparable à celui des plantes en C_4 (Selosse, 1996 ; McConnaughey, 1998). D'autre part, l'existence d'un voile mucilagineux au-dessus du tapis microbien retarde la diffusion du CO_2 et conduit à une plus faible discrimination entre ^{12}C et ^{13}C qu'en son absence (Schidlowski et *al.*, 1984) et donc, à une augmentation relative du $\delta^{13}C$. En dehors de ces conditions liées aux organismes, certaines conditions du milieu, comme la salinité et la température, influent sur le $\delta^{13}C$ de la matière organique des cyanobactéries. Schidlowski et *al.*, (1984) ont montré que la faible valeur du $\delta^{13}C$ (- 10 ‰) dans les tapis microbiens de la Sabkha Gavish, s'explique par un appauvrissement de CO_2 en solution, due à une salinité et une température élevées, conditions dans lesquelles les cyanobactéries assimilent sans discrimination le ^{12}C et le ^{13}C . La complexité et la variété des mécanismes d'assimilation des espèces carboniques par les cyanobactéries sont à l'origine de la large palette des valeurs du $\delta^{13}C$ du carbone de ces organismes.

Les échantillons riches en particules fines (Chef 2, Abdou, Site 3 et Site 4) montrent les teneurs en carbone les plus élevées (tableaux 32 et 35). Ceci suggère une préservation relative de la matière organique dans ces échantillons, qui s'exprime aussi bien dans les croûtes que dans certains horizons sous les croûtes. La forte teneur en carbone et en azote dans les horizons situés sous la croûte Chef 2 résulte de la présence en profondeur, de croûtes superposées (cf. 3^{ème} partie, chap. III) au sein desquelles la matière organique est préservée car engagée dans des associations organo-minérales avec des particules fines du sol. L'association entre matière organique et particules fines du sol se traduit par une corrélation positive entre les teneurs en C et en particules fines (fig. 36), ainsi que par la corrélation positive déjà soulignée entre le COT et la stabilité structurale exprimée par le MWD (diamètre moyen pondéral des particules résiduelles après le test de désagrégation ; fig. 21). La différence de teneur en COT entre les croûtes et les horizons sous les croûtes (2 à 8 fois supérieure dans les croûtes) résulterait donc autant de l'affinité existant entre les cyanobactéries (abondantes au sein des croûtes) et les particules fines (limons et argiles) que de la richesse de ces horizons en particules fines.

On assiste ainsi, dans les quelques millimètres à quelques centimètres superficiels de ces sols encroûtés, à l'évolution d'un petit stock de matière organique de bonne qualité (C/N relativement bas), et dont la présence et la stabilisation sont fortement dépendantes de la recharge du sommet des profils par des apports de particules fines. L'augmentation de la stabilité structurale des agrégats résultant de cette dynamique discrète est l'une de ses conséquences les plus remarquables. Elle suggère de rechercher à l'améliorer en favorisant l'apport de particules minérales fines dans le sommet des profils ainsi que le développement, au sein des horizons ainsi constitués, de substances polysaccharidiques à même d'agréger ces particules fines.

Fig. 35 : Relation entre la teneur en particules fines (argiles + limons) et en carbone organique total.



II. TENEURS EN CHLOROPHYLLE

La chlorophylle a (Chl. a) fait partie de l'équipement pigmentaire qui permet aux cyanobactéries de réaliser une photosynthèse similaire à celle des végétaux supérieurs. Sa présence et sa quantité peuvent être un indicateur de la biomasse active et de sa productivité.

Le dosage de la chlorophylle a été effectué à l'aide d'un spectrophotomètre de type Pharmacia Biotech (Biochrom). Les mesures ont été effectuées à 665 nm, longueur d'onde correspondant à l'absorbance maximum de la chlorophylle a.

L'extraction a été effectuée à l'obscurité pendant une nuit, par l'éthanol (95 %). Les teneurs de chlorophylle ont été calculées en utilisant un facteur de conversion de 72,3 mg chl/ml éthanol, selon l'équation suivante :

$$Chl = \frac{Abs_{665}}{72,3} \quad (Chl = \text{teneur en chlorophylle (mg g}^{-1}\text{)}, Abs_{665} = \text{absorption à 665 nm})$$

Deux types d'échantillons de croûtes ont été analysés, des échantillons de croûtes à l'état sec et des échantillons de croûtes mouillées pendant 2 semaines. Les échantillons hydratés ont comporté des échantillons éclairés, des échantillons maintenus à l'obscurité et des échantillons auxquels on a ajouté du DCMU (poison bloquant le photosystème des micro-organismes et qui empêche donc la photosynthèse). Cette manipulation a été réalisée pour permettre de rapporter les taux de fixation de l'azote à la quantité de chlorophylle.

Les teneurs en chlorophylle des différents échantillons sont rassemblés dans les tableaux 37 et 38. Les teneurs mesurées sur des échantillons de croûtes à l'état sec varient entre 32 à 75 mg m⁻² (tableau 37). Les plus fortes teneurs ont été mesurées dans les croûtes ML (jachère ancienne Mali Djibo) et les plus faibles dans les croûtes de la jachère récente A2. Les croûtes du site 4 de la brousse tigrée à l'état sec contiennent environ 60 mg m⁻² (tableau 37).

Dans toutes les croûtes hydratées on constate un accroissement de la teneur en chlorophylle par rapport à l'état sec. Les teneurs mesurées dans les échantillons gardés à la lumière varient entre 75 et 180 mg m⁻². Les plus fortes valeurs ont été mesurées dans l'échantillon de jachère récente A2 et la plus faible dans l'échantillon ML (jachère ancienne

Mali Djibo). Les teneurs dans les échantillons gardés à l'obscurité varient entre 40 et 87 mg m⁻². Quant aux échantillons traités au DCMU ils présentent des valeurs intermédiaires, comprises entre 70 et 87 mg m⁻².

Compte tenu de l'épaisseur variable des croûtes, la signification de ces teneurs en terme de biomasse est à prendre avec prudence. A l'état sec les teneurs en chlorophylle mesurées dans les différentes croûtes représentent une infime partie du carbone total (<1⁰/₁₀₀). L'accroissement de la teneur en chlorophylle observé entre l'état sec et l'état mouillé correspond à l'évidence à un développement des micro-organismes, matérialisé par celui d'un recouvrement bleu-vert à la surface des échantillons éclairés. Le maximum d'accroissement est observé au niveau des croûtes de la parcelle A2 dont la teneur en chlorophylle passe de 30 mg g⁻¹ à l'état sec à 180 mg g⁻¹ après deux semaines à l'état mouillé et sous éclairage (tableau 38).

Tableau 37 : Teneurs en chlorophylle de croûtes microbiotiques à l'état sec et après essai de fixation d'azote (valeurs exprimées en mg m⁻²).

Sites	Références	Échantillons secs			
		Etat initial	obscurité	DCMU	lumière
Jachères	A2	31,77	-	-	179,70
	CH2	41,17	60,67	66,48	102,90
	HM	42,27	72,34	87,04	115,18
	J2	46,94	-	-	75,14
	ML	75,10	55,08	70,00	140,00
	MLR	57,48	40,34	88,42	98,20
Brousse tigrée	BT4	60,54	87,17	-	156,39

Tableau 38 : Teneurs en chlorophylle de croûtes microbiotiques à l'état sec et après essai de fixation d'azote (valeurs exprimées en mg g⁻¹ de sol).

Sites	Références	Échantillons secs			
		Etat initial	obscurité	DCMU	lumière
Jachères	A2	0,003	-	-	0,061
	Ch2	0,004	0,022	0,043	0,031
	HM	0,004	0,025	0,045	0,049
	J2	0,005	-	-	0,029
	ML	0,008	0,026	0,044	0,097
	MLr	0,006	0,016	0,037	0,041
Brousse tigrée	BT4	0,030	0,011	-	0,027

III. DOSAGE DES SUCRES

Les sucres, ou glucides, constituent, avec les protides et les lipides, les constituants fondamentaux de la matière organique. Ils sont subdivisés en deux groupes : les monosaccharides et les polysaccharides. Les monosaccharides sont des monomères formés par une chaîne carbonée simple portant des groupements hydroxyles (-OH) et possédant un groupement carbonyle (>C=O), aldéhydique ou cétonique. Les polysaccharides sont des polymères composés par une récurrence d'unités monosaccharidiques qui peuvent être individualisées par hydrolyse.

L'origine des sucres est liée, chez tous les organismes photosynthétiques à la photosynthèse. Ils jouent un rôle essentiel dans la structure des végétaux et constituent une réserve nutritive fondamentale fournissant, sous forme hydrolysée, des métabolites de base pour les organismes vivants. Ils entrent aussi dans la constitution des parois et membranes cellulaires et constituent la fraction la plus abondante (50 à 80 % en poids) des produits de sécrétion extracellulaires des micro-organismes (De Philippis *et al.*, 1993).

Chez les cyanobactéries, qui sont les micro-organismes dominants dans les croûtes microbiotiques, les sucres sont majoritairement produits sous forme de sécrétions extracellulaires. Selon Stal (1995), celles-ci peuvent être subdivisées en deux types :

- les polymères capsulaires ("capsular polymeric substances" ou cps), qui participent à la constitution des gaines ;
- les polymères extracellulaires ("extracellular polymeric substances" ou eps), excrétés dans le milieu et qui sont désignés sous le nom de mucilage.

Cette dernière fraction est facilement observable à la surface des croûtes microbiotiques réhumectées (cf. 3^{ème} partie, chap. I, II-B-2) où elle constitue un produit visqueux formant une pellicule superficielle. Ces polysaccharides jouent un rôle important dans le déplacement des organismes ainsi que dans l'adhésion aux substrats, voire dans les interactions entre les organismes d'une même colonie. La gaine assure, quant à elle, un rôle de protection rapprochée de l'organisme vivant, vis-à-vis des conditions physico-chimiques du milieu.

Au total dans les sols, les sucres sont majoritairement présents sous forme de polysaccharides qui provenant de restes de végétaux supérieurs et de micro-organismes, auxquels s'ajoutent les produits de sécrétion microbiens. L'ensemble de ces constituants glucidiques représente 5 à 25 % de la matière organique des sols (Pansu, 1992). Les monomères constitutifs de ces polymères sont des sucres neutres (arabinose, fucose, galactose, glucose, mannose, rhamnose, ribose, xylose), des sucres acides (acide glucuronique, acide galacturonique) et des sucres basiques (glucosamine, galactosamine).

Ce chapitre présente les résultats du dosage des sucres neutres dans les croûtes microbiotiques ainsi que dans les horizons dépourvus de croûtes. Notre objectif est de déterminer, qualitativement et quantitativement, la composition de la fraction glucidique de la matière organique dans ces horizons et de discuter son rôle dans le fonctionnement du sol.

A. Matériels et méthodes d'étude

A-1. Matériels étudiés

Les matériels étudiés proviennent de deux sites : les jachères et la brousse tigrée. Au total 27 échantillons ont été étudiés (tableau 39).

Les matériels provenant des jachères comportent 12 échantillons de croûtes (9 croûtes anciennes et 3 croûtes récentes), 8 horizons situés sous des croûtes (1 sous une croûte récente et 7 sous des croûtes anciennes) et 2 horizons superficiels provenant de parcelles dépourvues de croûtes. Les échantillons de la brousse tigrée proviennent des 5 sites identifiés dans la figure 7, 3 portant des croûtes et 2 n'en portant pas (l'un de la zone nue, BT1, et l'autre de la zone sous la végétation, BT5).

A-2. Méthode d'analyse des sucres neutres

Cette analyse procède en deux étapes principales : l'hydrolyse des polysaccharides, puis le dosage des monosaccharides (sucres neutres). L'hydrolyse a été réalisée par l'acide sulfurique 0,6 M, sans prétraitement à l'acide concentré (comme cela se pratique couramment pour attaquer la cellulose ; Kerhervé, 1996). Cependant, des tests de vérification effectués à différentes concentrations d'acide sulfurique (0,6, 1,2, 1,8, 2,4, 3 et 4,2 M) montrent que les

rendements maximum de sucres sont atteints avec des concentrations voisines de 2 M (a, fig. XVII, en annexe V), ce qui correspond au double des valeurs obtenues avec l'acide 0,6 M. En revanche, la concentration d'acide la plus faible (0,6 M) permet d'obtenir de bons rendements pour les composés les plus fragiles et les plus caractéristiques d'une activité microbienne que sont les déoxyhexoses, rhamnose et fucose (Sigleo, 1996). Le galactose ainsi que le ribose et le xylose, dont nous verrons l'importance qu'ils revêtent dans les croûtes microbiotiques, étant également bien extraits par H₂SO₄ 0,6 M, nous avons choisi cette concentration d'acide pour l'ensemble de l'étude, tout en retenant qu'elle entraîne une sous-évaluation importante des teneurs de sucres totales.

Le dosage a été effectué par chromatographie en phase gazeuse, après mise en équilibre des formes anomères des différents sucres dans la pyridine, puis dérivatisation de ces composés par silylation. Les dosages ont été réalisés à l'aide d'un appareil de type CPG Perkin-Elmer AutoSystem XL équipé d'un détecteur à ionisation de flamme (FID) et d'une colonne de type DB5 (L = 30 m ; 0,32 mm de diamètre ; épais. de phase : 0.25µm).

Les modalités de l'analyse, et notamment les raisons du choix des différents paramètres, ainsi que le protocole suivi sont donnés en annexe V.

Tableau 39 : Echantillons analysés pour la composition des sucres neutres

Sites	Types		Désignation	Références
Jachères	Anciennes	Croûtes	Abdou, Chef 1, Chef 2, Chef 3, J1, J2, J3 et Mali	Ab1, CH11, CH21, CH31, J11, J21, J31, ML, ML21
		Horizons sous croûtes	Abdou, Chef 1, Chef 2, Chef 3, J2 et Mali	Ab2, CH12, CH22, CH32, J22, ML12, ML22
	Récentes	Croûtes	A1, A2 et A3	A11, A21, A31
		Horizons sous croûtes	A1, A2 et A3	A12, A22, A32
		Horizons sans croûtes	Z1, Z2	Z11, Z21
	Brousse tigrée	Croûtes		Site 2, Site 3, Site 4
Zone nue		Site 1	BT1	
Zone sous végétation		Site 5	BT51	

B. Présentations des résultats

B-1. Sucres totaux

La méthode utilisée entraînant une sous-évaluation importante des teneurs de sucres totales, les quantités totales de sucres indiquées ci-dessous représentent environ la moitié de leur valeur réelle.

Les résultats sont regroupés dans les figures 37 à 40 et dans le tableau 40. Les teneurs des sucres sont exprimées en mg g^{-1} de sol, ainsi que par rapport au carbone organique (% du carbone organique total qu'ils représentent).

B-1.1. Jachères

La quantité de sucres mesurée dans les échantillons de jachères varie entre 0,2 et 22,4 mg g^{-1} (tableau 40 ; figs. 37 et 38), les teneurs les plus élevées étant observées dans les horizons encroûtés.

Les croûtes

Pour l'ensemble des croûtes de jachères les teneurs en sucres varient entre 1,4 et 22,4 mg g^{-1} , pour une moyenne de 5,2 mg g^{-1} .

Dans les croûtes de jachères récentes ces teneurs varient de 1,4 à 3,0 mg g^{-1} pour une moyenne de 2,0 mg g^{-1} , alors qu'elles varient de 1,9 à 22,4 mg g^{-1} , pour une moyenne de 6,3 mg g^{-1} , dans les croûtes de jachères anciennes. Parmi ces dernières, l'échantillon CH21 se distingue par la valeur de 22,4 mg g^{-1} , nettement supérieure à la moyenne des autres valeurs (fig. 37).

L'écart de teneur entre les croûtes de jachère anciennes et de jachères récentes se réduit lorsqu'on considère les teneurs totales rapportées au carbone (fig. 37). En effet, dans les jachères anciennes les sucres constituent de 9 à 32 % (22 % en moyenne) du carbone contre 9 à 20 % (14 % en moyenne) dans les croûtes récentes. Ainsi exprimée (par rapport au carbone), la proportion des sucres de l'échantillon CH-21 est, cette fois, du même ordre de grandeur (19 %) que celle des sucres dans les autres croûtes anciennes (9 à 32 %).

Les horizons sous les croûtes

Les horizons de sol situés sous les croûtes contiennent beaucoup moins, environ cinq fois moins, de sucres que les croûtes (fig. 37 et 38) : de 0,3 à 6,7 mg g^{-1} (tableau 40 ; fig. 38) soit 1,1 mg g^{-1} , en moyenne.

Les horizons sous les croûtes anciennes contiennent de 0,3 à 6,7 mg g^{-1} de sucres (tableau 40), soit 1,2 mg g^{-1} , en moyenne, contre 0,3 mg g^{-1} pour l'unique horizon sous-jacent à une croûte récente (A3) qui ait été analysé.

Les sucres représentent de 4 à 12 % (tableau 40) du carbone total dans les horizons sous-jacents aux croûtes anciennes, soit 7 % en moyenne, valeur identique à celle déterminée pour l'unique échantillon d'horizon sous-jacent à une croûte récente (A3) ayant été analysé (fig. 38). L'horizon CH22, prélevé sous la croûte CH21, particulièrement riche en sucres et en carbone organique, se distingue par une proportion de carbone de sucres un peu plus élevée (12 %) que dans les autres horizons sous les autres croûtes (4 à 10 % ; figs. 37 et 38).

Les horizons sans croûtes

Dans les horizons sans croûtes, la quantité de sucres est faible, de 0,6 à 1,0 mg g^{-1} , avec une contribution des sucres au carbone organique total comprise entre 9 à 10 % (fig. 38).

Fig. 37 : Sucres neutres totaux dans différents échantillons de sols de jachères (mg g⁻¹ sol).

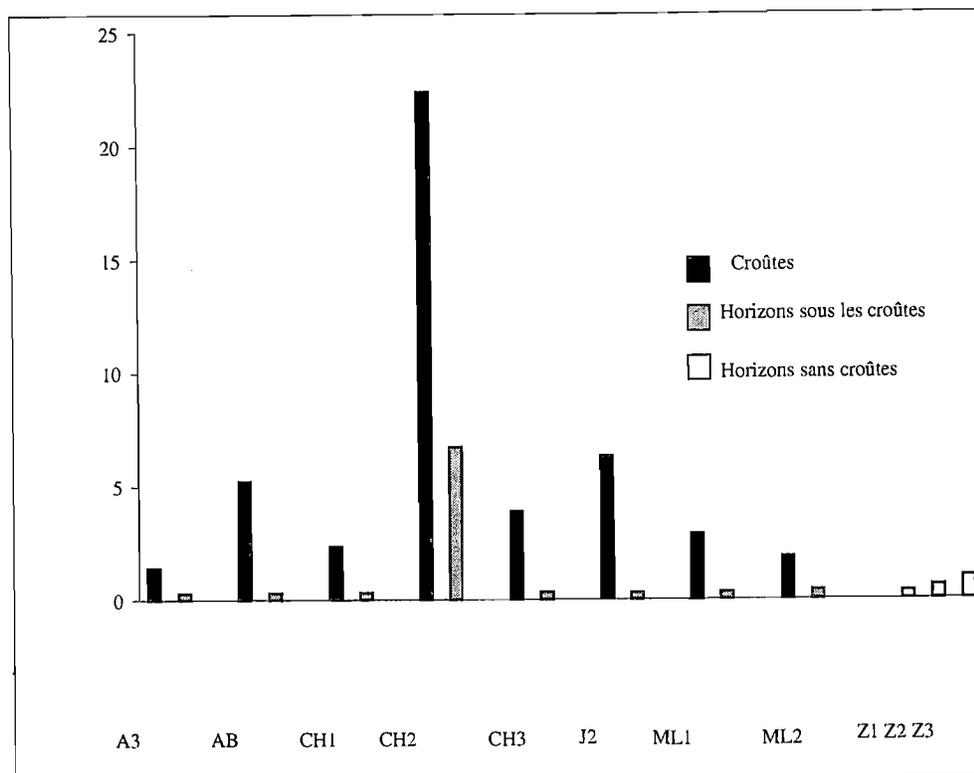


Fig. 38 : Sucres neutres totaux dans différents échantillons de sols de jachères (% de COT).

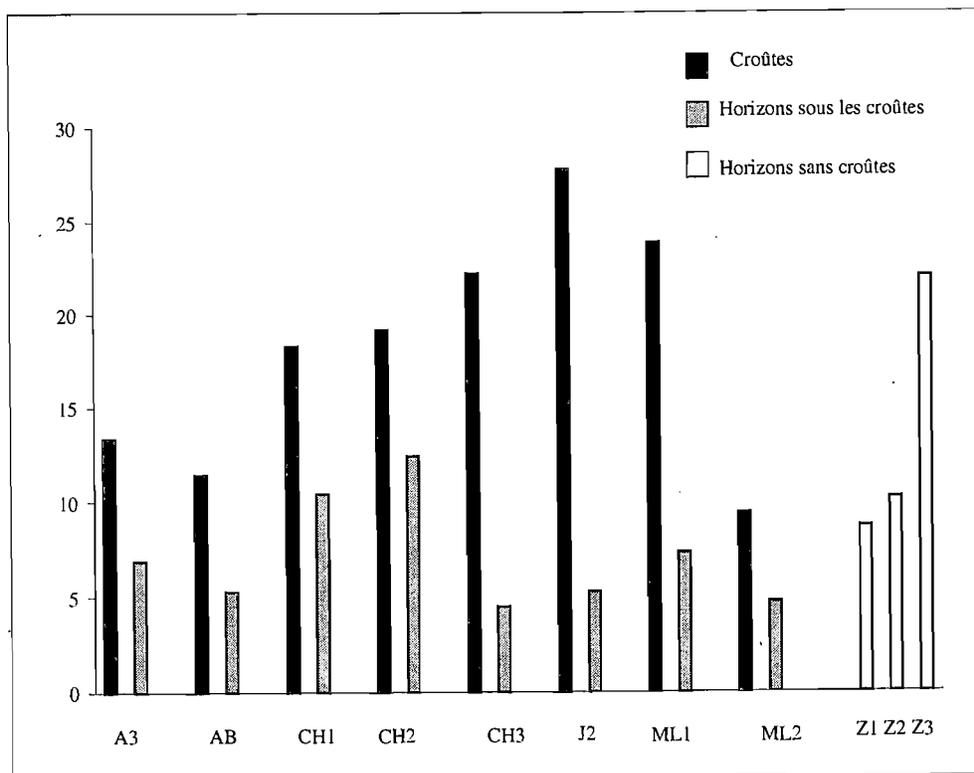


Fig. 39 : Sucres neutres totaux dans différents échantillons de sols de la brousse tigrée (mg/g)

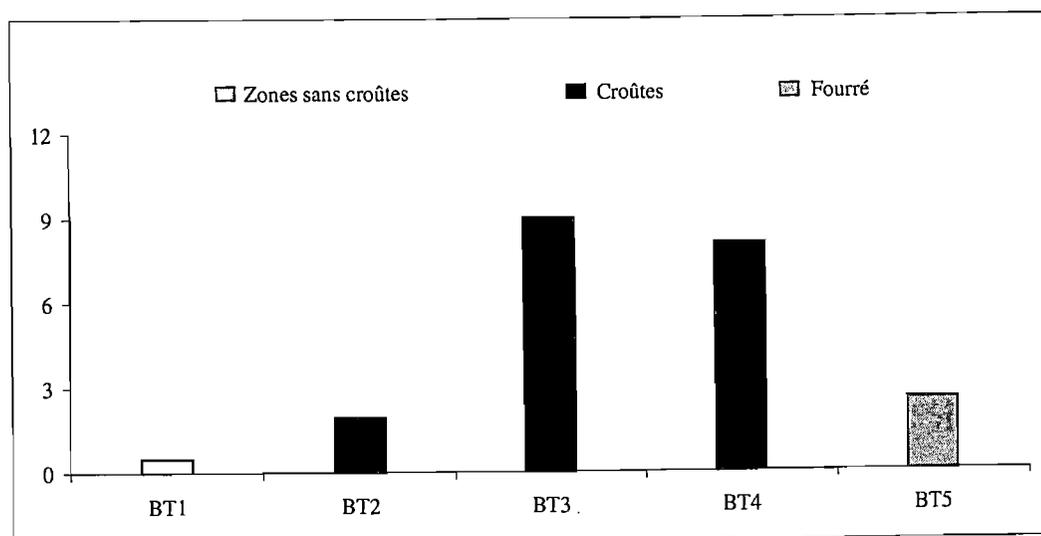


Fig. 40 : Sucres totaux dans différents échantillons de sols de la brousse tigrée (% de COD)

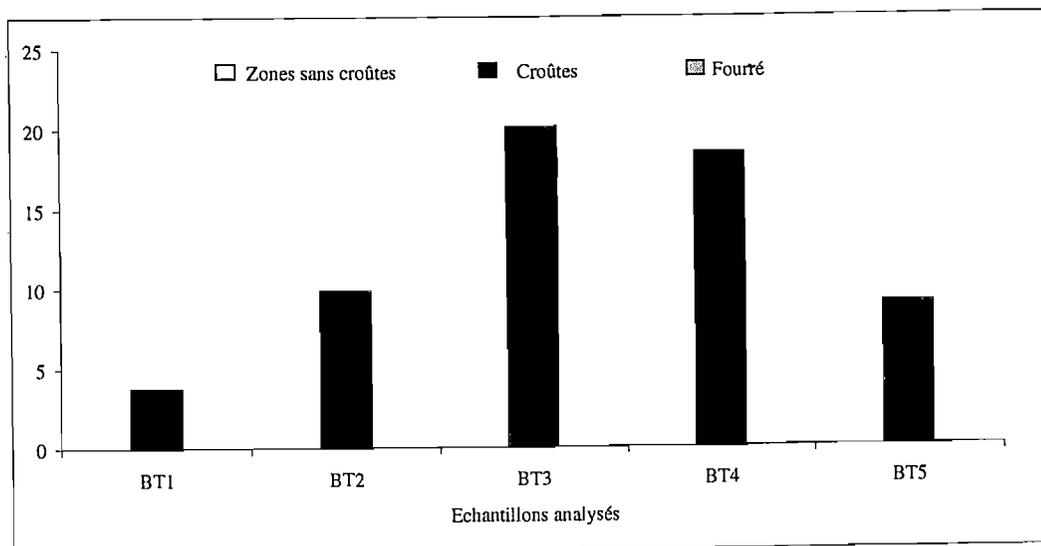


Tableau 40 : COT= carbone organique total (mg/g de sol) et quantités de sucres totaux (en mg/g de sol et % de COT). Références des échantillons : voir tableaux 1 et 38.

Sites	Types	Echant.	COT (mg g ⁻¹)	Sucres (mg g ⁻¹)	Sucre, en % COT	
Jachères	Récentes	A11	6,1	3,0	20	
		A21	7,6	1,7	9	
		A31	4,2	1,4	13	
	Croûtes		AB1	18,3	5,2	11
			CH11	5,1	2,3	18
			CH21	46,7	22,4	19
		Anciennes	CH31	7,0	3,9	22
			J11	6,5	5,2	32
			J21	9,1	6,3	28
			J31	8,4	6,7	32
			ML11	4,8	2,9	24
			ML21	7,9	1,9	9
	Horizons sous croûtes	Récentes	A32	1,7	0,3	7
			AB2	2,3	0,3	5
			CH12	1,2	0,3	10
			CH22	21,6	6,7	12
		Anciennes	CH32	2,9	0,3	4
			ML12	1,7	0,3	7
			ML22	3,3	0,4	5
		J22	2,2	0,3	5	
	Horizon sans croûte	Z31	1,8	1,0	22	
Z11		1,6	0,3	9		
Z21		2,3	0,6	10		
Brousse tigrée	Croûtes	BT1	5,3	0,5	4	
		BT2	7,9	1,9	10	
		BT3	17,9	9,0	20	
		BT4	17,5	8,1	18	
		BT5	11,2	2,5	9	

B-1.2. La brousse tigrée

Dans les échantillons de sols de la brousse tigrée les quantités de sucres varient de 0,5 mg g⁻¹, valeur faible atteinte dans la zone nue sans croûtes, à 9,0 mg g⁻¹, valeur maximum atteinte dans les zones portant des croûtes mais sans végétation (tableau 40 ; figs. 39 et 40). Dans ces derniers types d'échantillons, la teneur en sucres est, en moyenne, de 4,4 mg g⁻¹.

Dans les zones à croûtes les teneurs en sucres varient de 1,9 à 9,0 mg g⁻¹ (tableau 40 ; fig. 39) et contribuent pour 10 à 20 % au poids de carbone organique (fig. 40).

Dans la zone nue (site 1, fig. 7), les sucres ne sont présents qu'en faible teneur (0,5 mg g⁻¹) et ne représentent aussi que 4 % du poids du carbone (figs. 39 et 40). En revanche, la zone située sous la végétation (site 5) contient 2,5 mg g⁻¹ de sucres, qui contribuent pour 9 % au poids du carbone organique total (figs. 39 et 40).

B-2. Distribution des sucres neutres

Les abondances relatives moyennes (%) des sucres analysés dans les diverses zones étudiées sont présentées dans les tableaux 41 et 42 ainsi que dans la figure 41.

Dans l'ensemble des échantillons analysés, le ribose, et parfois aussi le fucose, n'ont été trouvés qu'en faibles quantités, respectivement de 0 à 5,5 % pour le ribose et 2,6 à 10,5 % pour le fucose. Ces composés mineurs seront peu évoqués dans la discussion suivante. Les composés les plus abondants sont le glucose, qui représente de 21,7 à 35,8 % des sucres, le galactose (7,3 à 23,6 %) et le mannose (12,6 à 18,2 %). Viennent ensuite le xylose (7,7 à 16,9 %), le rhamnose (9,5 à 11 %) et l'arabinose (6,9 à 11,5%). L'arabinose est particulièrement abondant dans l'échantillon de la zone 5 de la brousse tigrée, sous végétation arbustive, où il atteint 21,2 % de la somme des sucres neutres.

B-2.1. Distribution des différents sucres neutres dans les sols des jachères

Les croûtes (1, fig. 41 ; tableau 41)

Tableau 41 : Quantités moyennes de monosaccharides neutres dans les échantillons de jachères (% des sucres neutres totaux).

	Croûtes			Horizons sous croûtes			Horizons sans croûtes
	récentes	anciennes	CH21	récentes	anciennes	CH22	
Arabinose	6,9	8,6	10,0	11,5	9,0	8,0	9,3
Rhamnose	11,0	9,5	10,6	10,4	9,6	11,7	10,4
Ribose	0,9	5,5	1,2	1,1	0,2	1,5	1,0
Fucose	6,8	6,1	6,9	10,5	5,0	6,8	10,0
Xylose	15,0	8,6	14,1	14,9	16,9	13,7	15,6
Mannose	12,7	12,6	14,8	15,1	13,3	17,0	12,1
Galactose	11,0	23,6	11,7	7,3	10,2	7,4	6,6
Glucose	35,6	25,5	30,6	29,2	35,8	33,8	35,0

Dans l'ensemble des croûtes, une attention particulière doit être portée à la jachère Chef 2, qui se distingue des autres jachères par des teneurs en sucres nettement plus élevées. Dans la croûte de cette jachère, les sucres dominants sont le glucose (30,6 %), le mannose (14,8 %) et le xylose (14,1 %).

Dans les autres croûtes, les distributions des différents sucres neutres diffèrent légèrement entre croûtes anciennes et croûtes récentes. Dans les croûtes anciennes les sucres dominants sont le glucose (27,8 %), le galactose (15,8 %) et le mannose (14,9 %). Dans les croûtes récentes les sucres dominants sont le glucose (35,6 %) et le xylose (15 %).

En passant des croûtes anciennes aux croûtes récentes on note donc une augmentation sensible des teneurs relatives en glucose et en xylose, tandis que celles du galactose, du mannose, de l'arabinose et du ribose diminuent. Les teneurs du fucose et du rhamnose demeurent quasiment constantes.

Les horizons sous les croûtes (2, fig. 41 ; tableau 41)

Ici aussi, Chef 2 se distingue des autres sites par des teneurs en sucres neutres particulièrement élevées. Dans l'horizon sous-jacent à la croûte Chef 2, les sucres dominants sont le glucose (33,2 %), le mannose (17 %), le xylose (13,7 %) et le rhamnose (11,7 %).

La répartition des différents monosaccharides neutres varie peu entre les horizons sous les différentes croûtes, anciennes et récentes.

Les sucres dominants sous les croûtes anciennes sont le glucose (29,2 %), le xylose (16,9 %) et le mannose (13,3 %) et, sous les croûtes récentes, le glucose (29,2 %), le mannose (15,1 %) et le xylose (14,9 %).

Les horizons sous les croûtes récentes se distinguent donc essentiellement des horizons sous les croûtes anciennes par de plus faibles teneurs en galactose (10,2 contre 7,3 %).

Les horizons sans croûtes (tableau 41)

Dans les horizons nus de jachères les sucres les plus abondants sont le glucose (35,0 %), le xylose (15,6 %) et le mannose (12,1 %). Le galactose est peu abondant dans les horizons sans croûte (moins de 7 %).

B-2.2. Distribution des différents sucres neutres dans les sols de la brousse tigrée (tableau 42 ; 3, fig. 41)

Tableau 42 : Quantités moyennes de monosaccharides neutres dans les échantillons de brousse tigrée (% des sucres neutres totaux).

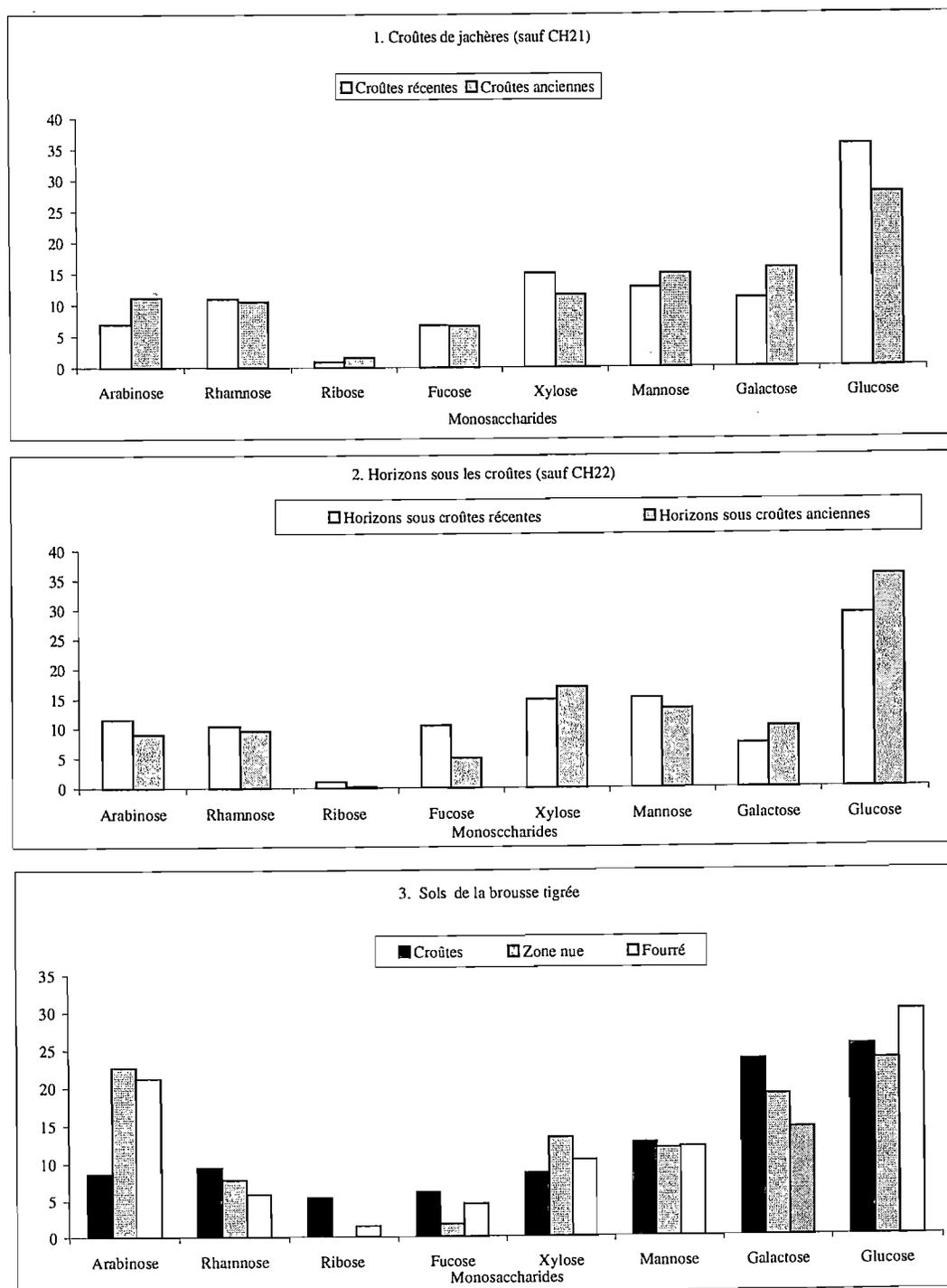
	Zone nue site 1	Zones à croûtes Site 2 à 4	Zone sous Fourré Site 5
Arabinose	22,7	8,6	21,2
Rhamnose	7,8	9,5	5,9
Ribose	0,0	5,5	1,4
Fucose	1,7	6,1	4,5
Xylose	13,3	8,6	10,3
Mannose	11,9	12,6	12,1
Galactose	18,9	23,6	14,5
Glucose	23,6	25,5	30,1

Dans la zone nue (site BT1), les sucres neutres dominants sont le glucose (23,6 %), l'arabinose (22,7 %) et le galactose (18,9 %).

Dans les zones à croûtes microbiotiques de la brousse tigrée (sites 2, 3 et 4), les sucres dominants sont le glucose (25,5 %), le galactose (23,6 %) et le mannose (12,6 %).

Dans la zone sous la végétation (site 5), les sucres dominants sont le glucose (30,1 %), l'arabinose (21,2 %), et le galactose (14,5 %). Dans ce site, la proportion de l'arabinose augmente donc de près de 150 % par rapport aux sites dépourvus de végétation (21,2 contre 8,6 %).

Fig. 41 : Distribution moyenne des sucres neutres. (% des sucres neutres totaux)



C. DISCUSSION

Dans les jachères et la brousse tigrée, la présence de croûtes microbiotiques s'accompagne de teneurs en sucres plus élevées, d'un facteur variant de 3 à 22, que dans des horizons sans croûte (tableau 40 ; figs. 37-40). Les croûtes de jachères anciennes (3-7 ans) montrent des teneurs plus élevées que celles de jachères récentes (1 an), d'un facteur variant de 1 à 7 (tableau 40 ; figs. 37-40).

Les teneurs mesurées dans les horizons dépourvus de croûtes microbiotiques, qu'il s'agisse des surfaces végétalisées (site BT5), des surfaces nues (site BT1, Z1 et Z2) ou des horizons sous-jacents aux croûtes, sont également, dans tous les cas, inférieures, d'un facteur

1 à 20, à celles rencontrées dans les croûtes microbiotiques (tableau 40; figs. 37-40). Par contre, il n'y a pas de différence significative entre la plupart des horizons sans croûte.

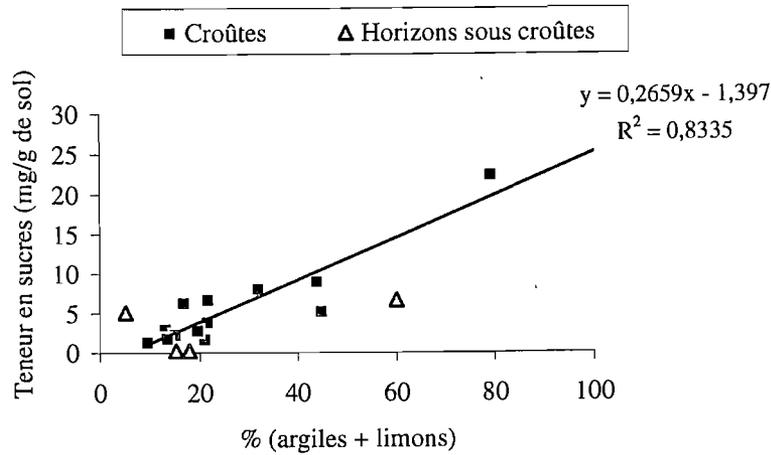
Dans toutes les croûtes on note une prédominance du glucose, du galactose et du mannose (tableaux 40 et 41 ; fig. 41). Dans les horizons sous les croûtes et les horizons sans croûtes de jachères, les sucres dominants sont le glucose, le mannose et le xylose (tableau 41 ; fig. 41). Dans la zone nue (site 1) et dans la zone sous végétation (BT5) de la brousse tigrée, on note une prédominance de l'arabinose aux côtés du glucose et du galactose (tableau 42 ; fig. 41). Globalement, la différence la plus notable entre les divers groupes d'échantillons analysés réside dans les proportions de galactose. Celles-ci varient de 11 à 23 % dans les croûtes microbiotiques, contre 7,3 à 10,2 % dans les horizons sans croûtes.

Le glucose entre dans la composition des polysaccharides de la plupart des organismes, notamment sous forme de cellulose, d'amidon et de glycogène. Le galactose et le mannose sont synthétisés majoritairement par les micro-organismes (Mehta et Vaidya, 1978). Ils entrent dans la composition des polymères capsulaires (Stal, 1994) qui constituent les parois cellulaires des cyanobactéries (Weckesser et Drews, 1979). Il en est de même pour le rhamnose et le fucose (Guggenberger *et al.*, 1994). En outre, le galactose entre dans la composition des hémicelluloses des végétaux supérieurs. A ce titre, il fait partie, avec l'arabinose et le xylose, des oses fondamentaux des végétaux (Guggenberger *et al.*, 1994 ; Kerhervé, 1996). Le xylose est également associé au mucilage des micro-organismes (Kerhervé, 1996). Le ribose, qui entre dans la composition de l'ARN (acide ribonucléique), est un marqueur important d'activités microbiennes (Kerhervé, 1996).

Afin de tenter de préciser la source des sucres dans le sol, Oades (1984) utilise le rapport (galactose + mannose)/(arabinose + xylose). Conformément aux références précédentes, ce rapport permet de distinguer les sucres microbiens, susceptibles d'amener ce rapport à une valeur supérieure à 2, et les polysaccharides de plantes supérieures qui l'amèneraient à une valeur inférieure à 0,5. Ici, pour l'ensemble des échantillons étudiés, les valeurs de ce rapport varient entre 0,5 et 3,5. Les sucres des échantillons de jachères et de brousse tigrée présentent une signature à dominante microbienne, que leur confèrent les fortes proportions de mannose et de galactose (associés au glucose), vraisemblablement présents dans les polymères capsulaires (cps) des cyanobactéries. Au vu de la teneur en xylose, la part des sucres des mucilages est faible, ou tout au moins inférieure à celle des polysaccharides des gaines. L'abondance du xylose dans les horizons sous-jacents aux croûtes et de l'arabinose dans les zones nues et végétalisées de la brousse tigrée tendrait à indiquer une contribution, des mucilages cyanobactériens et/ou des végétaux supérieurs, plus marquée. La contribution de sucres de végétaux supérieurs est ainsi attestée dans la zone végétalisée (BT5). Elle se comprend également aisément dans les zones nues de la brousse tigrée qui résultent du dépérissement des végétaux le long de la lisière aval de la bande de végétation.

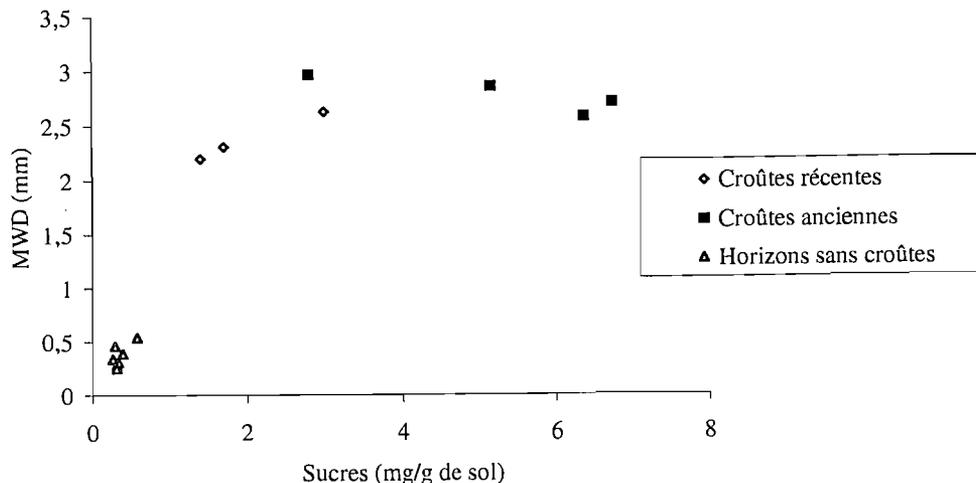
Les sucres sont des composés abondamment synthétisés par les micro-organismes. Ils représentent cependant la fraction la plus labile de la matière organique du sol, la plus facilement dégradée par le métabolisme microbien. Leur présence dans le sol reflète donc le bilan de leur production et de leur dégradation. autrement dit, de leur préservation. La formation des composés organo-minéraux par association de la matière organique avec la fraction fine du sol (argiles et limons), offre une voie efficace de préservation pour de tels composés. L'association entre des surfaces minérales polaires et des oses résulte de la présence, dans ces derniers, des groupements hydroxyles, carboxyles et parfois carbonyles (Lynch et Bragg 1985), dont la dissociation permet l'apparition de charges réactives vis-à-vis de surfaces minérales. Au sein des croûtes microbiotiques du Niger, l'affinité entre les polysaccharides et les particules fines du sol, déjà révélée par les observations microscopiques, est confirmée par la corrélation positive ($r^2 = 0,83$) existant entre les teneurs en particules fines et celles en sucres (fig. 42). Cette corrélation éclaire celle qui avait déjà été observée entre les quantités de carbone organique total (COT) et de particules fines (fig. 36).

Figure 42 : Relation entre les teneurs en particules fines (argiles + limons) et en sucres neutres totaux.



La confrontation graphique des quantités totales de sucres des échantillons et des valeurs du MWD (diamètre pondéral des pores mesuré après les tests de stabilité d'agrégats) montrent que ces deux grandeurs évoluent dans le même sens (fig. 43). Cette relation est cependant non linéaire, contrairement à celle qui existe entre le carbone et le MWD.

Fig. 43 : Relation entre la valeur du Mean Weight Diameter (MWD) et les teneurs en sucres neutre des croûtes et des horizons sans croûtes.



Sur la foi de ces observations, on est conduit à reconnaître que les sucres des cyanobactéries jouent un rôle important dans le fonctionnement des sols encroûtés. Ce rôle s'exprime dans les processus fondamentaux de formation et de stabilisation des agrégats. Il ne se limite pas, au demeurant, à ces deux fonctions puisque les polysaccharides sont les constituants essentiels des parois externes des filaments et des réseaux organiques

tridimensionnels dont les propriétés, de gonflement et d'hydrophobie, contrôlent l'entrée et la rétention de l'eau dans le sol.

Sixième partie

DISCUSSION GÉNÉRALE

I. INTRODUCTION

Cette étude a porté sur des croûtes microbiotiques résultant de la colonisation de la surface du sol par des micro-organismes, majoritairement des cyanobactéries, souvent accompagnées de chlorophycées et, accessoirement, de diatomées.

Le contexte d'étude est un paysage sahélien, situé au Niger, et présentant les caractères communs aux régions du globe où ces croûtes se développent de façon notable. La végétation y est clairsemée tant pour des raisons naturelles (mode d'occupation du sol par les végétaux supérieurs correspondant à une économie de l'eau ; Cornet, 1992), que pour des raisons anthropiques (pâturages, activités culturelles). Ce caractère clairsemé laisse de vastes surfaces de sols nus où se développent des croûtes microbiotiques.

Les principaux résultats acquis ont permis de connaître la composition biologique et la structure, horizontale et verticale, de ces croûtes. Leurs caractéristiques ont été dégagées par la mesure de paramètres tels que la composition granulométrique, la porosité, la stabilité structurale, la rétention en eau et l'érodibilité. Les caractéristiques chimiques et biogéochimiques des croûtes ont été éclairées par la mesure des activités biologiques des organismes (fixation du carbone et de l'azote) ainsi que par le dosage du carbone, de l'azote et de composés carbonés essentiels, liés à la productivité végétale, comme la chlorophylle et les sucres.

Dans cette partie nous nous attacherons à rappeler les principaux résultats acquis et à les discuter afin de dégager le rôle majeur des croûtes microbiotiques dans le développement et le maintien des sols de ces paysages.

II. LES CROUTES MICROBIOTIQUES DES ZONES SAHELIENNES : COMPOSITION BIOLOGIQUE ET ADAPTATION AUX CONDITIONS DE VIE DU MILIEU SAHELIEN

Les croûtes microbiotiques étudiées ici sont composées majoritairement de cyanobactéries appartenant aux genres *Schizothrix*, *Scytonema*, *Porphyrosiphon*, *Microcoleus*, *Nostoc* et *Lyngbya*. Ces organismes possèdent une gaine mucilagineuse souvent épaisse. Certaines espèces (*Microcoleus sociatus*, *lacustris* et *Nostoc sp.*) possèdent, en outre, la faculté de s'associer au sein d'une gaine ou d'une enveloppe commune, et d'autres possèdent des pigments qui colorent la gaine, en rouge chez l'espèce *P. kaernbachii*, en jaune à vert chez *Scytonema stuposum* et *javanicum*. Les cyanobactéries sont associées, dans de rares cas, à des chlorophycées, qui sont des micro-organismes dont l'exigence hydrique est plus élevée et la résistance beaucoup plus faible vis-à-vis de la sécheresse que celles des cyanobactéries (Kilian et Fehér, 1939 ; De Winder, 1990).

Toutes les espèces identifiées, à l'exception de *P. kaernbachii*, sont des espèces fréquemment répertoriées dans le cortège des micro-organismes constituant les croûtes microbiotiques des régions arides (Johansen, 1993).

Les différentes caractéristiques observées, qu'il s'agisse de l'épaisseur ou de la couleur de la gaine ou du mode d'association des filaments, sont des traits d'une adaptation à des conditions de vie difficiles, voire extrêmes. La gaine, dotée d'une capacité de rétention d'eau liée à sa composition polysaccharidique, et l'association des filaments au sein d'une gaine commune, procurent aux micro-organismes une protection contre l'impact des pluies ou des vents de forte intensité (Danin, 1996), ainsi que contre le stress hydrique pendant de longues périodes sèches (Potts, 1994). Les pigments de la gaine, qui sont caractéristiques des cyanobactéries terrestres (Whitton, 1992), assurent à celles-ci une protection contre les rayonnements intenses, en particulier contre le rayonnement UV (Garcia-Pichel et Castenholz, 1991). Les espèces dont la gaine est dépourvue de pigments, appartenant, par exemple, aux genres *Microcoleus* et *Schizothrix*, n'affleurent pas à la surface du sol, et ne se rencontrent qu'à quelques micromètres voire millimètres de profondeur. Les croûtes microbiotiques superficielles sèches sont très fréquemment très sombres. Cette teinte est favorable à l'absorption des rayonnements lumineux et donc à la protection d'organismes sous-jacents

contre des rayonnements agressifs (Danin, 1996). Les micro-organismes des croûtes sont donc dotés d'un équipement morphologique et pigmentaire leur permettant de survivre à des conditions de vie difficiles. Pendant les périodes de sécheresse, les micro-organismes sont en état de dormance, à l'abri dans la gaine qui les protège. Mais ils s'activent très rapidement lorsque les croûtes sont mouillées, ainsi qu'en a témoigné l'apparition de la couleur verte, en surface des échantillons, dans les conditions expérimentales auxquelles nous les avons soumises (3^{ème} partie, chap. II, II).

III. ROLE DES CROUTES MICROBIOTIQUES

A. Rôle des croûtes microbiotiques dans la structure du profil et dans l'accrétion des particules

Les observations réalisées à différentes échelles ont montré que la surface des croûtes microbiotiques est "armée" par des filaments de cyanobactéries dont l'enchevêtrement forme un réseau à l'évidence favorable à l'accumulation et à la fixation des particules minérales. Cette action de liaison et de stabilisation des particules du sol résulte d'une part, de l'adhésion des filaments aux particules plus ou moins grossières qu'ils enserrant et, d'autre part, de la capacité de collage des particules fines sur des filaments des cyanobactéries. Les produits de sécrétion extracellulaire (mucilages) présents dans les espaces inter-particulaires ou dans les agrégats organo-minéraux du sol possèdent eux aussi, cette capacité et concourent donc efficacement à l'action de cimentation des particules au sein du sol. Nos observations rejoignent celles de Belnap et Gardner (1993) et Danin (1996) sur les croûtes microbiotiques des zones arides de l'Utah (USA) et des déserts du Sinaï et du Néguev, de De Winder (1990) sur les cyanobactéries des dunes de sables des côtes hollandaises et de Neumann *et al.* (1970) sur les sédiments des mattes microbiennes.

Les niveaux des croûtes microbiotiques riches en filaments essentiellement aux couches de particules fines. Dans certains profils de sols, en particulier dans ceux dans lesquels la topographie ou la présence d'un couvert herbacé permet l'accumulation des particules, on observe un ensemble formé de plusieurs croûtes microbiotiques superposées. Ce cas est observé dans les parcelles de parcelle Chef 2, Abdou, Hama et J2 et dans les sites 3 et 4 de la brousse tigrée (fig. 7). Cette superposition résulte du développement vertical des croûtes, résultant lui-même :

- des apports successifs de particules minérales. Celles-ci sont transportées par l'eau ou le vent et se déposent soit par décantation dans des flaques d'eau soit à la suite d'une interception par la surface de la croûte ou un couvert herbacé.
- de la rétention et de la stabilisation des particules par les filaments et les produits de sécrétion en surface (cf. 3^{ème} partie, chap. I) et en profondeur (cf. 3^{ème} partie, chap. III).
- de la présence des cyanobactéries des genres *Microcoleus* et *Schizothrix* dotées de phototactisme. Ces dernières se déplacent par glissement, entre quelques micromètres à quelques millimètres de profondeur, à la faveur de la sécrétion de mucilage accompagnée d'un abandon des gaines (Campbell *et al.*, 1989). Dans les croûtes microbiotiques de l'Utah, l'espèce *Microcoleus vaginatus* peut se déplacer de 5 cm en 24 h, à travers un recouvrement de particules minérales (Belnap et Gardner, 1993). Les horizons de sols où vivent ces cyanobactéries et ceux qui sont traversés lors de leur déplacement héritent d'une matière organique bien répartie en leur sein et donc active dans les liaisons entre les particules. Certaines cyanobactéries du genre *Schizothrix* ont un rôle semblable dans l'accrétion des particules sédimentaires dans les tapis microbiens de zones tidales et subtidales (Neumann *et al.*, 1970).

Ainsi, comprend-on la genèse de mini-profil montrant la succession de couches riches en particules minérales souvent grossières (résultant du dépôt de particules transportées par les vents ou les eaux de ruissellement), et de couches riches en éléments plus fins, organiques

(correspondant à un fort développement de micro-organismes), et minéraux (argiles et limons). Il s'agit là d'une structure plutôt sédimentaire que pédogénétique, et, en cela, comparable à des "stromatolites terrestres" (Campbell, 1979 ; Schieber, 1999). Le fait que certaines micro-strates, de particules fines ou plus grossières, puissent être reliées par des filaments et des films résultant de la croissance et du déplacement de filaments cyanobactériens accentue la similitude avec des sédiments stromatolitiques.

En définitive, les filaments et les produits de sécrétion extracellulaires constituent à la fois l'armature et le ciment des horizons superficiels des sols sahéliens encroûtés. Les propriétés mécaniques de ces croûtes de sols sont, pour une grande part, dépendantes de celles de ces constituants organiques, notamment de leur porosité, de leur élasticité et de leur comportement vis-à-vis de la dessiccation et de la réhydratation. L'une des conséquences les plus remarquables de ces propriétés est la résistance de ces sols encroûtés à l'érosion par l'eau et le vent, comme en témoignent si bien les résultats des mesures de stabilité d'agrégats, et d'érosion (cf. quatrième partie).

B. Rôle des constituants organiques des croûtes dans la stabilité des agrégats et la porosité des sols

Les différents tests de stabilité d'agrégats réalisés au laboratoire ont permis de simuler le comportement des agrégats des sols étudiés vis-à-vis de l'eau, à qui est attribuée leur destruction éventuelle. Les agrégats des surfaces encroûtées montrent une plus grande stabilité que les agrégats provenant d'horizons de sols sans croûtes. Cette stabilité des agrégats de croûtes se traduit par des valeurs de MWD (Mean Weight Diameter, ou diamètre moyen pondéral) qui permettent de classer les surfaces encroûtées parmi les surfaces très stables avec un risque d'encroûtement physique nul, en référence aux valeurs théoriques données par Le Bissonnais (1996). Les horizons non encroûtés se classent parmi les matériaux instables, exposés à un encroûtement physique fréquent.

Les corrélations positives obtenues entre les valeurs du MWD et la teneur en carbone organique total montrent que les micro-organismes des croûtes et leurs produits de sécrétion sont actifs dans cette forte stabilisation des agrégats de la surface du sol. Nos résultats rejoignent ainsi, notamment, ceux de Rogers et Burns (1994) sur l'effet de l'inoculation de *Nostoc* dans des sols vierges. Ces auteurs ont obtenu une amélioration de 18 % de la stabilité des agrégats de sols limoneux, 300 jours après l'inoculation de *Nostoc*.

La porosité résultant de ces associations organo-minérales, révélée par les courbes d'entrée du mercure dans les pores du sol (figs. 11-15), témoigne également du rôle de la matière organique des cyanobactéries dans la structuration et le fonctionnement de ces sols. Les horizons des croûtes anciennes présentent, par rapport aux horizons sans croûtes et par rapport aux horizons de croûtes récentes, une gamme de porosité beaucoup plus étalée. Alors que les courbes d'entrée du mercure dans les pores des horizons sans croûte et des horizons à croûtes récentes montrent une distinction nette entre la porosité grossière et la porosité argileuse soulignée par une absence de pores de diamètre compris entre 0,04 et 10 μm , les horizons de croûtes anciennes témoignent d'une entrée du mercure très progressive et continue. Cette propriété résulte de la présence de pores de diamètres intermédiaires, correspondant aux pores développés entre les agrégats organo-minéraux et entre les constituants organiques figurés (restes de filaments et produits de sécrétion) dans les croûtes anciennes. Nos résultats de porosimétrie dans les sols étudiés donnent des valeurs de diamètre pour ces pores comprises entre 1 et 10 μm .

Le fonctionnement de ces pores dans la dynamique de l'eau dans les sols encroûtés est lié aux comportements spécifiques des matériaux organiques. Il sera rappelé plus loin (cf. D).

C. Rôle dans la stabilisation de la surface du sol vis-à-vis de l'érosion

Les observations des surfaces de sols encroûtés ont très vite montré le rôle des croûtes microbiotiques dans la réduction de l'érosion du sol. Les travaux de Booth (1941) sont parmi les premiers à avoir souligné cette propriété des croûtes microbiotiques. Cet auteur a montré que la quantité d'éléments du sol issus de l'érosion des surfaces nues est une vingtaine de fois supérieure à celle provenant des surfaces portant des croûtes microbiotiques. Les résultats obtenus par Kleiner et Harper (1972, 1977) et Johansen (1993), indiquent une augmentation du taux d'érosion à la surface des sols consécutive à une diminution du taux du couvert micro-organique. Ces observations ont été confirmées par des mesures du taux d'érosion sur des sols couverts à des degrés différents, par Eldridge (1993) et Eldridge et Greene (1994b) : pour des sols couverts par des croûtes microbiotiques respectivement à 100, 75 et 50 %, des taux d'érosion de 0,6, 2,0 et 3,2 g m⁻² mn⁻¹ ont été mesurés, respectivement. Ces taux augmentent rapidement lorsque le couvert est inférieur à 50 %. Ainsi a-t-on mesuré, dans ces travaux, un taux d'érosion de 8,8 g m⁻² mn⁻¹ sous un couvert de croûtes microbiotiques de 25 % et un taux de 15,3 g m⁻² mn⁻¹ sur des sols nus. Les références précédentes concernent le rôle des croûtes microbiotiques dans le contrôle de l'érosion hydrique. Des mesures d'érosion éolienne (McKenna Neuman *et al.*, 1996) indiquent également une réduction de l'érosion sur les surfaces encroûtées, par rapport aux surfaces dépourvues de croûtes.

Les mesures d'érosion hydrique réalisées *in situ* (cf. 4^{ème} partie, chap. II, D) dans le cadre de cette étude montrent des taux d'érosion variant de 0 à 10,3 g m⁻² mn⁻¹ sur des parcelles à couvert micro-organique modéré (< 13 %). Sur les parcelles nues les taux d'érosion mesurés, 0 à 23,4 g m⁻² mn⁻¹, sont sensiblement supérieurs à ceux mesurés sur des parcelles à couvert modéré (tableau 23).

Les croûtes microbiotiques jouent donc un rôle important dans la rétention des particules à la surface du sol, à travers la formation de structures stables qui limitent les quantités des matériaux détachables par le vent ou la pluie.

D. Rôle des croûtes microbiotiques dans la dynamique de l'eau

D-1. Rôle des croûtes microbiotiques dans la capacité de rétention de l'eau dans les horizons superficiels du sol

Les mesures de rétention d'eau réalisées au laboratoire à pF = 2,5 (état correspondant à la "capacité au champ", c'est-à-dire après drainage libre de l'eau gravitaire) ont montré que les échantillons de sols portant des croûtes microbiotiques possèdent une capacité de rétention d'eau atteignant 36 % en masse, contre 4 % au maximum pour des sols dépourvus de croûtes microbiotiques. Les résultats obtenus par Pérez (1997) indiquent une capacité de rétention qui varie entre 42 et 88 % dans des croûtes microbiotiques périglaciaires andines, contre 20,5 % dans des sols sans croûtes de la même région. Cette propriété est le fait des constituants organiques présents dans le sol et des particules fines (de la taille de limons) qui leurs sont associées.

Le rôle direct des micro-organismes sur la capacité de rétention en eau est illustré par l'observation du comportement d'échantillons de croûtes microbiotiques dans des conditions d'humidité différentes. Les échantillons réhumectés montrent, par comparaison avec les échantillons secs, une augmentation du volume des micro-organismes présents. Ainsi a-t-on mesuré une augmentation du diamètre d'organismes filamenteux de 10-15 µm à 15-20 µm et de 50-150 µm à 150-250 µm pour des micro-organismes de forme coccoïde (comparer photos 9-13, pl. III et photos 9 à 13, pl. IV). Ces résultats rejoignent ceux de Galun *et al.* (1982) qui indiquent un accroissement du volume des matériaux constituant des croûtes microbiotiques, de 3 à 13 fois entre un état sec et un état réhumecté. Les observations menées par Campbell *et*

al. (1989) indiquent, qu'en 30 minutes de pluies, une colonie de Nostoc est capable d'absorber une quantité d'eau égale à 7 à 8 fois sa propre masse.

La capacité des croûtes microbiotiques à retenir de l'eau traduit le rôle qu'y jouent les constituants organiques et organo-minéraux fins (agrégats), en absorbant énergiquement l'eau de pluies et l'eau du sol qui monte par capillarité et qui risquerait de s'évaporer (Verrecchia *et al.*, 1995) et en limitant l'évaporation. La rétention de ces eaux est assurée grâce à la finesse des pores et grâce à la géométrie des contacts tangentiels entre les filaments, entre eux, entre eux et les particules minérales fines qui y adhèrent, ainsi qu'au sein des pores organiques *sensu stricto* de certains corps organiques polysaccharidiques à structure réticulaire. Elle intéresse au plus haut point les propriétés de reviviscence des organismes présents ou associés aux croûtes et représente le potentiel hydrique essentiel de telles minces couches de sol.

Les travaux réalisés sur des solutions aqueuses retenues énergiquement au droit des ménisques se formant au niveau de contacts tangentiels entre des surfaces, minérales ou organiques, ont montré la capacité qu'ont ces solutions à concentrer les éléments chimiques solubles (Tardy, 1993). Cet effet n'a pas été éclairé plus avant dans cette étude. Il mérite certainement de l'être. Il est probable qu'il a sa part dans la capacité de reviviscence des populations microbiennes des croûtes.

D-2. Rôle des croûtes microbiotiques dans le ruissellement et l'infiltration de l'eau

Le gonflement des matériaux des croûtes microbiotiques a également un autre effet. Il entraîne, en effet, une fermeture relative des pores du sol, qui peut avoir des conséquences sur la circulation de l'eau à travers la croûte, donc sur l'infiltration et le ruissellement de l'eau à la surface du sol.

Le rôle des croûtes microbiotiques dans l'infiltration de l'eau est un phénomène encore mal connu, les résultats des différents travaux sur la question étant même parfois contradictoires. Loope et Gifford (1972) montrent, par exemple, sur les croûtes microbiotiques de Pinyon-Juniper (Utah, USA), que celles-ci favorisent l'infiltration. Le taux d'infiltration mesuré sur ces croûtes est de $7,08 \text{ cm h}^{-1}$, tandis qu'il est de $5,68 \text{ cm h}^{-1}$ là où les croûtes ont été détruites. Harper et Marble (1988) et Greene et Tongway (1989) obtiennent un résultat similaire en Australie : le taux d'infiltration est de 49 mm h^{-1} sur des sols non érodés, à couverture cryptogamique élevée, contre 8 mm h^{-1} seulement sur des sols érodés, à couverture cryptogamique pratiquement nulle. Pérez (1997) indique un taux d'infiltration dans des croûtes de régions périglaciaires supérieur de 70 % par rapport au taux d'infiltration dans des horizons sans croûtes.

Par contre, pour Graetz et Tongway (1986), des croûtes microbiotiques ont un effet négatif sur l'infiltration de l'eau. Les mesures indiquent un taux d'infiltration inférieur à 10 mm h^{-1} sur des sols portant des croûtes à lichens, alors que des sols adjacents dépourvus de croûtes montrent un taux d'infiltration de 45 mm h^{-1} . Des résultats obtenus par Brotherson et Rusthforth (1983), Yair (1990) et Verrecchia *et al.* (1995) vont dans le même sens : les croûtes microbiotiques étudiées limitent l'infiltration et favorisent le ruissellement. Verrecchia *et al.* (1995) ont effectué des mesures de ruissellement sur des sols du désert de Néguev (Israël). Sur les sols couverts de croûtes microbiotiques, à l'état sec, le ruissellement débute 3 mn après le début des précipitations (soit après la chute de 1 mm de pluie). Après 15 mn de précipitation, le ruissellement est de 40 %, tandis que sur des sols non couverts par des croûtes, le ruissellement débute 42 mn après le début des précipitations (soit après 38 mm de pluviosité). Le taux maximum de ruissellement ne dépasse pas alors 7%.

Les résultats obtenus dans notre étude (4^{ème} partie, chap. II, C) montrent une augmentation du ruissellement, et donc une diminution de l'infiltration, sur les parcelles couvertes de croûtes microbiotiques. Le taux de ruissellement mesuré sur les parcelles à couvert microbiotique dense (57 à 68 %) varie entre 5 et 95 % (48 % en moyenne), entre 1 et 88 % (36 % en moyenne) sur les parcelles à couvert microbiotique modéré (3 à 13 %), et entre 4 et 77 % (37 % en moyenne) sur les parcelles nues.

Le fort ruissellement à la surface des croûtes microbiotiques serait une conséquence d'un certain refus de l'infiltration résultant d'une fermeture de pores. La porosimétrie au mercure indique, en effet, que la différence de volume poral total entre les horizons portant des croûtes microbiotiques suffisamment développées et les horizons portant une croûte microbiotique récente ou n'en portant pas du tout, est liée à la présence des pores résultant du développement des filaments, des produits de sécrétion et de leurs associations organo-minérales. Le gonflement rapide des matériaux organiques, abondants dans ces constituants, conduit à une fermeture d'une partie de pores de cette catégorie. D'après un modèle expérimenté par Verrecchia *et al.* (1995), un accroissement, consécutif à un apport d'eau, du diamètre des trichomes des cyanobactéries, d'une taille initiale de 2,5-4 μm jusqu'à une taille finale de 20-50 μm , est suffisant pour obturer des pores présentant un diamètre initial de 10 à 100 μm . Le fort ruissellement observé à la surface de croûtes microbiotiques bien développées résulterait, alors, de la fermeture ou, à tout le moins, d'une diminution importante de la porosité "organique". Le comportement des matériaux de cyanobactéries diffère, de ce point de vue, de celui des mousses, qui se comportent comme des éponges, absorbant de l'eau sans accroissement de volume (Brotherson et Rusthforth, 1983). Ce comportement favorise l'infiltration.

La diminution de la porosité du sol sous l'effet d'une humectation peut aussi être due à la diminution de la porosité des horizons riches en particules minérales fines (Brotherson et Rusthforth, 1983). De même, le gonflement des micro-organismes et/ou la diminution de la porosité des matériaux fins peuvent-ils induire une diminution de la perméabilité de l'eau dans le sol en provoquant un piégeage de l'air présent dans les pores, offrant un frein à l'infiltration (Greene et Tongway, 1989).

Les travaux de Loope et Gifford (1972) et Harper et Marble (1988), qui penchent en faveur d'une augmentation de l'infiltration de l'eau sur les sols portant des croûtes microbiotiques, évoquent la rugosité de la surface de celles-ci, qui s'oppose à l'écoulement de l'eau.

En somme, le comportement des croûtes microbiotiques "à cyanobactéries" vis-à-vis de l'eau se traduit par une rétention de l'eau (cf. cette partie D1) qui, une fois atteint un certain seuil d'absorption de celle-ci, seuil dépendant des micro-organismes présents et de la quantité de matériaux fins, conduit à la fermeture dynamique des pores et engendre le ruissellement. La présence, au sein de telles croûtes microbiotiques, de matériaux issus des mousses, qui absorbent de l'eau sans variation de volume, pourrait améliorer l'infiltration de l'eau.

E. Rôle biogéochimique des croûtes microbiotiques

Les micro-organismes des croûtes, principalement les cyanobactéries, sont des organismes photosynthétiques. Ils vivent en dormance lorsque les conditions hydriques sont défavorables, mais sont remarquables par la rapidité de la reprise de leur activité photosynthétique après réhumectation. Winder (1990) indique que les croûtes sèches des dunes de Hollande une fois mouillées, débutent immédiatement leur activité photosynthétique. Scherer *et al.*, (1984) indiquent, quant à eux, que l'activité photosynthétique débute 20 mn seulement après l'humectation pour atteindre un maximum après 5 à 6 h. De même Lange *et al.*, (1992) indiquent un maximum d'activité 4 à 6 h après humectation.

E.1. Fixation du carbone par les cyanobactéries des croûtes

Le dosage du carbone organique total des croûtes microbiotiques à la surface de sols de jachères et de la brousse tigrée a montré des teneurs élevées (3,8 à 46,7 mg g^{-1} de sol) par rapport aux horizons situés sous les croûtes et aux horizons superficiels dépourvus de croûtes (1 à 5,3 mg g^{-1}). Les résultats obtenus par Belnap et Harper (1994) sur des croûtes microbiotiques de l'Utah indiquent également des COT relativement élevés dans les horizons

encroûtés (7,1 à 11,4 mg g⁻¹) par rapport aux sols adjacents dépourvus de croûtes (2,3 à 4,9 mg g⁻¹). De même Eldridge (1993), Eldridge et Greene (1994b) et Pérez (1997) ont montré la concentration de carbone organique dans des croûtes microbiotiques par rapport aux horizons sans croûtes. De leur côté, Rogers et Burns (1994) ont montré que l'inoculation de Nostocs dans des sols s'accompagnait, au bout de 300 jours, d'une augmentation du COT de 3,9 à 11,8 mg g⁻¹ de sol. La présence de carbone dans toutes ces croûtes est essentiellement liée au développement des cyanobactéries.

Les résultats de notre étude confirment l'origine cyanobactérienne de la matière organique des croûtes, d'une part à travers les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone organique et, d'autre part, à travers la nature des sucres présents dans ces horizons. Le $\delta^{13}\text{C}$ des croûtes de jachère varie entre -22 et -23 ‰, celui des croûtes de la brousse tigrée entre -18 et -19 ‰ (tableaux 32 et 33). Ces valeurs sont compatibles avec une origine essentiellement cyanobactérienne de la matière organique des sols encroûtés dont le $\delta^{13}\text{C}$ serait relativement élevé, dans la large fourchette des valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone des cyanobactéries, -8 et -27 ‰ (Schidrowski et Wolfgang, 1984). Les sucres les plus abondants dans les croûtes sont le glucose, le mannose, le galactose et le xylose (60 à 83 % des sucres totaux ; tableaux 40 et 41), qui sont des oses trouvés en abondance dans les polymères capsulaires et le mucilage des cyanobactéries (Mehta et Vaidya, 1978 ; Weckesser et Drews, 1979).

Les essais de fixation de CO₂ réalisés dans le cadre de cette étude (cf. 5^{ème} partie, chap. I) montrent que moins de deux heures de temps (40 à 100 mn) sont nécessaires aux micro-organismes des croûtes réhumectées, placées sous éclairage, pour réaliser une photosynthèse nette. Les mesures effectuées régulièrement, pendant une dizaine de jours, sur des croûtes conservées humides montrent un accroissement de l'intensité de la photosynthèse, selon une loi exponentielle comparable à celle de la croissance des organismes vivants (fig. 31). Ainsi a-t-on mesuré, quelques heures après l'humectation des croûtes, un taux de fixation nette de carbone variant entre 0,20 et 0,24 mg C m⁻² mn⁻¹. Au bout d'une semaine, ce flux est compris entre 0,67 et 1,17 mg C m⁻² mn⁻¹, c'est-à-dire 482 et 842 mg C m⁻² j⁻¹. Les flux mesurés par Lange *et al.* (1994) sur des croûtes microbiotiques du désert de Namib indiquent des valeurs de 158 à 290 mg C m⁻² j⁻¹. Ernst *et al.* (1987) indiquent qu'une importante quantité du carbone fixée dans des croûtes microbiotiques de Wuhan (Province de Hubei, Chine) est sous forme de sucres servant en majeure partie à la fabrication de la gaine et seulement pour une infime partie à celle de substances de réserves (glycogène).

En l'absence de lumière, les croûtes microbiotiques mouillées respirent et consomment ainsi une partie du carbone initialement fixé. Les flux de perte en carbone ont varié entre 0,53 et 0,61 mg C m⁻² mn⁻¹ quelques heures après l'humectation. Au bout d'une semaine d'humectation le flux de perte de carbone est compris entre 0,19 et 0,26 mg C m⁻² min⁻¹.

L'activité photosynthétique est très dépendante de l'humidité du sol. Elle est particulièrement intense lorsque les croûtes se dessèchent. Cette activité résulte sans doute d'une diffusion plus facile du CO₂ au contact des organismes mais apparaît aussi comme une réaction et une adaptation à des conditions de vie aride (De Winder, 1990). Finalement, les cyanobactéries sont capables de réaliser une photosynthèse optimale en présence d'une faible quantité d'eau (inférieure à la saturation en eau du sol). Cette propriété les distingue des chlorophycées qui réalisent une activité photosynthétique maximum en présence d'une importante quantité d'eau dans le sol (De Winder, 1990).

Au total, lorsque des conditions favorables d'éclairage et d'humidité sont réunies, les cyanobactéries assurent un apport net de carbone au sol, estimé entre 3 et 7 kg C ha⁻¹ j⁻¹ dans les jachères, et 0,8 kg C ha⁻¹ j⁻¹ dans la brousse tigrée (au niveau du site 4), sur la base de 12 h d'éclairage par jour. En supposant que la région connaisse environ 33 jours de pluies par an, nos estimations d'apport de carbone par les croûtes, 99 à 231 kg C ha⁻¹ an⁻¹, se situent dans la fourchette de 43 à 350 kg C ha⁻¹ an⁻¹ donnée par Beymer et Klopatek (1991) dans les croûtes de Pinyon-juniper (Arizona, USA). Lange *et al.* (1994) indiquent des valeurs d'apport en carbone estimées à 160 kg C ha⁻¹ an⁻¹ dans le désert du Namib. Les estimations données par

Johansen (1993) dans les croûtes du bassin de Kaiparowits (Utah, USA), entre 6 et 23 kg C ha⁻¹ an⁻¹, apparaissent beaucoup plus faibles que toutes les autres estimations.

En définitive, les organismes des croûtes microbiotiques sont les acteurs de l'entrée du carbone dans le sol. Celle-ci est d'autant plus élevée que les croûtes sont préservées de la destruction mécanique par des mises en défens. Les conditions hydriques déficitaires des zones arides n'endommagent pas la capacité des croûtes à fixer le CO₂, qui se trouve toujours prête à s'exprimer, rapidement (moins d'une heure), à un haut niveau, dès que l'apport d'eau le permet. Ces propriétés font des cyanobactéries des organismes pionniers par excellence, aptes en outre à être rapidement relayées par d'autres micro-organismes, comme, par exemple, les chlorophycées qui peuvent devenir des organismes essentiels (par leur biomasse et leur activité) dans les croûtes microbiotiques (de Winder, 1990).

E-2. Fixation de l'azote par les cyanobactéries de croûtes

Les horizons de surface associés aux croûtes microbiotiques montrent des teneurs en azote élevées (0,4 à 3,6 mg g⁻¹) par rapport aux horizons superficiels sans croûtes (0,02 à 0,03 mg g⁻¹) et aux horizons situés sous les croûtes (0,0 à 1,9 mg g⁻¹). Cette richesse en azote des sols "désertiques" avait déjà frappé Kilian et Fehér, en 1939. La principale source de l'enrichissement en azote des horizons encroûtés est la fixation de l'azote atmosphérique par les cyanobactéries (Belnap et Harper, 1994 ; Zady *et al.*, 1998). Un nombre important de travaux a, pour cette raison, été consacré à l'étude de la fixation d'azote par les cyanobactéries des croûtes microbiotiques. Dans le désert de Sonoran (Arizona, USA) MacGregor et Johnson (1971) estiment l'apport d'azote dans les croûtes microbiotiques à des valeurs comprises entre 8,6 et 11,5 kg ha⁻¹ an⁻¹. Dans la savane du nord Nigeria, Isichei (1980) mesure des valeurs comprises entre 3,3 et 9,2 kg ha⁻¹ an⁻¹, tandis que Jeffries *et al.* (1992), dans le bassin de Kaiparowits (Utah, USA), obtiennent des valeurs comprises entre 0,7 et 3,6 kg ha⁻¹ an⁻¹. L'apport d'azote le plus élevé est obtenu par Skujins et Klubek (1978), sur les croûtes microbiotiques du Great Bassin (Utah, USA), compris entre 10-100 kg ha⁻¹ an⁻¹.

Les résultats obtenus par Jeffries *et al.* (1992) indiquent que les croûtes microbiotiques dans des zones mises en défens (strictement interdites au pâturage) montrent des apports d'azote beaucoup plus élevés (0,7 à 3,6 kg ha⁻¹ an⁻¹) que dans les zones soumises au pâturage (0,2-1 kg ha⁻¹ an⁻¹ dans des domaines modérément pâturés et 0,01-0,85 kg ha⁻¹ an⁻¹ dans des domaines intensément pâturés). La destruction de la croûte par effet mécanique (pâturage, labour, piétinement...) entraîne une réduction de la fixation d'environ 88% dans les croûtes microbiotiques dans l'Utah (Belnap *et al.*, 1993).

Les essais de mesure de fixation d'azote, par la réduction de l'acétylène, réalisés dans cette étude (cf. 5^{ème} partie, chap. II), sur des croûtes microbiotiques de jachères mises en défens, rejoignent ces résultats. En effet, des taux de fixation d'azote de 1,9 à 2,3 mg m⁻² j⁻¹ en présence de lumière et de 0,003 à 0,017 mg m⁻² j⁻¹ à l'obscurité, ont été mesurés sur ces croûtes. En supposant un recouvrement par les croûtes microbiotiques de 100 %, on estime l'apport annuel à environ 3,5 à 4,2 kg ha⁻¹ an⁻¹. Cet apport est comparable à celui proposé par MacGregor et Johnson (1971), Isichei (1980) et Jeffries *et al.* (1992). Il est également comparable à celui mesuré sur des populations de cyanobactéries très actives des mattes microbiennes des zones intertidales (Stal, 1984). Par contraire, le taux d'apport d'azote obtenu ici est largement inférieur au taux obtenu sur les croûtes microbiotiques étudiées par Skujins et Klubek (1978), 10 à 100 kg ha⁻¹ an⁻¹. Ce dernier taux est peut-être surestimé, à cause du manque de sensibilité de la méthode (isotopique) utilisée pour le mesurer. La méthode isotopique est, en effet, moins sensible que celle utilisant la réduction de l'acétylène (Stal, 1988).

Les micro-organismes responsables de la fixation d'azote dans les croûtes de la région de Banizoumbou sont des cyanobactéries hétérocystées (*Nostoc sp.* et *Scytonema javanicum*), sur les substrats sableux et rarement inondés, et des cyanobactéries sans hétérocystes sur les

substrats fins, où l'eau s'accumule au cours de la saison des pluies. Cette répartition des organismes fixateurs d'azote est comparable à celle décrite par Stal (1995) sur les mattes microbiennes des zones intertidales de Guerrero Negro. Elle est contrôlée par la dynamique de l'oxygène (Stal, 1995) et la disponibilité de l'eau (Pentecost, 1985). Les espèces hétérocystées sont généralement exclues des environnements qui tendent à être fréquemment anoxiques, ce qui est le cas des mattes lisses à *Lyngbya*, à structure compacte, situées dans des zones fréquemment inondées (Stal, 1995). Les tapis pustuleux à *Calothrix*, espèce hétérocystée, sont au contraire, situés dans des domaines rarement inondés et leur structure, plus poreuse que celle des mattes lisses, leur permet d'être mieux aérés (Stal, 1995).

Une partie de l'azote fixé par les croûtes est sous une forme assimilable par les plantes supérieures (Mayland et McIntosh, 1966). Ainsi, Harper et Pendleton (1993) ont trouvé des teneurs en composés azotés plus élevées ($2,25 \text{ mg g}^{-1}$) dans les tissus racinaires de plantes qui se sont installées sur des sols portant des croûtes microbiotiques, que dans ceux des mêmes plantes installées sur des sols dépourvus de croûtes microbiotiques ($1,95 \text{ mg. g}^{-1}$). Un résultat similaire est obtenu par Belnap et Harper (1994). Les plantes tirent également profit de l'azote des micro-organismes des croûtes à la mort de ceux-ci (Snyder et Wullstein, 1973 ; Belnap et Harper, 1994).

Par l'apport d'azote qu'elles assurent au sol, les croûtes microbiotiques jouent un rôle déterminant dans l'amélioration de la fertilité de celui-ci et dans la capacité offerte à l'installation des végétaux supérieurs.

IV. CONCLUSION

Les croûtes microbiotiques présentent des adaptations aux conditions de vie en milieu aride. Celles-ci reposent sur la présence de structures, morphologiques et micromorphologiques spécifiques, ainsi que sur des comportements physiologiques réversibles entre des conditions de sécheresse et de réhumectation. L'association entre les micro-organismes et les particules minérales au sein des croûtes microbiotiques se traduit au niveau de relations multiples et remarquables. Ces adaptations ont été analysées, ici, dans deux environnements fondamentaux du paysage nigérien, les jachères et la brousse tigrée.

- Rôle des croûtes microbiotiques dans le fonctionnement et l'utilisation des jachères

Rappelons tout d'abord que la mise en jachère est une pratique traditionnelle d'exploitation des terres en zone sahélienne en général, et au Niger en particulier. Elle est la conséquence de l'utilisation culturale de sols généralement sableux, de faible capacité d'échange cationique et dont la mise en culture entraîne une baisse du taux de matière organique et une dégradation de l'état structural. Conséquemment on assiste rapidement à une forte baisse de la fertilité et, avec elle, des rendements de la production végétale. Le rôle essentiel de la jachère est donc de restituer la fertilité du sol par le renouvellement du stock de matière organique. Ce rôle essentiel semble actuellement très compromis par la pression démographique qui entraîne le raccourcissement des durées et des surfaces des jachères.

Les propriétés des croûtes microbiotiques dégagées dans cette étude peuvent être utilisées pour améliorer le rôle des jachères dans la restauration et la réhabilitation de la qualité du sol, principalement de sa fertilité. Il s'agit :

1. de l'action des croûtes sur les particules de sols (piégeage, rétention, agrégation). Elle limite la perte de terre et, avec elle, les pertes en matières organiques et en éléments minéraux. Les croûtes sont, à ce titre, comparable à un *mulch* qui permet la protection de la surface du sol contre l'érosion.

2. des propriétés réactives de la matière organique des croûtes. Ces propriétés sont liées principalement aux composés polysaccharidiques et se traduisent par la fixation dans le sol d'éléments minéraux, notamment P et K. Ces propriétés auraient, toute proportion gardée, l'effet équivalent à un amendement du sol par une fumure organique.

3. de l'autotrophie des micro-organismes des croûtes. Elle permet la fixation directe du carbone et de l'azote atmosphérique et assure, ainsi, une source importante de nutriments et d'énergie pour les organismes hétérotrophes du sol. A ce titre les effets des croûtes microbiotiques seraient comparables à celui de la chute des feuilles des plantes vertes pour la production de matière organique fraîche, et à celui de fixateurs d'azote (par exemple les légumineuses) pour ce qui concerne cet élément, ou encore une fumure organique assurant la réunion du carbone et de l'azote.

4. de la structuration des sols de jachères par la formation d'associations organo-minérales stables et l'apparition de pores spécifiques. Toutes deux permettent l'amélioration de la rétention de l'eau du sol et la limitation de l'évaporation.

Au total les croûtes microbiotiques à la surface de sols en jachères possèdent des qualités pionnières évidentes pour le développement d'autres espèces, plus élevées dans la systématique : chlorophycées, mousses et hépatiques, voire végétaux supérieurs. Les effets du développement des croûtes rejoignent et confirment ceux de la pratique de la jachère elle-même, c'est-à-dire l'amélioration de la fertilité du sol et de la productivité végétale.

L'utilisation des croûtes dans la recherche de moyens d'amélioration des jachères doit donc être envisagée. Elle pourrait consister à la mise en œuvre de pratiques d'inoculation de cyanobactéries dans des sols pendant les premières phases d'une mise en jachère. Le résultat d'une telle pratique tendrait à améliorer les propriétés physiques et biogéochimiques des sols en jachère dans un temps relativement court (2 à 3 ans), ce qui permettrait des mises en jachère efficaces et de durée limitée, palliatif à la jachère de longue durée, souvent mal adaptée au contexte démographique actuel. Rappelons que l'inoculation des cyanobactéries a fait l'objet de beaucoup des travaux, notamment dans les rizières où elle a permis l'amélioration de 10 à 15 % de la production de riz (Roger et Kulasoorya, 1980 ; Patterson, 1996). Dans les sols, l'inoculation de Nostocs a montré, au bout de 300 jours, une augmentation du COT de 3,9 à 11,8 mg g⁻¹ (Rogers et Burns, 1994). Cependant il n'existe pas encore de données sur le rendement de la production de sols inoculés avec des cyanobactéries.

- Rôle dans la dynamique de la brousse tigrée

Les croûtes microbiotiques au sein de la brousse tigrée sont présentes dans les espaces nus entre les bandes de végétation qui, rappelons le, migrent, au cours du temps, vers le haut de la pente. Cette présence est contrôlée par la disponibilité temporaire de l'eau, en témoigne le fort développement des croûtes microbiotiques au niveau des sites 3 et 4 qui correspondent à la partie basse de la pente en forme de cuvette. Il s'agit du même facteur qui contrôle la migration des bandes de végétation vers le haut de la pente.

Notre étude suggère un rôle des croûtes microbiotiques dans la dynamique de déplacement de la bande de végétation, notamment dans la récolonisation des zones nues par la végétation.

En effet, les observations microscopiques des échantillons de sols de brousse tigrée ont révélé des caractéristiques des croûtes microbiotiques qui sont propres aux différents sites étudiés. Le site 1 présente une structure de croûtes physiques de tamisage composées d'une couche de particules fines en profondeur et d'une couche de particules grossières en surface. Aucune présence de micro-organismes n'a été observée au droit de ce site. Le site 2 est occupé par une croûte d'érosion, coiffée par une couche de particules fines en surface, correspondant à celle située en profondeur au niveau du site 1. Celle-ci porte une croûte microbiotique discontinue, de faible épaisseur, composée majoritairement de cyanobactéries de forme coccoïde. Il s'agit d'un faciès initial typique de l'installation des croûtes microbiotiques. Le site 3 présente les caractéristiques d'une croûte physique de type croûte de ruissellement présentant en surface, les caractéristiques d'une croûte de décantation. Cette structure renferme différents niveaux de croûtes microbiotiques constituées en majorité de micro-organismes de forme filamenteuse, associés à des particules fines. Le site 4 présente les caractéristiques d'une croûte physique de type croûte de décantation associée avec différents

niveaux de croûtes microbiotiques comprenant essentiellement des organismes filamenteux. Ces croûtes représentent des stades de croûtes microbiotiques bien développées. Le site 5, situé sous la végétation, ne présente pas de croûte superficielle mais une association entre des cyanobactéries, des chlorophycées et des mousses, association caractéristique d'un stade évolué de croûte microbiotiques (Cameron et Blank, 1966 ; Starks et Shubert, 1979 ; De Winder, 1990).

L'organisation du sol au sein de la brousse tigrée montre ainsi une zonation des croûtes parallèle à celle des bandes de végétation, ce qui ne doit pas surprendre car elles résultent toutes deux de la dynamique de l'eau à la surface du sol. Cette association implique une dynamique coordonnée, dans le temps et dans l'espace, du développement des croûtes physiques et des croûtes microbiotiques. Ainsi : les croûtes du site 1 (croûtes de tamisage), résultent de la désagrégation sous l'action de la pluie des particules d'un sol dénudé par le dépérissement du couvert végétal ; les croûtes du site 2 résultent de l'érosion de la couche superficielle d'une croûte de tamisage et du début de la colonisation de la surface par les micro-organismes. Les matériaux érodés des sites 1 et 2 sont transportés puis déposés au niveau des sites 3 et 4 situés dans une cuvette où les conditions hydriques favorables permettent le développement des micro-organismes à leur surface. Ainsi se forment les croûtes des sites 3 et 4 qui préparent "le terrain" où pourront pousser de plants supérieurs (site 5). Au niveau de cette bande de végétation, le développement des arbres détruit les croûtes et permet l'apparition des structures dépourvues de croûtes typiques du site 5.

Il s'agit ici d'un schéma d'évolution associant des croûtes physiques et des croûtes microbiotiques et qui complète donc celui proposé par Bresson et Valentin (1990).

Au total, les croûtes microbiotiques s'insèrent bien dans la stratégie de préservation de l'eau au sein de la brousse tigrée. Les bandes de végétation côtoient les substrats portant les croûtes microbiotiques les plus profondes et les plus évoluées. Ainsi est offerte à leur croissance la conjonction la plus favorable, aux apparences oh! combien modestes, de paramètres, physiques et chimiques.

CONCLUSIONS GENERALES

Les surfaces "nues", apparemment dépourvues de couvert végétal, des sols de jachères et de la brousse tigrée de la région de Banizoumbou au Niger sont couvertes de croûtes microbiotiques résultant d'une colonisation par des micro-organismes en majorité cyanobactériens. Ces organismes présentent des équipements morphologiques (épaisseur de gaine, pigments) qui sont l'une des clés de leur présence dans ces environnements arides.

Les résultats de notre étude montrent que les croûtes microbiotiques bien développées possèdent des propriétés physiques et biogéochimiques bien spécifiques qui leur permettent de jouer un rôle remarquable dans le fonctionnement du sol et de l'environnement naturel en général, ici l'environnement de type sahélien.

Sous l'angle physique, les cyanobactéries de croûtes microbiotiques jouent un rôle :

1. de stabilisation des particules du sol.

- grâce à la formation d'un réseau de filaments qui se comporte vis-à-vis des particules minérales à la manière d'un filet tendu à la surface du sol. Ce réseau a un rôle de piégeage et de rétention des particules ;
- grâce au développement des filaments entre les particules minérales à travers des horizons superposés. Les filaments enserrant les particules grossières et confèrent au sol superficiel les propriétés d'un tissu continu.
- grâce à la production de produits de sécrétions extracellulaires polysaccharidiques (EPS). Les EPS constituent des liens entre les organismes eux-mêmes, mais aussi entre les particules minérales du sol et entre les couches superposées des croûtes physiques.

L'action des filaments et des produits de sécrétion extracellulaires sur les particules minérales aboutit à la formation d'associations organo-minérales et d'agrégats stables. Il en résulte une résistance vis-à-vis de l'action érosive de l'eau et du vent, une accumulation préférentielle des particules minérales fines de la taille des argiles ou des limons, l'accrétion des particules du sol et la genèse de mini-profilés abritant des couches riches en éléments réticulés organiques.

2. de rétention de l'eau dans le sol

- grâce à la formation de pores spécifiques de petite taille (< 10 μm) liés à la présence des composés organiques des cyanobactéries (filaments et EPS) à la géométrie et de leurs associations avec les particules minérales ;
- grâce à la propriété des constituants organiques des cyanobactéries (gainés et mucilage) d'absorber de l'eau ;
- grâce à l'association étroite entre les films organiques et les particules minérales fines, constituants ayant tous deux, une grande affinité vis-à-vis de l'eau.

Cependant la propriété de rétention de l'eau des croûtes a tendance à augmenter le ruissellement à la surface du sol. Ceci est probablement lié à une saturation rapide et une fermeture de pores résultant du gonflement des matériaux organiques ayant absorbé de l'eau.

Sous l'angle biogéochimique les croûtes microbiotiques constituent :

1. une source importante de matière organique :

- grâce à la fixation du CO_2 atmosphérique qui représente une voie d'entrée du carbone dans le sol. Une grande partie de ce carbone se retrouve dans le sol sous forme de glucides, c'est-à-dire sous forme d'une matière organique fortement biodégradable pouvant servir de source d'énergie aux organismes hétérotrophes du sol ;
- grâce à la fixation de l'azote atmosphérique qui représente une source de

nutriments fondamentaux, pour les organismes non fixateurs d'azote.

La fixation de carbone et d'azote par les cyanobactéries aboutit à la formation d'horizons superficiels riches en ces éléments. Leur présence et leur stabilité dans le profil des sols sont fortement dépendantes de celles des particules minérales fines.

Au total les cyanobactéries ont d'évidentes qualités pionnières qui se traduisent par la formation de substrats stables, favorables à une rétention d'eau plus efficace et plus durable que dans des substrats dépourvus de croûtes, et par un apport d'éléments organiques fondamentaux, sources de nutriments et d'énergie. Elles permettent ainsi le développement ultérieur d'autres micro-organismes, voire des plantes supérieures.

Dans les jachères, la présence de croûtes contribuerait :

1. à l'amélioration du stock organique du sol dû à l'apport direct de substances carbonées et azotées et à la limitation des pertes liées à l'érosion ;
2. au développement d'une activité microbienne, à la faveur de l'apport direct de matière organique ;
3. au développement des espèces herbacées et ligneuses, favorisé par la disponibilité des éléments minéraux et organiques liés à l'activité microbienne.

Ainsi des pratiques d'utilisation des croûtes microbiotiques dans des systèmes de jachère doivent-elles contribuer à une augmentation de l'efficacité et de la réduction de durée des mises en jachère, compatible avec l'évolution démographique et les pratiques agricoles actuelles au Sahel.

Dans la brousse tigrée, la présence de croûtes microbiotiques est contrôlée par la disponibilité de l'eau, selon des modalités semblables à celle qui règle le développement et le déplacement des bandes de végétation. Elle contribue :

1. à la stabilisation et la rétention des particules minérales de taille variée à l'orée de la bande de végétation ;
2. à une meilleure rétention d'eau par apport de matière organique de nature polysaccharidique ;
3. à la structuration optimum du sol et à son enrichissement en C et N au contact même de la bande de végétation.

Ainsi, avant leur destruction par la migration de la bande de végétation, les croûtes microbiotiques installées dans les zones nues de la brousse tigrée participent-elles à la réunion des facteurs les plus favorables à la croissance végétale.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ambouta J. M. K. (1984). - Contribution à l'édaphologie de la brousse tigrée de l'ouest nigérien. Thèse de docteur ingénieur, Université Nancy I, France, 116 p.
- Ambouta J. M. K., Valentin C. & Laverdière M. R., (1996). - Jachères et croûtes d'érosion au Sahel. *Sécheresse*, **7**, pp. 269-275.
- Ambouta J. M. K. (1997). - Définition et caractérisation des structures de végétation contractée au Sahel : cas de la brousse tigrée de l'ouest nigérien. In : *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens*, d'Herbès J. M., Ambouta, J. M. K. & Peltier R. (Eds.), John Libbey Eurotext, Paris, France, pp. 41-57.
- Ashley J., Rusnforth S. R. & Johansen J. R. (1985). - Soil algae of cryptogamic crusts from the Uintah Basin, Utah, U.S.A.. *Great Basin Nat.*, **45**, pp. 432-442.
- Avnimelech Y. B., Troeger B. W. & Reed L. W. (1982). - Mutual flocculation of algae and clay evidence and implications. *Science*, **216**, pp. 63-65.
- Balandreau J. (1975). - Activité nitrogénasique dans la rhizosphère de quelques graminées. Thèse de Doctorat, Université Nancy I, France, 159 p.
- Barbey C. & Couté A. (1976). - Croûtes à cyanophycées sur les dunes du Sahel mauritanien. *Bulletin de l'I.F.A.N.*, **4**, pp. 732-736.
- Bar-Or Y. & Shilo M. (1988). - The role of cell-bound flocculants in coflocculation of benthic cyanobacteria with clay particles. *FEMS Microbiology Ecology*, **53**, pp. 169-174.
- Bauld J. (1984). - Microbial mats in marginal marine environments: Shark bay, Western Australia, & Spencer Gulf, South Australia. In : *Microbial Mats : Stromatolites*, Y. Cohen, R. W. Castenholz & H. O. Halvorson (Eds.), Alan R. Liss, Inc., New York, U.S.A, pp. 39-58.
- Belnap J. & Gardner J. S. (1993). - Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Naturalist*, **53**, pp. 40-47.
- Belnap J., Harper K. T. & Warren S. D. (1993). Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts : nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation. *Arid Soil Res. Rehab.*, **8**, pp. 1-8.
- Belnap J. & Harper K. T. (1994). - Influence of cryptobiotic soil crusts on elemental content of tissue of two desert seed plants. *Arid Soil Res. Rehab.*, **9**, pp. 107-115.
- Bergman B., Gallon J. R., Rai A. N. & Stal L. J. (1997). - N₂ fixation by non-heterocystous cyanobacteria. *FEMS Microbiology Review*, **19**, pp. 139-185.
- Bethge P. E., Holstom C. & Juhlin S. (1966). - Quantitative gas chromatography of mixtures simple sugars. *Svensk Papperstidning, Arg*, **69**, pp. 60-63.
- Beymer R. J. & Klopatek (1991). - Potential contribution of carbon by microphytic crusts in pinyon-juniper woodlands. *Arid Soil Res. Rehab.*, **5**, pp. 187-198.
- Bezdicsek D. F. (1979). - Nitrogen fixation. In : *The Encyclopedia of Soil Science. Part 1, Physics, Chemistry, Biology, Fertility & Technology*, R. W. Fairbridge & C. W Finkl Jr. (Eds.), Encyclopedia of Earth Sciences, volume XII, Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania, pp. 325-332.
- Bliss L. C. & Svoboda J. (1984). - Plant communities & plant production in the western Queen Elisabeth Islands. *Holarctic Ecology*, **7**, pp. 325-344.
- Boiffin J. (1986). - Stages and time-dependency of soil crusting in situ. In : *Assessment of soil surface sealing and crusting*, F. Callebaut, D. Gabriels & M. De Boodt (Eds.), ISSS/Flanders research center for soil erosion and soil conservation, Ghent, pp. 91-98.
- Boiffin J. & Bresson L. M. (1987). - Dynamique de formation des croûtes superficielles : apport de l'analyse microscopique. In: *Micromorphologie des sols/ Soil micromorphology*, N. F. Fedoroff, L. M. Bresson & M. A. Courty (Eds.), Ass. Fr. pour l'étude du sol, Plaisir, France, pp. 393-399.

- Booth W. E. (1941). – Algae as pioneers in plant community succession and their role in erosion control. *Ecology*, **22**, pp. 38-46.
- Bresson L. M. & Valentin C. (1990). - Soil surface crust formation : contribution of micromorphology. *In : Soil Micromorphology : studies in managment & genesis*, A. J. Ringrose & G. S. Humphreys (Eds.), Proc. IX Int. Working Meeting on Soil Micromorphology, Townsville, Australia, July 1992. *Developments in Soil Science*, **22**, Elsevier, Amsterdam, pp. 737-762.
- Bresson L. M. & Cadot L. (1992). - Illuviation and structural crust formation: a micromorphological study of artificially formed crusts. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **56**, pp. 1565-1570.
- Brock T. D. (1975). - Effect of water potential on a Microcoleus (cyanophyceae) from a desert crust. *J. Phycol.*, **11**, pp. 316-320.
- Brotherson J. D. & Rushforth S.R. (1983). - Influence of cryptogamic crusts on moisture relationships of soils in Navajo national monument, Arizona. *Great Basin Naturalist*, **43**, pp. 73-78.
- Bruand A., L. P. D'Acqui, Nyamugafata P., Darthout R. & Ristori G. G. (1993). - Analysis of porosity in a tilled "crusting soil" in Zimbabwe. *Geoderma*, **59**, pp. 235-248.
- Cameron R. E. & Blank G. B. (1966). - Desert algae: soil crusts and diaphanous substrata as algal habitats. *JPL technical paper*, **32-971**, 1-41.
- Cameron R. (1969). – Cold desert characteristics and problems relevant to other arid lands. *In : Arid lands perspective*, W. G. McGinnies & B. J. Goldman (Eds.), University of Arizona Press, Tucson, Arizona, pp. 167-205.
- Cameron R. E. (1978). - The perplexity of desert preservation in threatening world. *In : Earth care : global protection of natural areas*, Schoefield E. A. (Ed.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 411-443.
- Campbell S. E. (1979). - Soil stabilization by a prokaryotic desert crust: implications for precambrian land biota. *Origin of Life*, **9**, pp. 335-348.
- Campbell S. E., Seeler J. S. & Golubic S. (1989). - Desert crust formation & soil stabilization. *Arid soil Res. Rehab.*, **3**, pp. 217-228.
- Casenave A. & Valentin C. (1989). – Les états de surface de la zone sahélienne. Influence sur l'infiltration. ORSTOM éditions, coll. Didactiques, Paris, 230 p.
- Chenu C. (1993). - Clay- or sand-polysaccharide associations as model for the interface between micro-organisms & soil: water related properties & microstructure. *Geoderma*, **56**, pp. 143-156.
- Cornet A. (1992). - Relations entre la structure spatiale des peuplements végétaux et le bilan hydrique des sols de quelques phytocénoses en zone aride. *In : L'aridité, une contrainte au développement*, E. Le Floch, M. Grouzis, A. Cornet & J.C. Bille (Eds.), ORSTOM éditions, coll. Didactiques, Paris, France, pp. 241-261.
- Courault D., D'Herbes J. M. & Valentin C. (1990). – Le bassin versant de Sama Dey : premières observations pédologiques et phyto-écologiques, ORSTOM éditions, Paris, France, 31 p.
- Cowie G. L. & Hedges J. I. (1984). - Determination of neutral sugars in plankton, sediments, & wood by capillary gas chromatography of equilibrated isomeric mixtures. *Analytical Chemistry*, **56**, pp. 497-504.
- Dade W. B., Davis J. D., Nichols P. D., Nowell A. R. M., Thistle D., Trexler, M. B. & White D. C., (1990). - Effects of bacterial exopolymer adhesion on entrainment of sand. *Geomicrobiology Journal*, **8**, pp. 1-16.
- Danin A., Bar-Or Y., Dor I. & Yisraeli T. (1989). - The role of cyanobacteria in stabilization of sand dunes in Southern Israel. *Ecologia Mediterranea*, **XV**, pp. 55-64.
- Danin A. (1996). - Plants of deserts dunes. Springer-Verlag, New York, 177 p.

- De Philippis R., Liebzeit G. & Josefsson B. (1993). – Exopolysaccharide production by a unicellular cyanobacterium isolated from a hypersaline habitat. *J. of Appl. Phycol.*, **5**, pp. 387-394.
- De Rouw A (1998). - Gestion de la fertilité du sol sur un terroir sahélien. Fumure animale, matière organique et encroûtement superficiel du sol dans les systèmes de culture du mil, étude au Niger. *Agriculture et Développement*, **18**, pp. 63-70.
- De Winder B. (1990). - Ecophysiological strategies of drought-tolerant phototrophic microorganisms in dune soils, Thesis, University of Amsterdam, The Netherlands, 94 p.
- Défarge C., Trichet J., Jaunet A. M., Robert M., Tribble J. & Sansone F. (1996). – Texture of microbial sediments revealed by cryo-scanning electron microscopy. *J. Sed. Res.*, **66**, pp. 935-947.
- Défarge C. (1997). - Apports du cryo-microscope électronique à balayage et du microscope électronique à balayage haute résolution à l'étude des matières organiques et des relations organo-minérales naturelles. Exemple des sédiments microbiens actuels. *Comptes Rendus Académie Sciences*, t.324, série II a, pp. 553-561.
- Défarge C., Malam Issa O. & Trichet J. (1999). – Apports du cryo-microscope électronique à balayage à émission de champ à l'étude des matières organiques et des relations organo-minérales naturelles. II- Application aux croûtes microbiotiques des sols. *Comptes Rendus Acad. Sciences* (sous presse).
- Dubois D., Icole M., & Trichet J. (1978). - Les formations ferrugineuses du Continental terminal du bassin des Iullemeden (Niger occidental) : sédiments, transformations post-sédimentaires et cuirassements. *Travaux et Documents Centre Geog. Tropic.*, CNRS, **33**, pp. 361-379.
- Dulieu D., Gaston A., & Darley J. (1977). - La dégradation des pâturages de la région de N'Djamena (République du Tchad) en relation avec la présence de cyanophycées psammophiles : Etude préliminaire. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.*, **30**, pp. 181-190.
- Eldridge D. J. (1993). - Cryptogams, vascular plants, & soil hydrological relations: some preliminary results from the semiarid woodlands of eastern Australia. *Great Basin Naturalist*, **53**, pp. 48-58.
- Eldridge D. J. & Greene R. S. B. (1994a). - Microbiotic soil crusts : a review of their role in soil & ecological processes in the rangelands of Australia. *Aust. J. Soil Res.*, **32**, pp. 389-415.
- Eldridge D. J. & Greene R. S. B. (1994 b). Assessment of sediment yield from a semi-arid red earth with varying cover of cryptogams. *J. Arid Envir.*, **26**, pp. 221-232.
- Ernst A., Chen T. W. & Böger P. (1987). – Carbohydrate formation in rewetted terrestrial cyanobacteria. *Oecologia*, **72**, pp. 574-576.
- Fattom A. & Shilo M. (1984). – Hydrophobicity as an Adhesion Mechanism of Benthic Cyanobacteria. *Applied & Environmental Microbiology*, **47**, pp. 135-143.
- Fay P. (1992). – Oxygen relations of nitrogen fixation in cyanobacteria. *Microbiological Review*, **56**, pp. 340-373.
- Feldmann J. (1978). – Les algues. In : *Précis de botanique*, Abbayes H., Chadefaud M., Feldmann J., Ferré Y., Gaussen H., Grassé P. P., & Prévot A. R., Masson, Paris, pp. 67-85.
- Fies J. C. & Bruand A. (1990). - Textural porosity of a silty clay using pore volume balance estimation, mercury porosimetry and quantified backscattered electron scanning image (BESI). *Geoderma*, **47**, pp. 209-219.
- Flechtner V. R. & Johansen J. R. (1994). – 1994. Algal floras of wet wall habitats in western North America. *Am. J. of Botany*, **81**, pp. 108.
- Frontier S. & Pichod-Viale D. (1993). - Écosystèmes : structure – fonctionnement – évolution. Masson, Paris (France), 447 p.

- Galle S., Seghieri J. & Mounkaila H. (1997). - Fonctionnement hydrologique et biologique à l'échelle locale. Cas d'une brousse tigrée au Niger. In : *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens*, J. M d'Herbès, J. M. K. Ambouta, & R. Peltier (Éds.), John Libbey Eurotext, Paris, France, pp. 105-118.
- Galun M., Burbrick P. & Garty J. (1982). - Structural and metabolic diversity of two desert lichen populations. *J. Hattori Bot. Lab.*, **53**, pp. 321-324.
- Garcia-Pichel F. & Castenholz R.W. (1991). - Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment. *Journal of Phycology*, **27**, pp. 395-409.
- Graetz R. D. & Tongway D. J. (1986). - Influence of grazing management on vegetation, soil structure, nutrient distribution and the infiltration of applied rainfall in a semi-arid chenopod shrubland. *Aust. J. Ecol.*, **11**, 347-360.
- Greene R. S. B. & Tongway D. J. (1989). - The significance of (surface) physical and chemical properties in determining soil surface condition of the red-earths in rangelands. *Australian J. Soil Res.*, **27**, pp. 213-225.
- Greene R. S. B., Chartres C. J. & Hodgkinson K. C. (1990). - The effect of fire on the soil in a degraded semi-arid woodland. I. Cryptogam cover & physical & micromorphological properties. *Aust. J. Soil Res.*, **28**, pp. 755-777.
- Greigert, J. (1966). - Description des formations crétaées et tertiaires du bassin des Iullemmeden (Afrique occidentale). Publications de la Direction Mines et Géologie, Niamey, Niger, 234 p.
- Guennelon R. (1994). - Le sol et l'eau. In : *Pédologie : 2. constituants et propriétés du sol*, Ed. Masson, Paris, France, pp. 395-423.
- Guggenberger G., Christensen B. T. & Zech W. (1994). - Land-use effects on the composition of organic matter in particle-size separates of soil: I. Lignin and carbohydrate signature. *European J. of Soil Science*, **45**, pp. 449-458.
- Harper K. T. & Marble J. R. (1988). - A role for non vascular plants in management of arid and semiarid rangelands. In : *Vegetation science applications for rangeland analysis and management*, P. T. Tueller (Ed.), Kluwer Academic Publishers, London, U. K., pp.135-169.
- Harper K. T. & Pendleton R. L. (1993). - Cyanobacteria and cyanolichens : can they enhance availability of essential minerals for higher plants? *Great Basin Naturalist*, **53**, pp. 59-72.
- Harris D. et Dart P. J. (1973). - Nitrogenase activity in the rhizosphere of *Stachys sylvatica* and some other dicotyledenous plants. *Soil Biol. Biochem.*, **5**, pp. 277-279.
- Hartley A. E. & Schlesinger W. H. (1994). Potential ecosystem controls on nitrogen fixation in soil crusts of the Chihuahuan desert, southern New Mexico. *Am. J. Botany*, **81**, pp. 109.
- Ho K. K. & Krogmann D. W. (1982). - Chapter 8, Photosynthetic. In : *The biology of Cyanobacteria*, Carr N. G. & Whitton B. A. (Eds), Blackwell Scientific Publications, Botanical Monographs volume 19, pp. 191-214.
- Ichaou A. & d'Herbès J. M. (1997). - Productivité comparée des formations structurées et non structurées dans le Sahel nigérien. In : *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens*, d'Herbès J. M., Ambouta J. M. K. & Peltier R. (Éds.), John Libbey Eurotext, Paris, France, pp. 119-130.
- Isichei A. O. (1980). - Nitrogen fixation by blue-green algal soil crusts in Nigeria savanna. In : *Nitrogen cycling in west african ecosystems*, T. Rosswall (Ed.), SCOPE-UNEP, International Nitrogen Unit, Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm, pp. 191-198.
- Jeffries D. L., Klopatek J. M., Link S. O. & Bolton Jr H. (1992). - Acetylene reduction by cryptogamic crusts from a blackbrush community as related to resaturation & dehydration. *Soil Biol. Biochem.*, **24**, pp. 1101-1105.

- Johansen J. R. (1993). - Cryptogamic crusts of semiarid & arid lands of North America. *J. Phycol.*, **29**, pp. 140-147.
- Jouany C., Chenu C. & Chassin P. (1992). - Détermination de la mouillabilité des constituants du sol à partir de mesures d'angles de contacts : revue bibliographique. *Science du Sol*, **135**, pp. 184-192.
- Kerhervé P. (1996). - Les monosaccharides marqueurs de l'origine et de l'état de dégradation de la matière organique particulaire en milieu marin. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan, France, 175 p.
- Kilian C. (1931). - Des principaux complexes continentaux du Sahara. *C. R. som. S. G. F.*, pp. 109-111.
- Killian Ch. & Fehér D. (1939). Recherche sur la microbiologie des sols désertiques. Paul Lechevalier (Ed.), 127 pp.
- Kleiner E. F. & Harper K. T. (1972). - Environment and community organization in the grasslands of Canyonlands National Park. *Ecology*, **53**, pp. 229-309.
- Kleiner E. F. & Harper K. T. (1977). - Soil properties in relation to cryptogamic groundcover in Canyonlands National Park. *Journal of Range Management*, **30**, pp. 202-205.
- Klock J., Baas M., Cox H. C., de Leeuw J. W., Rijpstra W. I. C. & Schenck P. A. (1984). - Qualitative & quantitative characterization of the total organic matter in a recent marine sediment (part II). *Org. Geoch.*, **6**, pp. 265-278.
- Lamotte M. (1993). - Les sols sableux à forte cohésion des zones tropicales arides. Etude du hardé lagadgé au Nord-Cameroun. Thèse de Doctorat, Université Paris VI, France, 315 p.
- Lange O. L., Kidron G. J., Büdel B., Meyer A., Kilian E. & Abeliovich A. (1992). - Taxonomic composition & photosynthetic characteristics of the 'biological soil crusts' covering sand dunes in the western Negev desert. *Functional Ecology*, **6**, pp. 519-527.
- Lange O. L., Meyer A., Zellner H. & Heber U. (1994). - Photosynthesis & water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology*, **8**, pp. 253-264.
- Larre-Larrouy M. C. & Feller C. (1997). - Determination of carbohydrates in two ferrallitic soils: analysis by capillary gas chromatography after derivatization by silylation. *Soil Biol. Biochem.*, **29**, n° 9/10, pp. 1585-1589.
- Le Bissonnais Y. (1990). - Experimental study & modelling of soil surface crusting processes. *In : Soil erosion, experiments & models*, R.B. Bryand (Ed.), *Catena suppl.*, **17**, pp. 13-28.
- Le Bissonnais Y. (1996). - Aggregate stability and assessment of crustability and erodibility : I. Theory and methodology. *European Journal of Soil Science*, **47**, pp. 425-437.
- Le Houerou H. N. (1970). - North Africa : past, present, future. *In : Arid lands in transition*, H. E. Dregne (Ed.), Am. Ass. of the Adv. Sci., Washington, D.C., pp. 227-278.
- Léonard J. & Rajot J. L. (1998). - Effets induits du paillage post-cultural d'un sol sableux encroûté au Sahel. Conséquences sur l'amélioration de son fonctionnement hydrique. *Agriculture et Développement*, **18**, pp. 39-45.
- Liere L. V., & Walsby A. E. (1982). - Interactions of cyanobacteria with light. *In : The biology of cyanobacteria*, N. G. Carr & B. A. Whitton (Éds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, pp. 9-45.
- Loope W. L., & Gifford G. F. (1972). - Influence of a soil microfloral crust on select properties of soils under pinyon-juniper in southeastern Utah. *J. Soil & Water Conserv.*, **27**, pp. 164-167.
- Lynch J. M. & Bragg E. (1985). - Microorganisms and soil aggregate stability. *In : Advances in Soil Science*, vol. 2, Springer-Verlag, New York, pp. 134-171.
- Macgregor A. N., & Johnson D. E. (1971). - Capacity of desert algal crusts to fix atmospheric nitrogen. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **35**, pp. 843-844.

- Malam Issa O. (1995). - Premières données sur les biofilms microbiens à la surface de sols du Niger. Résultats micropédrographiques et géochimiques. Rapport de DEA. Université d'Orléans, France, 66 p.
- Malam Issa O., Trichet J., Défarge C., Couté A. & Valentin C. (1999). - Morphology and microstructure of microbiotic soil crusts on a tiger bush sequence (Niger, Sahel). *Catena* (sous presse).
- Mayland H. F. & MacIntosh T. H. (1966). - Availability of biologically fixed atmospheric nitrogen-15 to higher plants, *Nature*, **209**, pp. 421-422.
- McConnaughey T. (1998). - Acid secretion, calcification, and photosynthetic carbon concentrating mechanisms. *Can. J. Bot.*, **76**, pp. 1119-1126.
- McKenna Neuman C., Maxwell C. D. & Boulton J. W. (1996). - Wind transport of sand surfaces crusted with photoautotrophic microorganisms. *Catena*, **27**, pp. 229-247.
- Mehta V. B. & Vaidya B. S. (1978). - Cellular & extracellular polysaccharides of the blue-green alga Nostoc. *Journal of Experimental Botany*, **29**, pp. 1423-1430.
- Moers M. C., Baas M., Boon J. J. & De Leeuw J. W. (1990). - Molecular characterization of total organic matter & carbohydrates in peat samples from a cypress swamp by pyrolysis-mass spectrometry & wet-chemical methods. *Biogeochemistry*, **11**, pp. 251-277.
- Mopper K. (1973). - Aspects of the biogeochemistry of carbohydrates in aquatic environments. Thesis, M. I. T. Woods Hole Oceanographic Inst. Joint Program in Oceanography.
- Neumann A. C., Gebelein C. D. & Scoffin T. P. (1970). - The composition, structure & erodability of subtidal mats, Abaco, Bahamas. *Journal of Sedimentary Petrology*, **40**, pp. 274-297.
- Norton L. D. (1987). - Micromorphological study of surface seals developed under simulated rainfall. *Geoderma*, **40**, pp. 127-140.
- Novichkova-Ivanova L. N. (1972). Soil algae of middle asian deserts. In : *Ecophysiological foundation of ecosystem productivity in the arid zone*, L. E. Rodin (Ed.), Académie des Sciences, Leningrad, pp. 180-182.
- Oades J. M., Kirkman M. A. & Wagner G. H. (1970). - The use of gas-liquid chromatography for the determination of sugars extracted from soils by sulfuric acid. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **34**, pp. 230-235.
- Oades J. M. (1984). - Soil organic matter and structure stability mechanisms and implication for management. *Plant and Soil*, **76**, pp. 319-337.
- O'Neill A. L. (1994). - Reflectance spectra of microphytic soil crusts in semi-arid Australia. *Int. J. Remote Sensing*, **15**, pp. 675-681.
- Pansu M. (1992). - Les sucres neutres dans les sols : opportunité et tentatives d'amélioration de leur détermination. Document ORSTOM, Montpellier, France, **4**, pp. 1-21.
- Patterson G. M. L. (1996). - Biotechnological applications of cyanobacteria. *J. Sci. Ind. Res.*, **55**, pp. 669-684.
- Pentecost A. (1985). - Investigation of variation in heterocyst numbers, sheath development and false-branching in natural populations of Scytonemataceae (Cyanobacteria). *Arch. Hydrobiol.*, **102**, pp. 343-353.
- Pérez F. L. (1997). - Microbiotic crusts in the high equatorial Andes, & their influence on paramo soils. *Catena*, **31**, pp. 173-198.
- Pluis J. L. A. & Van Boxel J. H. (1993). - Wind velocity and algal crusts in dune blowouts. *Catena*, **20**, pp. 581-594.
- Potts M. (1994). - Dessication tolerance of prokaryotes. *Microbiological Reviews*, **58**, pp. 755-805.
- Puget P., Angers D. A. & Chenu C. (1999). - Nature of carbohydrates associated with water-stable aggregates of two cultivated soils. *Soil Biol. Biochem.*, **31**, pp. 55-63.

- Reynaud P. A., & Roger P. A. (1981). - Variations saisonnières de la flore algale et de l'activité fixatrice d'azote dans un sol engorgé de bas de dune. *Rev. Écol. Biol. Sols*, **18**, pp. 9-27.
- Reynaud P. A. (1987). - Ecology of nitrogen-fixing cyanobacteria in dry tropical habitats of West Africa : A multivariate analysis. *Plant and Soil*, **98**, pp. 203-220.
- Reynaud P. A. & Lumpkin T. A. (1988). - Microalgae of the Lanzhou (China) cryptogamic crust. *Arid Soil Res. Rehab.*, **2**, pp. 145-155.
- Rogers R. W. & Lange R. T. (1966). - Nitrogen fixation by lichens of arid soil crusts. *Nature*, **209**, pp. 96-97.
- Roger P. A. & Kulasooriya S. A. (1980). Blue-green algae and rice. International Rice Institute, Los Banos, Philippines, 112 p.
- Rogers S. L. & Burns R. G. (1994). - Changes in aggregate stability, nutrient status, indigenous microbial populations, & seedling emergence, following inoculation of soil with *Nostoc muscorum*. *Biol. Fert. Soils*, **18**, pp. 209-215.
- Schidlowski M., Matzigkeit U. & Krumbein W. E. (1984). - Superheavy organic carbon from hypersaline microbial mats, assimilatory pathway & geochemical implications. *Naturwissenschaften*, **71**, pp. 303-308.
- Schieber J. (1999). - Microbial mats in terrigenous clastics : the challenge of identification in the rock record. *Palaios*, **14**, pp. 3-12.
- Schollhorn R. et Burris R. H. (1967). - Acetylene as a competitive inhibitor of N₂ fixation. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **58**, pp. 213-216.
- Selosse M. A. (1996). - Les cyanobactéries, d'étonnants procaryotes autotrophes. *Biologie et Géologie*, **3**, pp. 481-527.
- Shields L. M., Mitchell C. & Drouet F. (1957). - Alga- & lichens-stabilized surface crusts as soil nitrogen sources. *Am. J. Bot.*, **44**, pp. 489-498.
- Sherer S., Ernst A., Chen T. W. & Böger P. (1984). - Rewetting of drought-resistant blue-green algae : time course of water uptake and reappearance of respiration, photosynthesis, and nitrogen fixation. *Oecologia*, **62**, pp. 418-423.
- Sigleo A. C. (1996). - Biochemical components in suspended particles & colloids: carbohydrates in the Potamac & Patuxent estuaries. *Org. Geoch.*, **24**, pp. 83-93.
- Skarpe C. & Henriksson E. (1987). - Nitrogen fixation by cyanobacterial crusts & by associative-symbiotic bacteria in western Kalahari, Botswana. *Arid Soil Res. Rehab.*, **1**, pp. 55-59.
- Skujins J. & Klubek B. (1978). - Nitrogen fixation & denitrification in arid soil cryptogamic crust microenvironments. In : *Environmental biochemistry & geomicrobiology*, t. 2, W. E. Krumbein, (Ed.), Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, Michigan, USA, pp. 543-552.
- Skujins J. (1984). - Microbial ecology of desert soils. In : *Advances in microbial ecology*, C. C. Marshall (Ed.), **7**, pp. 49-91.
- Snyder J. M. & Wullstein L. H. (1973). - The role of desert cryptogams in nitrogen fixation. *American Midland Naturalist*, **90**, pp. 257-265.
- Stal L.J., Grossberger S. & Krumbein W.E. (1984). Nitrogen fixation associated with the cyanobacterial mats of a marine laminated microbial ecosystem. *Marine Biology*, **82**, pp. 217-224.
- Stal J. L. (1988). - Nitrogen fixation in cyanobacterial mats. In : *Methods in enzymology*, vol. 167, *Cyanobacteria*, L. Packer & A. N. Glazer (Eds.), Academic Press, New York, pp. 474-483.

- Stal J. L. (1994). – Microbial mats in coastal environments. *In : Microbial mats. Structure, development and environmental Significance*, L. J. Stal & P. Caumette (Eds.), Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp. 21-32.
- Stal L. J. (1995). - Physiological ecology of cyanobacteria in microbial mats & other communities. *New Phytol.*, **131**, pp. 1-32.
- Starks T. L. & Shubert L. E. (1979). - Algal colonization on a reclaimed surface mined area in western North Dakota. *In : Ecology and coal resource development*, M. K. Wali (Ed.), Pergamon Press, New York, pp. 652-660.
- St-Clair L. L. & Johansen J. R. (1993). – Introduction to the symposium on soil crust communities. *Great Basin Naturalist*, **53**, pp. 1-4.
- Stewart W. D. P., Sampaio M. J., Isichei A. O. & Sylvester-Bradley R. (1978). - Nitrogen fixation by soil algae of temperate & tropical soils. *In : Limitations & potentialities for biological nitrogen fixation in the tropics*, J Döbereiner., R. H. Burris, & A. Hollaender (Eds.), Plenum Press, New York, pp. 41-63.
- Sweeley C.C., Bentley R., Makita M. & Wells W. W. (1963). - Gas-liquid chromatography of trimethylsilyl derivatives of sugars & related substances. *J. Amer. Chem. Soc.*, **85**, pp. 2497-2507.
- Tardy Y. (1993). – Pétrologie des latérites et des sols tropicaux. Ed. Masson, Paris, 459 p.
- Teot A. T. & Daniels S. L. (1969). *Environ. Sci. Technol.*, **3**, pp. 825.
- Tisdall J. M. & Oades J. M. (1982). - Organic matter & water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.*, **33**, pp. 141-163.
- Valentin C. (1981). - Organisations pelliculaires superficielles de quelques sols de région subdésertique (Agadez-Niger). Dynamique de formation et conséquences sur l'économie en eau. Thèse de Doctorat, Université Paris VI, 259 p.
- Valentin C. & Bresson L. M. (1992). - Morphology, genesis & classification of surface crusts in loamy & sandy soils. *Geoderma*, **55**, pp. 225-245.
- Valentin C. (1994). - Sécheresse et érosion au Sahel. *Sécheresse*, **5**, pp. 191-198.
- Verrecchia E., Yair A., Kidron G. J. & Verrecchia K (1995). - Physical properties of the psammophile cryptogamic crust & their consequences to the water regime of sandy soils, north-western Negev desert, Israël. *Journal of Arid Environments*, **29**, pp. 427-437.
- Weckesser J. & Drews G. (1979). - Lipopolysaccharides of photosynthetic prokaryotes. *Annual Review of Microbiology*, **33**, pp. 215-239.
- West N. E. (1990). - Structure & function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*, **20**, pp. 180-223.
- Whitton B. A. (1992). - Diversity, ecology, & taxonomy of the cyanobacteria. *In : Photosynthetic prokaryotes*, H. Nicholas, N. Mann, G. Carr. (Eds.), Plenum Press., New York, pp. 1-51.
- Yair A. (1990). - Runoff generation in a sandy area-the Nizzana sands, western Negev, Israel. *Earth Surface Processes and Landforms*, **15**, pp. 597-609.
- Zaady E., Groffman P. & Moshe S. (1998). - Nitrogen fixation in macro- & microphytic patches in the Negev Desert. *Soil Biol. Biochem.*, **30**, pp. 449-454.

PLANCHES ET ANNEXES

PLANCHE I

Planche I : Vues générales du terrain des sites étudiés.

Abréviations communes à plusieurs photos : ST3 : croûtes structurales à 3 horizons ; E : croûtes d'érosion ou loupes d'érosion ; Pl : horizon plasmique superficiel.

Photos 1-2 : Vues de la parcelle Hama. (1) Surfaces partagées entre les croûtes microbiotiques, les plants de *Zornia* et les loupes d'érosion. Les surfaces sombres (à gauche) correspondent à des croûtes microbiotiques (flèches, parties très sombres) traversées par *Zornia glodichiata*. Les surfaces grises correspondent à des croûtes microbiotiques non recouvertes. Les surfaces claires sont les loupes d'érosion (E) couvertes de croûtes structurales (ST3) et des croûtes d'érosion. Même échelle que la photo 2. (2) Surface partagée entre des plants de *Guiera senegalensis* et de *Zornia*, des croûtes microbiotiques et des croûtes physiques. Au premier plan zone d'association de croûtes microbiotiques (sombres) et de plants de *Zornia*, organisés en un réseau formé de zones où la densité des *Zornia* est élevée (flèches) alternant avec des zones à faible densité de *Zornia* est faible. Au milieu de la photo une loupe d'érosion (zone nue) couverte de croûtes structurales (ST3, zone claire), d'érosion (E, zone beige) et microbiotiques (grises). Au fond végétation de *Guiera senegalensis*, couvert herbacé (zones d'association des *Zornia* et des croûtes) et loupe d'érosion (zone nue, claire). Les arbres sur la photo 2 sont hauts de 2 à 3 m.

Photos 3-4 : Vues de la surface de l'aire de ruissellement de la parcelle A2 (tableau 1). (3) Avant sarclage (17/07/98). La surface est partagée entre des croûtes microbiotiques (zones sombres), des plants de *Zornia* et des croûtes physiques : structurales (ST3), d'érosion (E) et des horizons superficiels plasmiques (Pl, zones très claires). (4) Après sarclage. La surface est partagée entre des fragments de ST3, des fragments de croûtes microbiotiques (flèches) et des horizons plasmiques superficiels (Pl, zones très claires). Les côtés du cadre métallique carré mesurent 1 m.

Photos 5-6 : Vues de la surface de l'aire de ruissellement de la parcelle J2 (tableau 1). (5) Observations du 17/07/98 (date de mise en place). La surface est couverte de croûtes microbiotiques (zones sombres et grises), de croûtes physiques : d'érosion (flèches), structurales (ST3), et d'horizons plasmiques superficiels (Pl). (6) Observations du 4/9/98. La surface est couverte des mêmes éléments que dans la photo 5. Noter la diminution des surfaces occupées par les croûtes microbiotiques (zones sombres) et l'augmentation des surfaces couvertes par de croûtes physiques : structurales (ST3), d'érosion (E), et d'horizons plasmiques superficiels (Pl, zones très claires). Cadre métallique : 1 m x 1m.

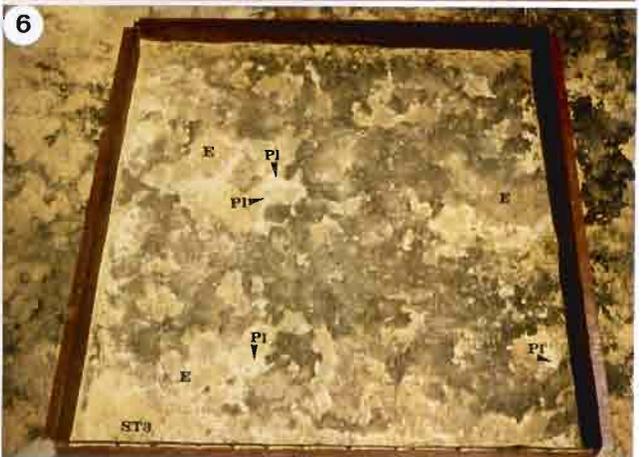
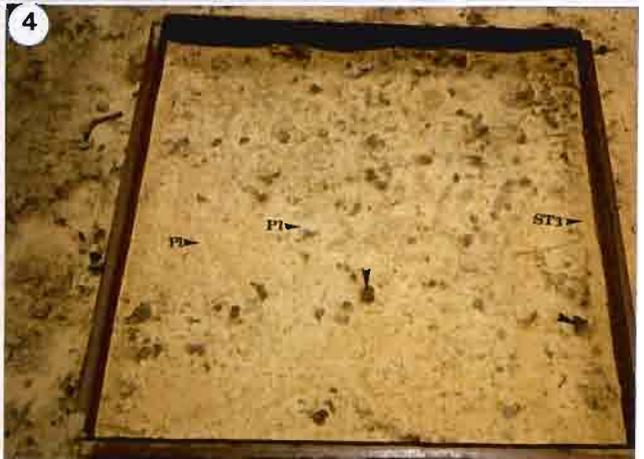
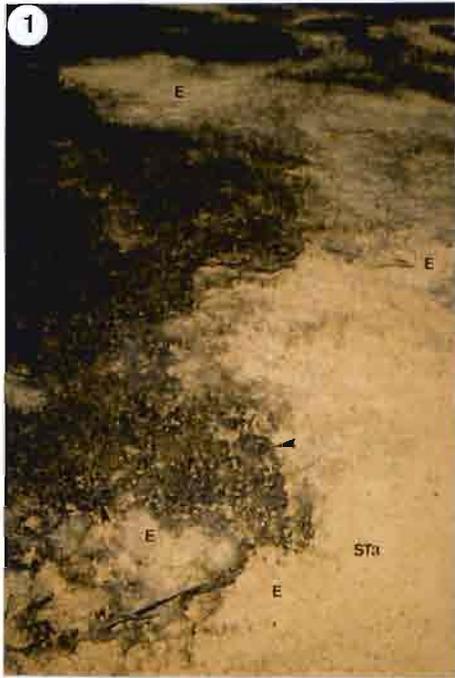


PLANCHE I (suite)

Planche I (suite) : Vues générales du terrain et des sites étudiés.

Abréviations communes à plusieurs photos : ST3 : croûtes structurales à 3 horizons ; E : croûtes d'érosion ; Pl : horizon plasmique superficiel.

Photo 7 : Aire de ruissellement de la parcelle Z2. Vue du goulot et du tuyau reliant l'aire de ruissellement au système collecteur des eaux de ruissellement et des terres érodées. L'aire de ruissellement est occupée par des croûtes physiques structurales (ST3) et des horizons plasmiques superficiels (Pl). Cadre métallique 1m x 1 m.

Photo 8 : Mode de prélèvement des échantillons. Boîte renversée et enfoncée progressivement dans le sol. Le sol est tranché au niveau de la pointe du couteau. La boîte mesure 17 cm de long sur 11 cm de large.

Photo 9 : Vue aérienne de la brousse tigrée à une centaine de km au nord de Niamey (bassin des Iullemeden). Au premier plan une portion de plateau armée par des cuirasses latéritiques (bordure sombre). La surface du plateau est partagée entre les bandes de végétation (flèches) disposées parallèlement aux courbes de niveau, et les zones nues. La portion de plateau visible au premier plan a une dimension d'environ un kilomètre dans sa plus grande longueur.

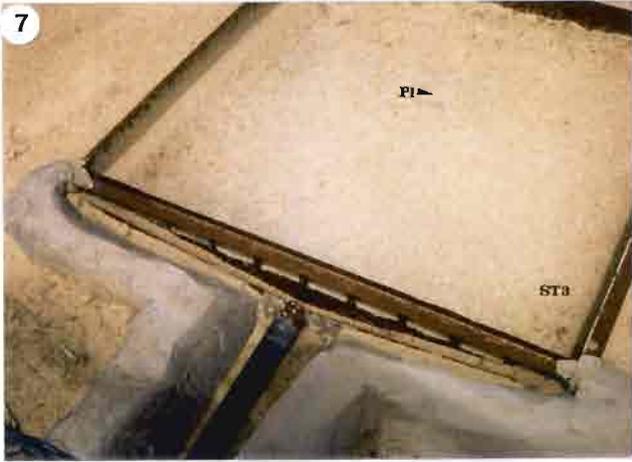


PLANCHE II

Planche II : Vues de la surface des croûtes microbiotiques observées au stéréomicroscope.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; B: boules de *Nostocs* ou micro-organismes coccoïdes ; C : organismes en forme de cupule ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons).

Photos 1-3 : Parcelle Chef 1. (1) Vue d'ensemble de la surface. Zones riches en filaments (F) disposés en réseau (zones sombres, à droite au milieu et à gauche de la photo) et zones d'accumulation de particules de sables moyens à grossiers (flèches). (2) Détail des zones riches en filaments enserrant des particules de sables grossiers (Q) et portant des particules fines collées sur leurs surfaces (flèches). (3) Vue de la structure de la croûte superficielle au-dessous des zones tout à fait superficiel (photos 1 et 2). Noter les filaments verts (F) qui se développent entre des particules grossières agrégées (Q) et qui portent des particules fines collées à leurs surfaces (flèches).

Photos 4 : Vue d'ensemble de la surface occupée par des filaments rouges (F) disposés en réseau, associés à des particules fines. Au-dessous de cette couche superficielle riche en filaments rouges on observe un niveau riche en filaments verts (zones sombres fléchées).

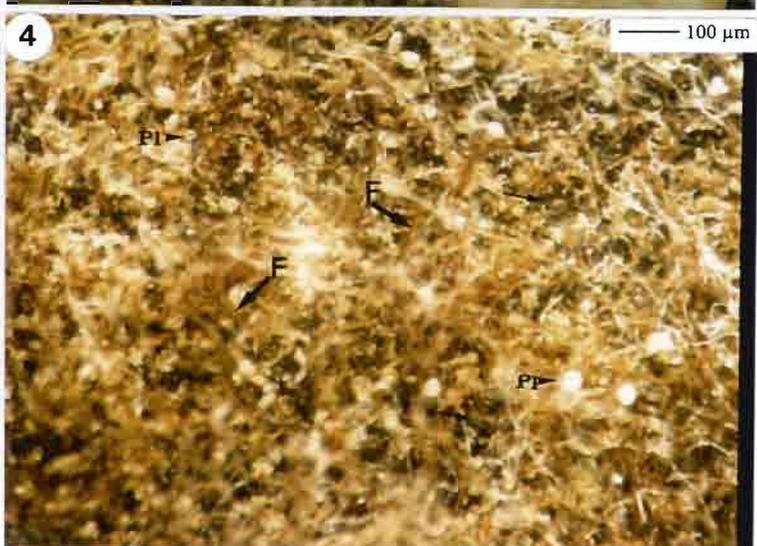
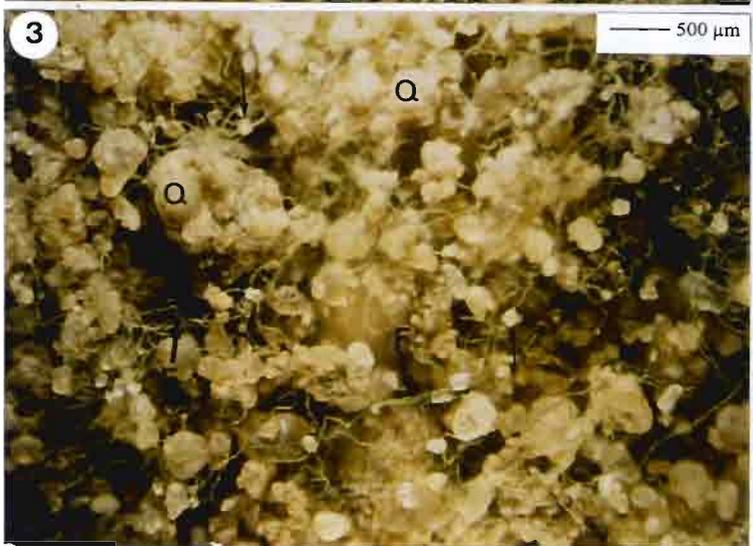
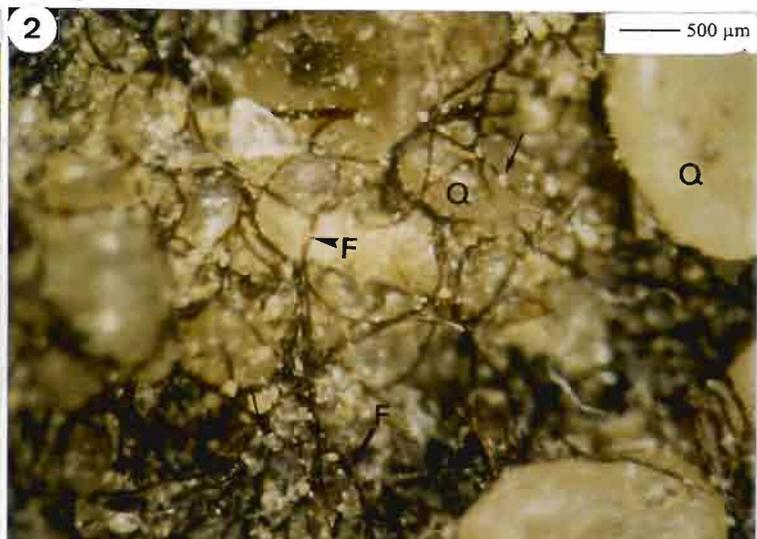


PLANCHE II (suite)

Planche II (suite) : Vues de la surface des croûtes microbiotiques observées au stéréomicroscope.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; B: boules de *Nostocs* ou micro-organismes coccoïdes ; C : organismes en forme de cupule ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons).

Photos 5 : (5) Parcelle Chef 2. Détail du réseau de filaments. Les filaments (F) portent des particules fines collées à leurs surfaces (flèches).

Photos 6-7 : Parcelle Chef 3. (6) Vue d'ensemble du réseau de filaments. La surface est partagée entre des amas localisés où la densité des filaments est très élevée (zones sombres) et des zones où la densité de filaments est plus faible (zones plus claires). Les filaments enserrant les particules de sables grossiers (Q). De nombreuses particules fines à moyennes sont piégées dans les amas de filaments (flèches). (7) Détail du réseau de filaments. Les zones à forte densité de filaments (coin gauche en bas de la photo) sont juxtaposées aux zones à faible densité de filaments (au milieu, en haut et à droite de la photo). Les filaments enserrant les particules grossières (Q) et des particules moyennes à fines sont collées à leurs surfaces (flèches).

Photos 8-9 : Parcelle Hama. (8) Détail du réseau de filaments. Les filaments (F) enserrant les particules grossières et les particules fines adhèrent à leurs surfaces (flèches). (9) Surfaces portant des colonies de *Nostoc* (B) associées à quelques filaments (F). Des particules minérales fines adhèrent à la surface des boules de *Nostoc* (B). Quelques éléments grossiers sont saillants par rapport à cette surface, collés par adhésion à la surface des *Nostoc* ou enserrés par des filaments.

Photo 10 : Parcelle Abdou. (10) Filaments (F) formant un réseau superficiel dense. Des particules minérales organisées en agrégats (flèche) sont retenues à la surface de ce réseau.

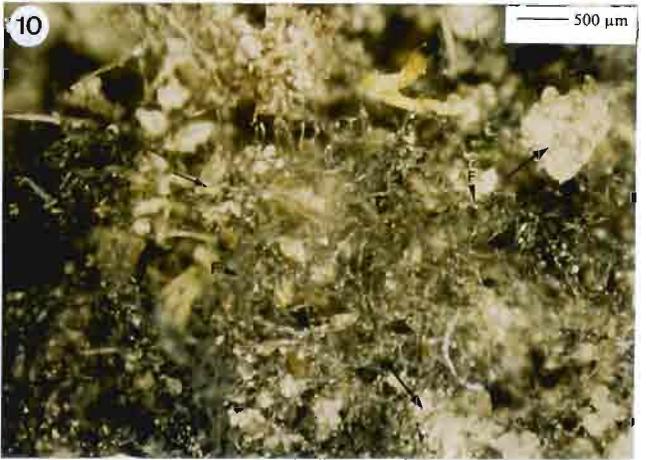
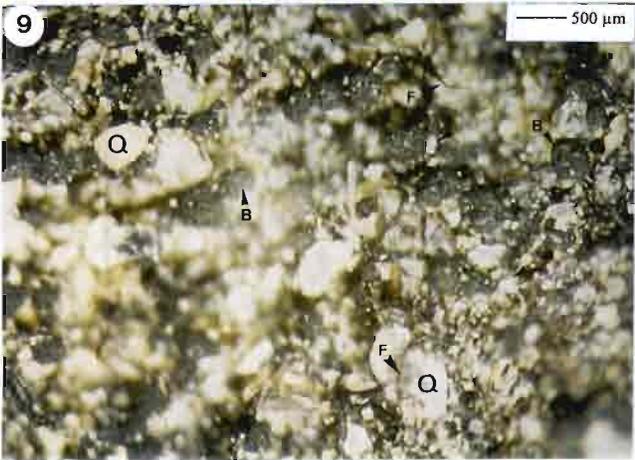
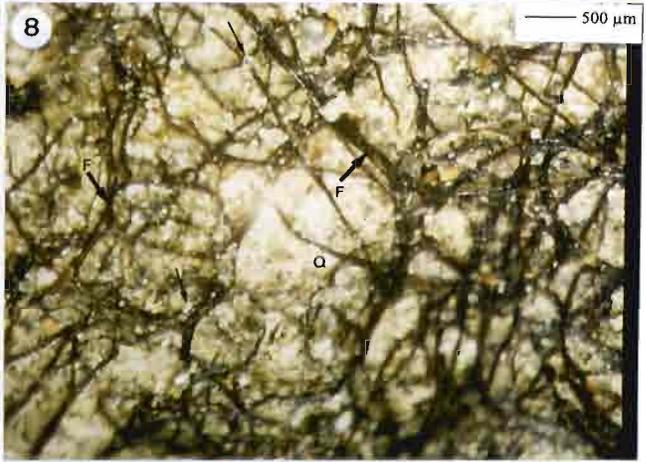
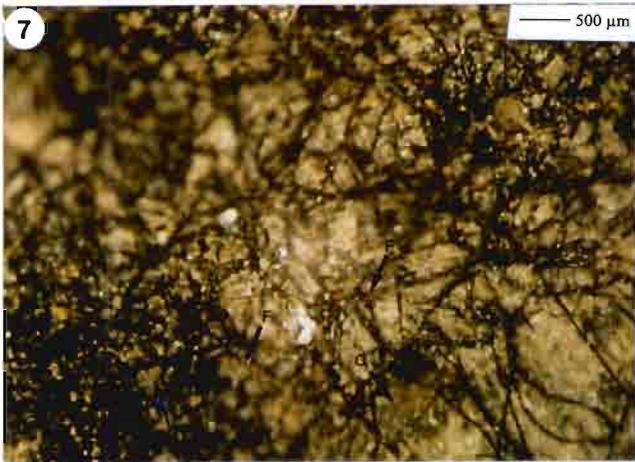
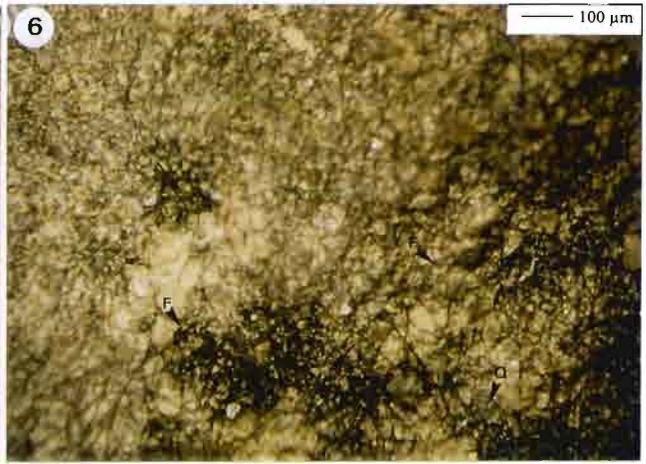
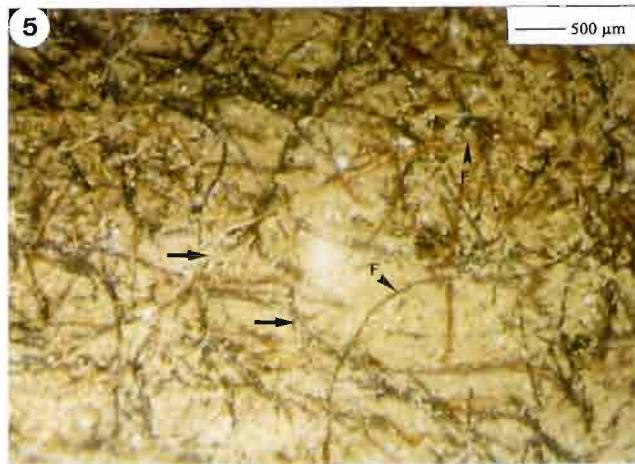


PLANCHE II (suite)

Planche II (suite) : Vues de la surface des croûtes microbiotiques observées au stéréomicroscope.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; B: boules de *Nostocs* ou micro-organismes coccoïdes ; C : organismes en forme de cupule ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons).

Photos 11-12 : Parcelle Mali Djibo. (11) Vue d'ensemble du réseau de filaments. La surface est partagée entre deux zones, l'une (au milieu de la photo) formée essentiellement de filaments rouges enserrant des particules grossières (flèches), l'autre, sombre, formée essentiellement de filaments noirs (pourtour de la photo). (12) Détail du réseau de filaments (F), rouges ou noirs, enserrant des particules grossières (Q).

Photos 13-14 : Parcelle Mali Djibo ravine. (13) Détail du réseau de filaments piégeant des particules minérales. Les particules minérales grossières (Q) sont retenues par des filaments (F) qui les ensèrent. Les particules fines sont retenues par adhésion à la surface des filaments (flèches). Les filaments sont associés à des boules de *Nostoc*, organismes coccoïdes (éléments sombres, B). (14) Zone où la densité des *Nostoc* (éléments coccoïdes B) est élevée. On retrouve les mêmes éléments que dans la photo 13.

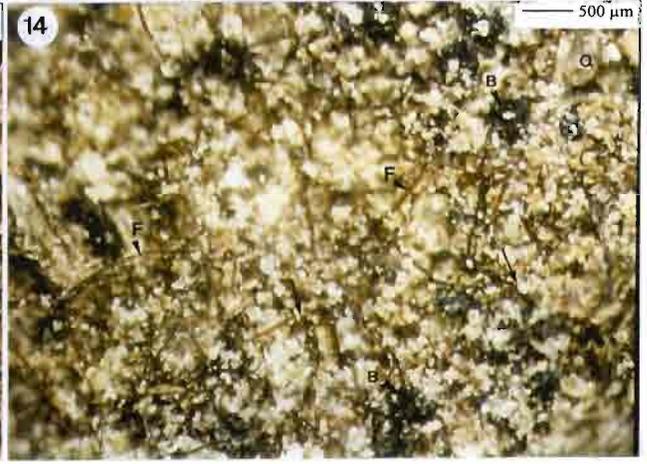
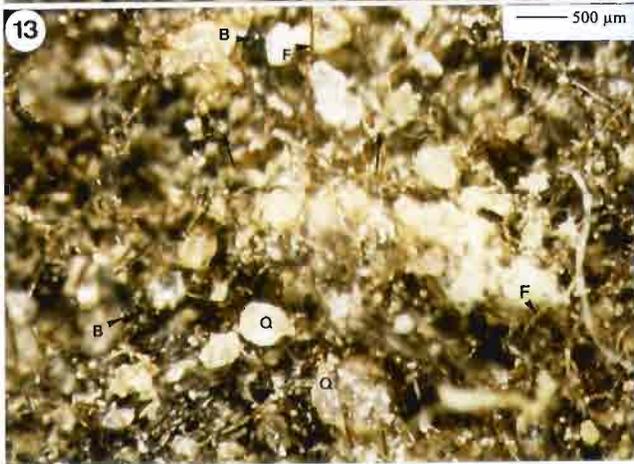
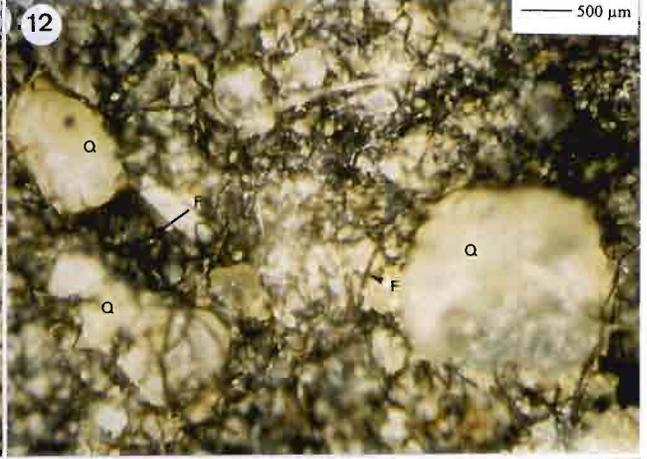
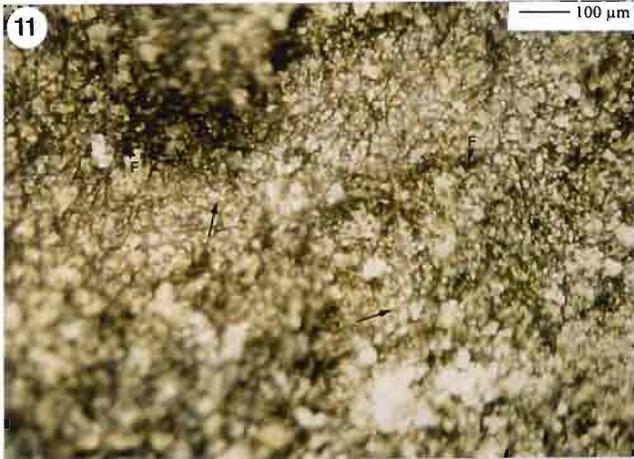


PLANCHE II (suite)

Planche II (suite) : Vues de la surface des croûtes microbiotiques observées au stéréomicroscope.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; B: boules de *Nostocs* ou micro-organismes coccoïdes ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons).

Photos 15-18 : Brousse tigrée. **(15)** Surface de la croûte du site 2. La surface est partagée entre des zones nues (partie claire, croûtes d'érosion), quelques filaments (F), des éléments en forme de cupule (C) et de nombreuses boules de Nostoc (B). **(16)** Surface de la croûte du site 3. Cette surface est formée par un réseau de filaments (F) peu dense, partiellement recouvert de sables de dépôt récent, associé à des organismes coccoïdes (B). Des particules minérales fines adhèrent à la surface des organismes coccoïdes (éléments clairs fléchés). **(17)** Surface de la croûte du site 4. Vue du réseau de filaments formé de zones à forte densité de filaments (F) formant des amas localisés (zone sombre, en bas à droite de la photo) et de zones à faible densité de filaments. Ce réseau enferme des particules de sables grossiers (Q). **(18)** Surface de la croûte du site 4. Détail de la zone à forte densité de filaments. Des particules fines (flèches) sont accolées à la surface des filaments (F).

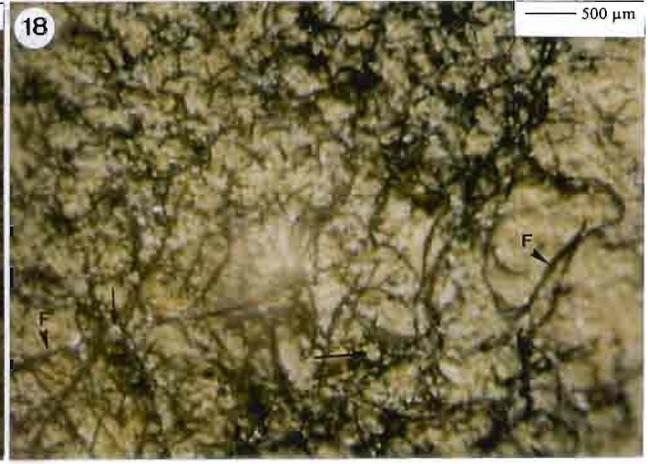
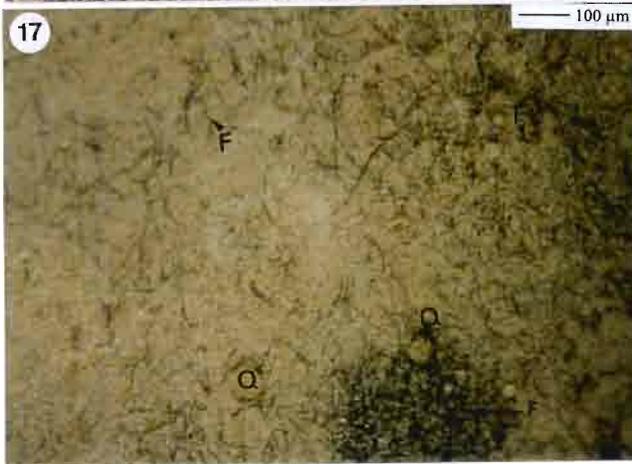


PLANCHE III

Planche III : Vues de la surface des croûtes au MEB.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; B: boules de *Nostocs* ou micro-organismes coccoïdes ; EPS : produits de sécrétion extracellulaires ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons).

Photos 1-6 : Parcelle Chef 1. (1) Réseau de filaments. Sont associées des particules de sables grossiers (Q) retenues au sein du réseau et des particules fines (Pl) collées à la surface des filaments. On retrouve des éléments organiques sphériques (flèche, détail voir photo 3). (2) Détail des filaments du réseau, qui comprennent des filaments à surface lisse et des filaments dont la surface de la gaine est plissée. On observe des pores superficiels allongés formés par l'enchevêtrement ou l'accolement des filaments (flèches). (3) Détail de la surface d'un filament (F). Cette surface porte des éléments sphériques de 18 μm d'environ de diamètre moyen (flèche) et des nombreux petits éléments sphériques à ellipsoïdaux collés aux filaments et les uns aux autres (en haut de la photo). Quelques fragments de frustules de diatomées (D). (4) Réseau de filaments montrant la rétention des particules de sables grossiers (Q) au sein du réseau, l'adhésion des particules fines (Pl) à la surface des filaments, et les pores issus du collage des filaments entre eux (flèches). (5) Détail du réseau de filaments montrant une particule de sable grossier enserrée par des filaments et des particules fines (Pl) accolées à la surface des filaments. (6) Vue de l'espace entre deux particules de sable grossier (Q) reliées par des sécrétions extracellulaires (EPS) associées à un filament (F). Noter l'adhésion de particules fines à ces produits de sécrétion (flèches).

Photos 7-8 : Parcelle Chef 2. (7) Réseau superficiel des filaments. Noter la quasi-absence de particules minérales. (8) Réseau de filaments situé au-dessous du réseau superficiel de la photo 7. De nombreuses particules fines (Pl) sont collées à la surface des filaments (F). Des produits de sécrétions extracellulaires (EPS) sont associés à cette surface ainsi que des pores (flèches) formés par la disposition mutuelle des filaments (F), des produits de sécrétion extracellulaires (EPS) et de leurs associations avec les particules minérales (Pl).

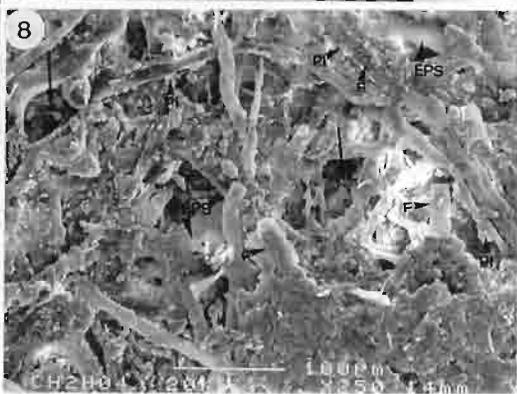
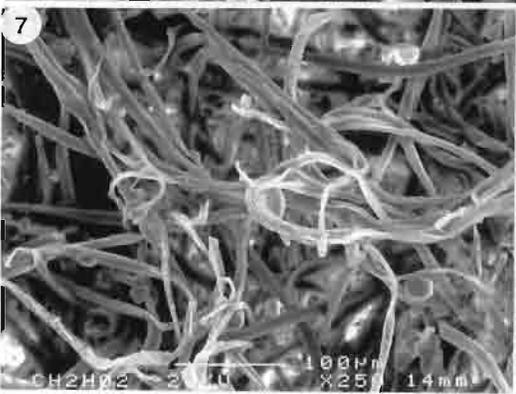
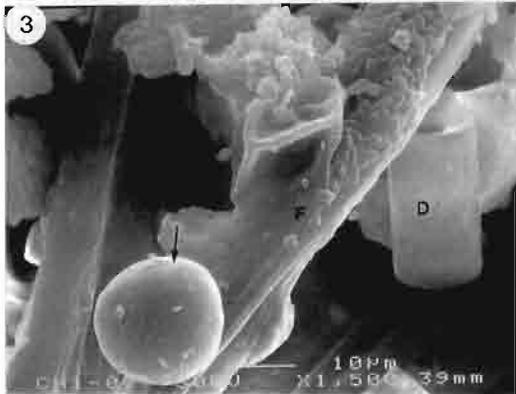
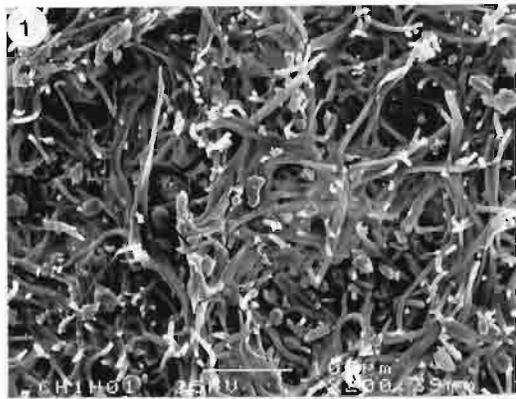


PLANCHE III (suite)

Planche III (suite) : Vues de la surface des croûtes au MEB.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; boules de *Nostocs* ou micro-organismes coccoïdes ; EPS : produits de sécrétion extracellulaires ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons).

Photos 9 : Parcelle Chef 2. Zone occupée par des sécrétions extracellulaires (EPS) associées à quelques filaments (F) et des particules minérales agrégées (flèches). Noter la structure réticulaire de la fraction organique.

Photos 10-13 : Parcelle Hama. **(10)** Vue du réseau de filaments (F) montrant la rétention des particules grossières en son sein, et l'adhésion des particules fines (Pl) à la surface des filaments. Certains filaments à surface lisse ont des extrémités en pointe (flèches), d'autres présentent des nombreux replis à leur surface. **(11)** Vue d'une zone de la surface occupée par une colonie de *Nostocs* (B) associés entre eux par des produits de sécrétion extracellulaires (EPS). Cette surface comprend également des filaments (F). Des particules minérales grossières (Q) sont retenues par tous ces éléments organiques. **(12)** Détail du réseau de filaments montrant une particule de sable grossier enserrée par des filaments accolés à sa surface. Des particules minérales fines (Pl) adhèrent à la surface des filaments. **(13)** Vue du point de contact entre un filament (F) et la particule minérale grossière (Q) qu'il enserre. La particule minérale occupe la partie droite, en bas de la photo, tandis que le filament en occupe la partie haute, à gauche. Le contact se fait par des ponts organiques formés par des produits de sécrétion extracellulaires (EPS) sur lesquels se collent des particules minérales fines (Pl). Les particules fines (Pl) adhèrent également à la surface du filament.

Photos 14-16 : Parcelle Mali Djibo. **(14)** Vue du réseau de filaments montrant la rétention des particules minérales grossières (Q) au sein du réseau et l'adhésion des particules minérales fines (flèches) à la surface des filaments. **(15)** Détail du réseau de filaments montrant des particules minérales grossières (Q) enserrées par des filaments (F). Les particules fines sont collées à la surface des filaments. Le contact entre les filaments et la surface des particules minérales se fait par l'intermédiaire des produits extracellulaires (EPS). **(16)** Détail du contact entre les filaments (F) et la particule minérale grossière qu'ils enserrent. Le contact est établi par l'intermédiaire des produits de sécrétion extracellulaires (EPS) auxquels des particules minérales fines (Pl) se collent par adhésion.

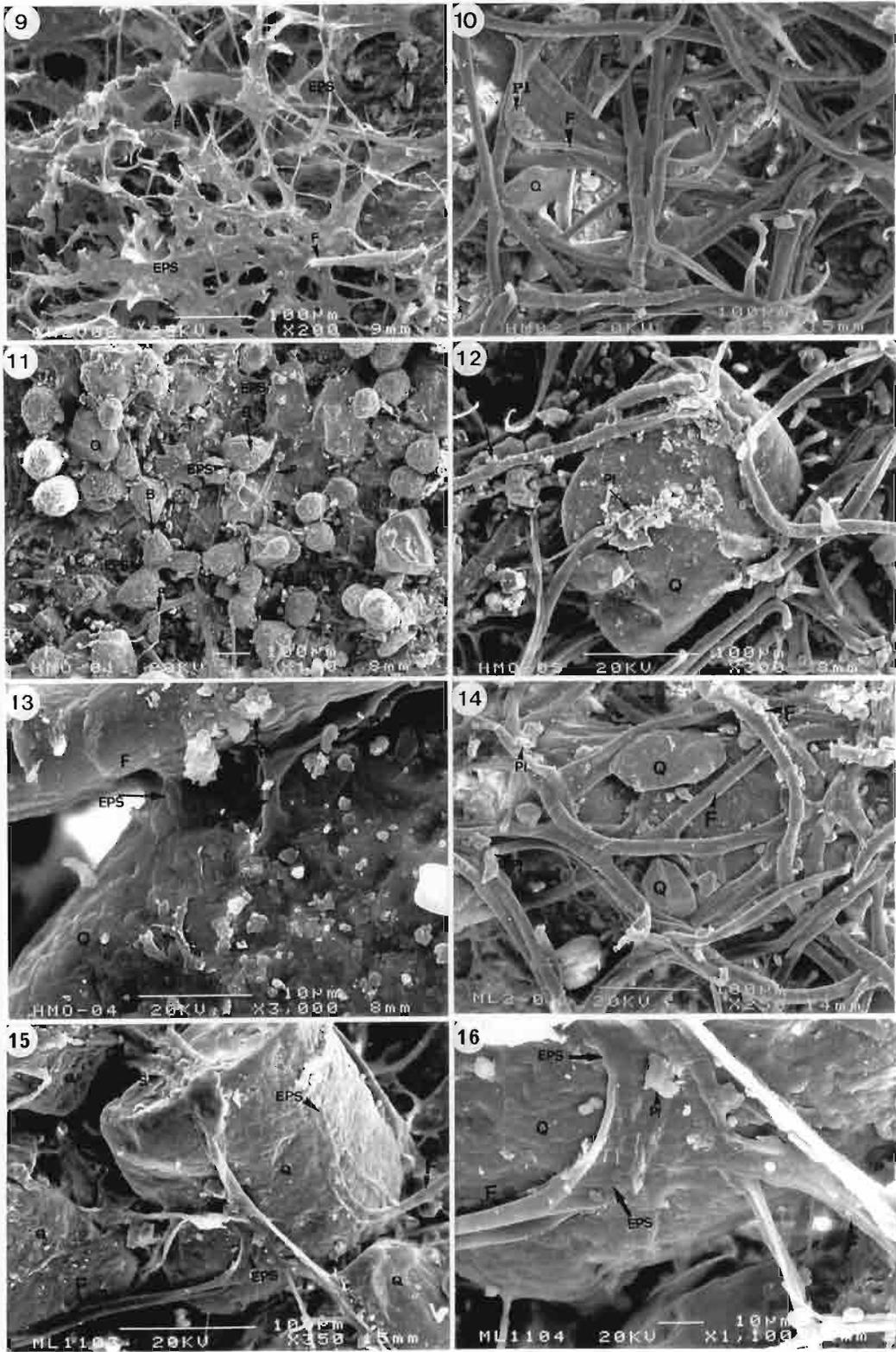


PLANCHE III (suite)

Planche III (suite) : Vues de la surface des croûtes au MEB.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; B: boules de *Nostocs* ou micro-organismes coccoïdes ; EPS : produits de sécrétion extracellulaires ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons).

Photos 17-18 : Parcelle Abdou. (17) Vue du réseau de filaments montrant des particules minérales associées sous forme d'agrégats (flèches) et des particules minérales grossières (Q) retenues par des filaments (F). (18) Détail d'un agrégat de la photo 17. Cet agrégat est formé de particules minérales fines de la taille des argiles (flèches), de particules de la taille des limons grossiers (Q), associées à de fragments des filaments (F) et de produits de sécrétions extracellulaires (EPS).

Photos 19-24 : Brousse tigrée. (19) Site 2. Vue d'une zone riche en filaments montrant la rétention de particules minérales de la taille des limons (Q) au sein du réseau et leur adhésion à la surface des filaments (flèches). (20) Site 3. Vue du réseau de filaments montrant la rétention de particules de sable grossier (Q) au sein du réseau, enserrées par les filaments (F). Les particules minérales fines (flèches) adhèrent à la surface des filaments. (21) Site 4. Vue du réseau de filaments montrant des pores (flèches) résultant du collage des filaments et de la courbure de leurs faisceaux. (22) Site 4. Détail du réseau montrant des particules minérales (Q) enserrées et collées par des filaments (F). (23) Site 4. Vue d'un élément de forme coccoïde montrant des particules fines (Pl) accolées à sa surface. (24) Site 4. Vue de la surface d'un grain de quartz (Q). Un filament (F) adhère à cette surface, sur laquelle sont accolées des particules fines (Pl) et qui porte l'empreinte en creux d'un filament disparu (flèche).

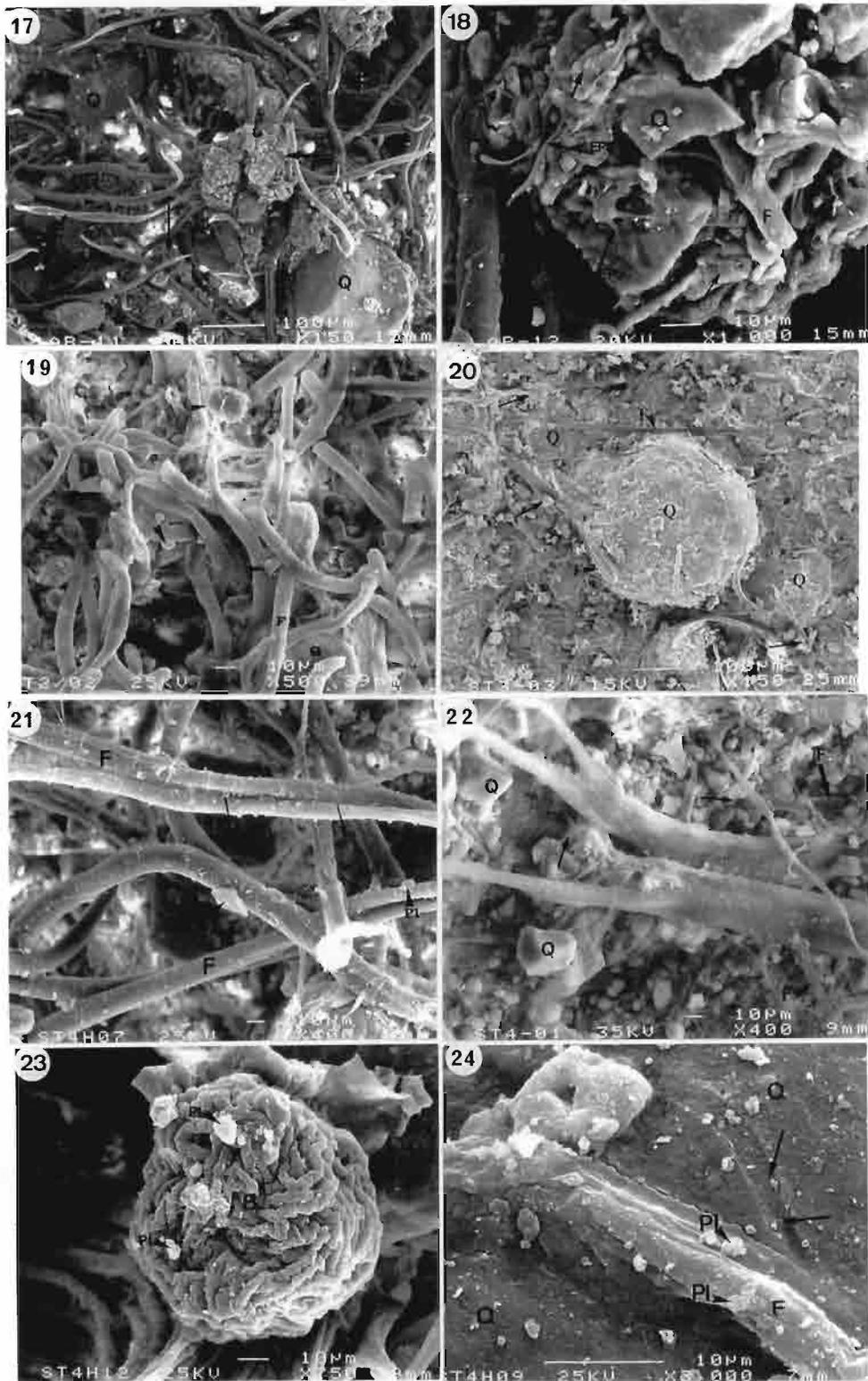


PLANCHE IV

Planche IV : Vues au CryoMEBEC de la surface des croûtes, après réhumectation.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; B: boules de *Nostocs* ou micro-organismes coccoïdes ; EPS : produits de sécrétion extracellulaires ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons).

Photo 1-3 : Parcelle Chef 1. (1) Détail des filaments du réseau montrant un accroissement de la taille par rapport à l'état sec (comparer avec photo 2, pl. III). (2) Détail des filaments du réseau montrant l'extrusion des trichomes (flèches) hors de leur gaine, à la suite de l'humectation de la surface. (3) Vue de détail des filaments du réseau montrant des particules minérales collées à la surface des filaments (F), et la présence des produits de sécrétions extracellulaires (EPS).

Photos 4-8 : Parcelle Chef 2. (4) Croûtes humectées 1 h avant observation. Vue montrant des filaments bien isolés, associés à très peu de produits de sécrétion extracellulaires. Comparer avec la photo 6 ci-dessous. (5) Détail des filaments montrant des trichomes sortis de leurs gaines (flèches) à la suite de l'humectation, et adhésion de particules minérales (Pl) à leur surface. (6) Faciès de la surface d'une portion de croûte humectée 6 h avant observation, montrant des sécrétions extracellulaires (EPS) discontinues couvrant la surface des particules et des filaments. Comparer avec la photo 4. (7) Vue d'une zone similaire à la précédente, montrant une particule minérale dont la surface, ainsi que le voisinage (partie gauche de la photo), portent d'abondants fils organiques formés de produits de sécrétion extracellulaires (EPS). Noter que la tension d'accélération est de 1 kV. (8) Vue de la zone précédente observée avec une tension d'accélération de 15 kV. On n'observe pas les produits de sécrétion extracellulaires à la surface de la particule minérale (comparer avec la photo 7).

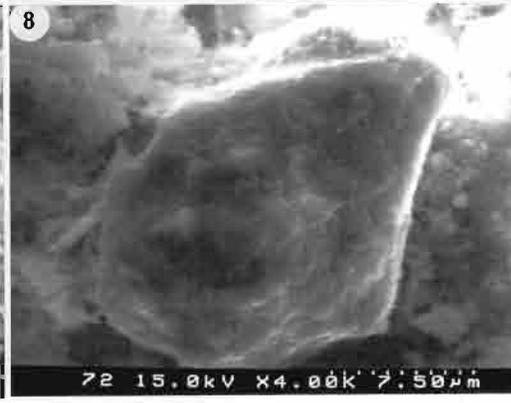
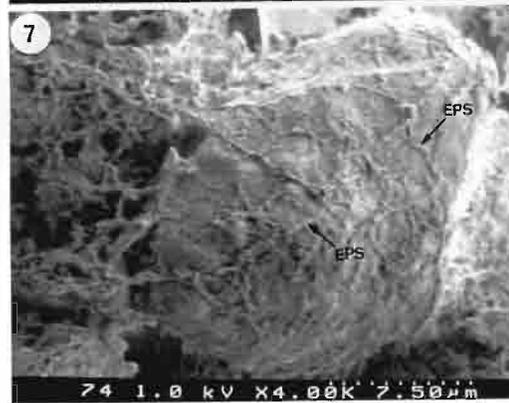
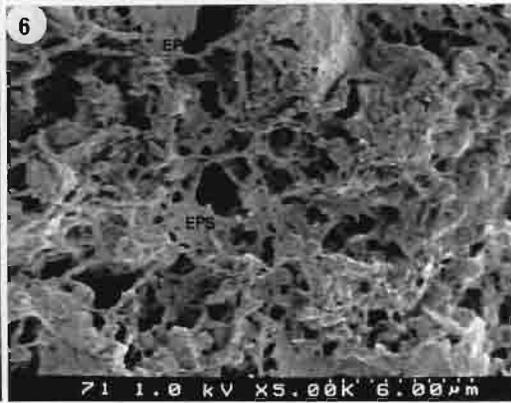
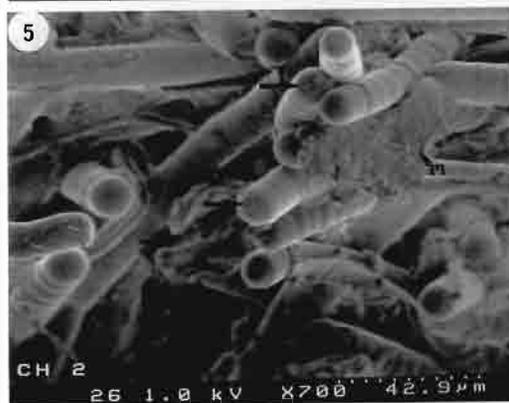
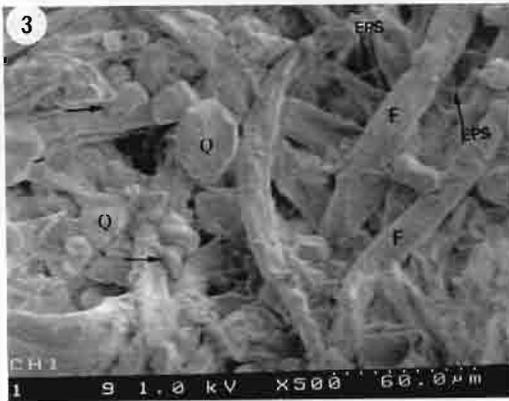
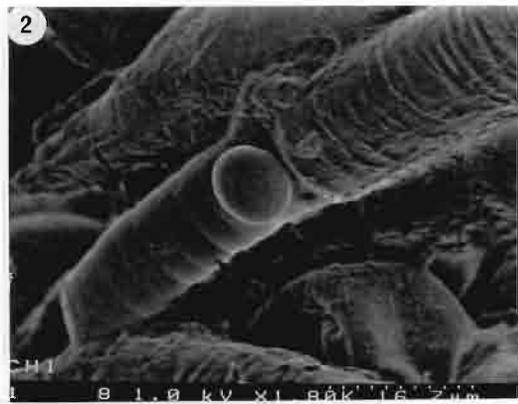


PLANCHE IV (suite)

Planche IV (suite) : Vues au CryoMEBEC de la surface des croûtes, après réhumectation.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; B: boules de *Nostocs* ou micro-organismes coccoïdes ; EPS : produits de sécrétion extracellulaires ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons).

Photos 9-12 : Parcelle Hama. (9) Réseau de filaments (F). Les filaments sont reliés entre eux par des produits de sécrétion extracellulaires (EPS). (10) Vue d'une colonie d'éléments coccoïdes (B) associés à des filaments (F). La taille des éléments coccoïdes a augmenté par rapport à l'état sec (comparer avec photo 11, pl. III). (11) Détail d'un élément coccoïde situé en haut, à droite, dans la photo 10, montrant l'enveloppe mucilagineuse commune réunissant les filaments. Observation réalisée à 1kV sans métallisation. (12) Vue du même élément que dans la photo précédente. Observation réalisée à 20 kV après métallisation. L'enveloppe mucilagineuse commune n'est plus visible (comparer avec la photo 11).

Photo 13-16 : Parcelle Abdou. (13) Vue du réseau de filaments associés à des produits de sécrétion extracellulaires (EPS) et des particules minérales (flèches) collées à la surface des filaments (F). (14) Vue de la surface d'un filament. Cette surface porte des chapelets et des amas de microsphères (flèches) reliés entre eux par des fils organiques probablement issus de sécrétions extracellulaires (EPS). (15) Vue de détail de la photo précédente montrant les amas et les chapelets de microsphères (flèches), qui sont probablement des bactéries. Cet échantillon contient des particules minérales en forme de plaquettes, probablement des particules argileuses (Pl). (16) Vue de la surface d'une portion de croûte réhumectée 6 h avant son observation. Une membrane de produits de sécrétion couvre la surface des particules minérales et des filaments (à droite de la photo).

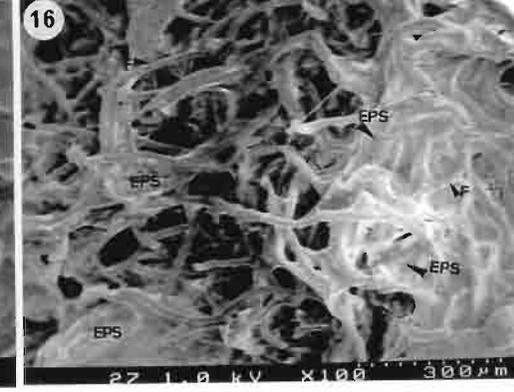
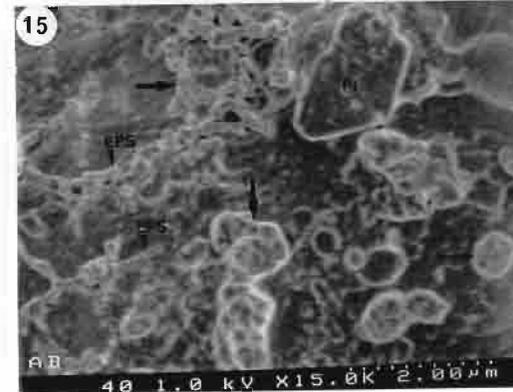
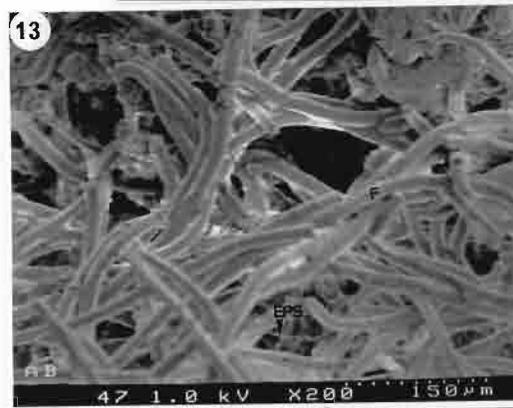


PLANCHE V

Planche V : Vues de profils des sols encroûtés, au microscope photonique.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons) ; V : pores ; L : structure de triage.

Photos 1-2 : Parcelle A2. X25. (1) Vue du profil montrant la croûte de surface (flèches). Les éléments minéraux sont constitués de particules de sable grossier (Q), des particules fines (Pl) en remplissage de vides (V) entre éléments grossiers. Rares filaments (F) visibles en profondeur. (2) Vue du substrat montrant des particules minérales grossières (Q) et fines (Pl) associées en agrégats (A) et des vides (V) partiellement comblés par des particules fine.

Photos 3-6 : Parcelle Abdou. (3) Vue du profil montrant la croûte microbiotique de surface (flèche), une alternance de couches riches en éléments grossiers (Q) en éléments fins (Pl). Noter la présence de croûtes microbiotiques anciennes (flèches) contenant des filaments (F) associées aux niveaux riches en éléments fins. X2,5. (4) Détail du profil montrant deux croûtes microbiotiques superposées. Noter l'abondance des particules fines (Pl) et des pores allongés (V) dans les niveaux des croûtes microbiotiques. X63. (5) Détail du niveau profond de croûte montrant des particules minérales fines (Pl) collées aux filaments (F) remplissant l'espace entre les particules grossières (Q). X250. (6) Vue du substrat du sol encroûté situé à environ 10 mm de profondeur montrant des restes de végétaux supérieurs (Vx). X6,3.

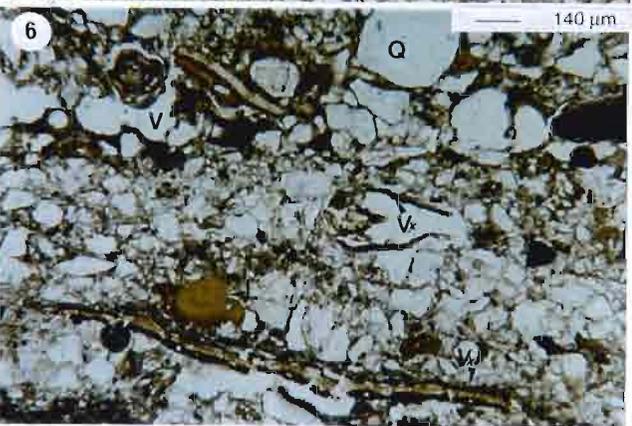
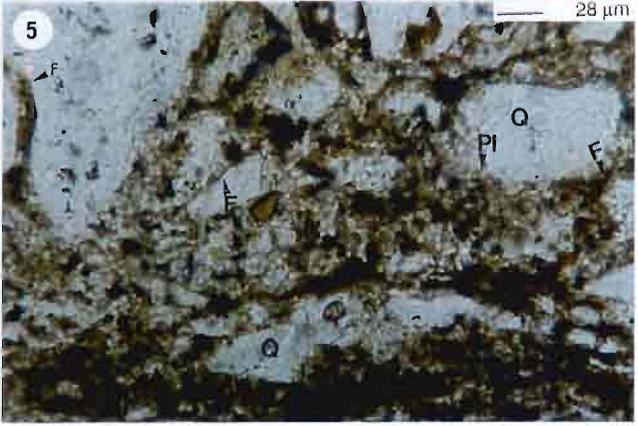
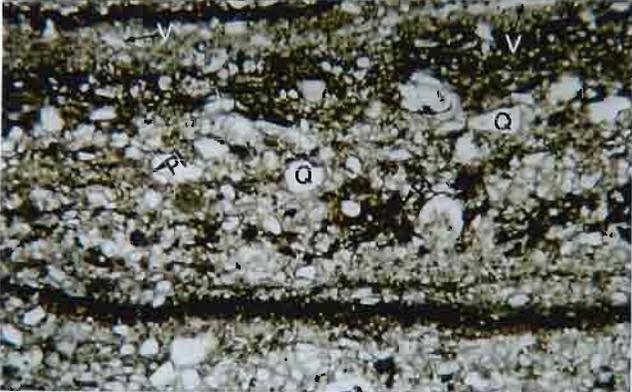
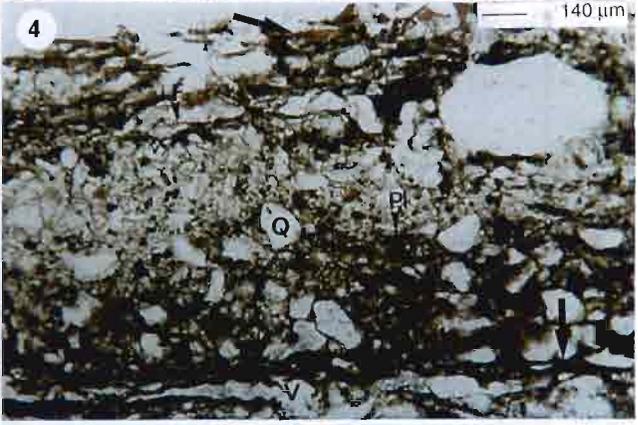
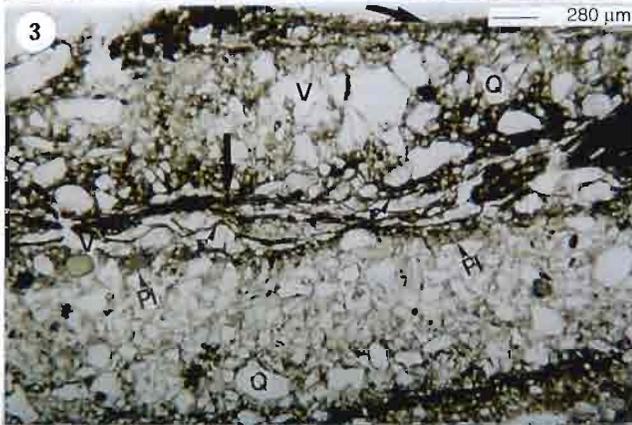
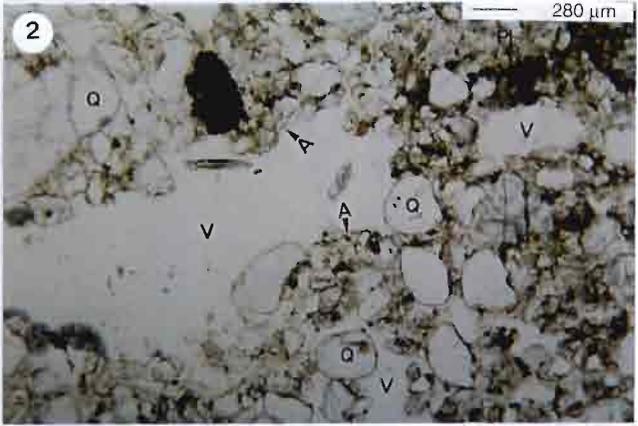
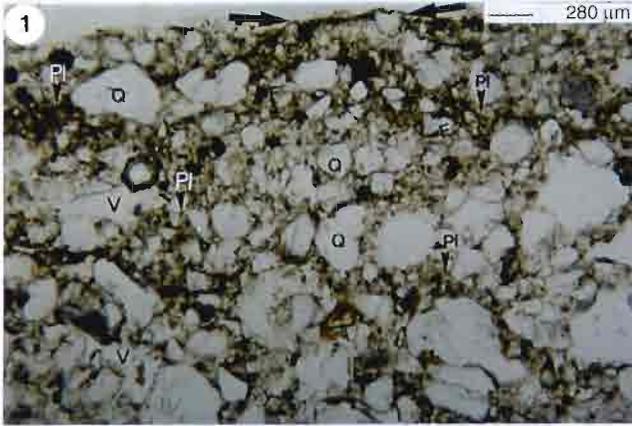


PLANCHE V (suite)

Planche V (suite) : Vues de profils de sols encroûtés, au microscope photonique.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons) ; V : pores ; L : structure de triage.

Photos 7-8 : Parcelle Chef 2. (7) Vue de profil montrant l'alternance des lamines riches en particules fines (Pl) et de niveaux à croûtes microbiotiques (flèches, niveaux poreux) riches en filaments (F). La partie inférieure de la photo correspond au substrat du profil formé de particules minérales associées en agrégats (A) et renfermant des pores communicants (V). x25. (8) Détail de la partie supérieure du profil précédent. La croûte de surface et les croûtes microbiotiques anciennes alternent avec des lamines riches en particules fines (Pl).

Photos 9-11 : Parcelle Chef 3. (9) Profil montrant la croûte de surface (flèche) contenant des filaments (F) et un niveau de croûte microbiotique ancienne en profondeur (flèche) associée à une couche d'éléments fins (Pl). La partie inférieure de la photo montre le substrat sableux refermant des pores (V). X25. (10) Détail de la croûte de surface montrant la position, des filaments (F) au sein de la croûte. Ceux-ci sont associées à des particules fines (Pl), mais s'observent entre des particules grossières (Q). X63. (11) Détail du substrat montrant des particules grossières (Q) entourée de particules fines (Pl) et des pores (V). X63.

Photo 12 : Parcelle Hama. Profil du sol dans une zone érodée. La croûte de surface riche en filaments (F) est associée à un niveau fin de particules fines. La partie inférieure de la photo montre la structure poreuse du substrat. X63.

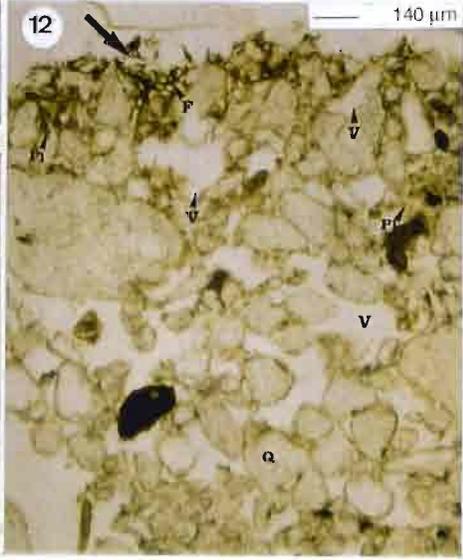
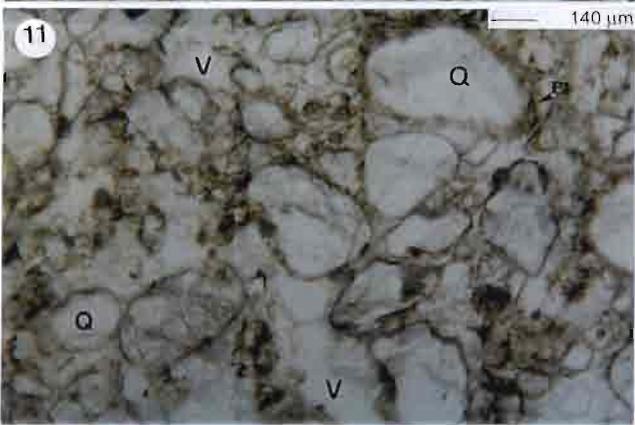
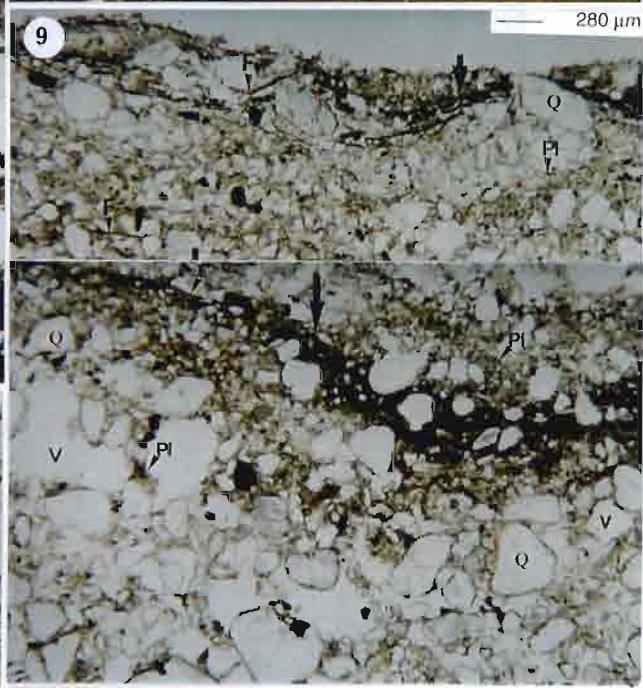
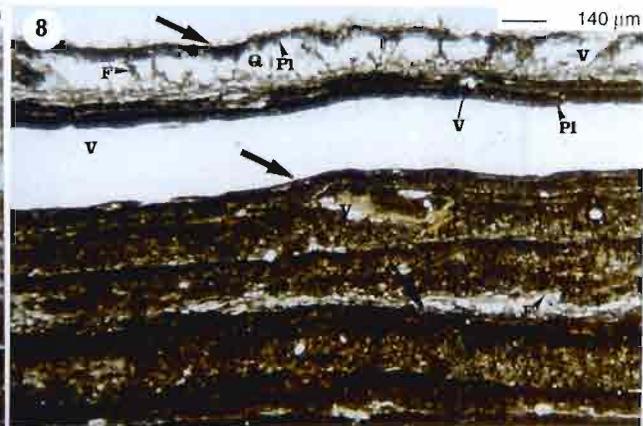


PLANCHE V (suite)

Planche V (suite) : Vues de profils de sols encroûtés, au microscope photonique.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons) ; V : pores ; L : structure de triage.

Photo 13-15 : Parcelle Hama. Profil d'une zone d'accumulation de particules. **(13)** Vue du profil montrant trois niveaux distincts de croûtes (flèches). Ces niveaux sont riches en filaments (F) associés à des particules fines (Pl). Ils alternent avec des couches épaisses riches en sables grossiers (Q). Noter la présence de filaments verts au sein de la couche riche en sables grossiers. La partie inférieure de la photo montre le substrat poreux (V). X25. **(14)** Détail de la partie supérieure du profil précédent. La coupe montre deux niveaux de croûtes superposées (flèches) chacune située au-dessus d'une couche de particules grossières (Q). Noter la présence de filaments associés à des particules fines au sein de la couche riches en éléments grossiers. X63. **(15)** Détail d'une couche riche en éléments grossiers (Q) montrant l'association de filaments (F) et de particules fines (Pl). X250.

Photo 16-18 : Parcelle J2. **(16)** Vue du profil montrant la superposition de trois niveaux de croûtes microbiotiques (flèches). Les croûtes (flèches) sont associés à des particules fines (Pl) et situées au-dessus d'une couche de particules grossières (Q). Noter la forte association entre filaments (F), particules fines (Pl) et particules grossières (Q) au sein de la croûte de surface (en haut à droite de la photo). X25. **(17)** Détail de la zone d'association des filaments et des particules minérales dans la croûte microbiotique. X250. **(18)** Vue du substrat poreux (V) riche en particules de sables grossiers (Q). X63.

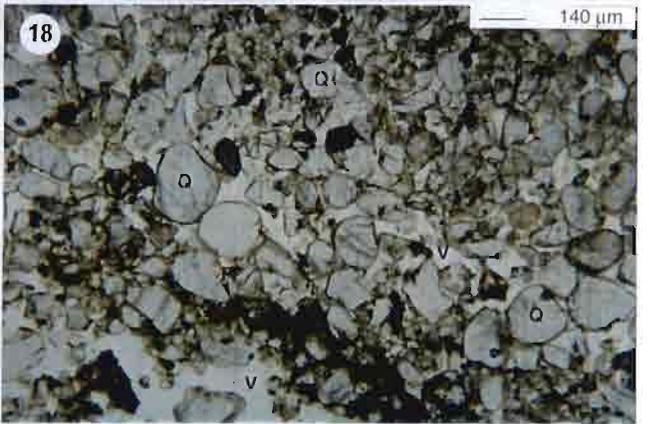
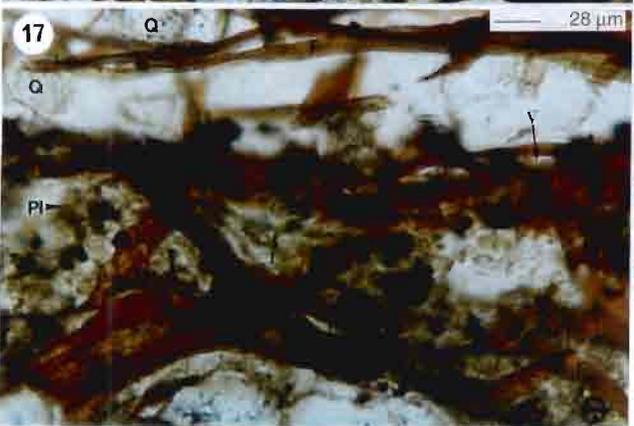
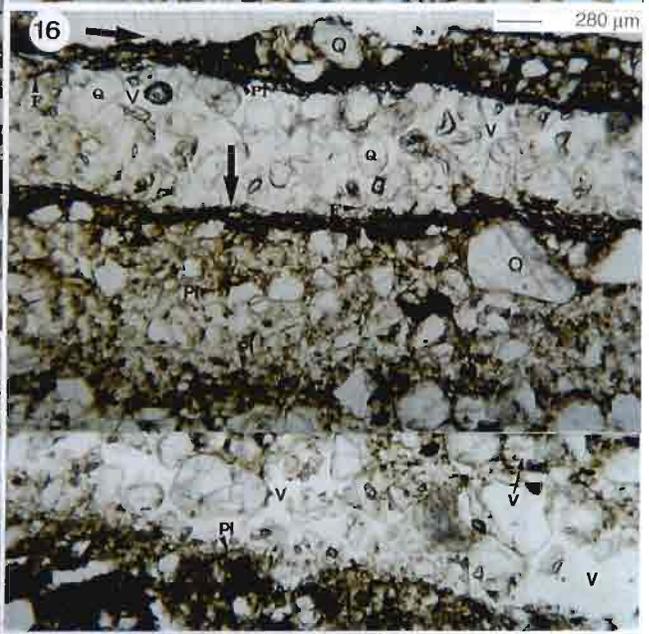
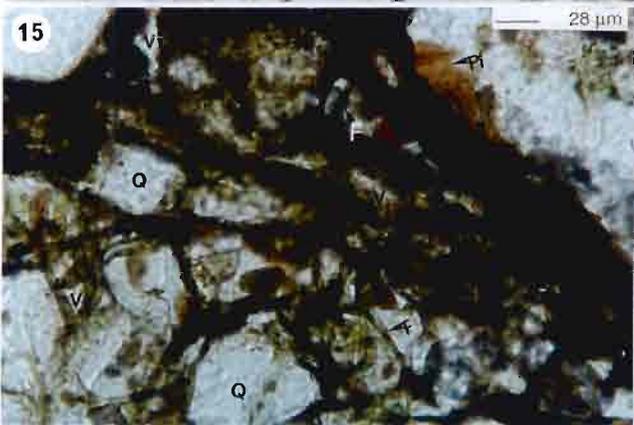
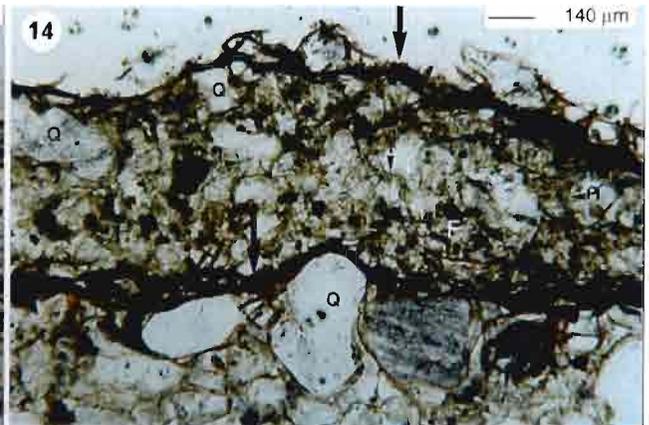


PLANCHE V (suite)

Planche V (suite) : Vues des profils des croûtes au microscope photonique.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons) ; ST3 : croûtes structurales à 3 horizons ; E : croûtes d'érosion.

Photos 19-22 : La brousse tigrée. La barre d'échelle représente 160 μm . **(19)** Site 1. Profil montrant deux niveaux de particules minérales, un niveau supérieur pauvre en particules fines (plus clair) renfermant des fragments d'agrégats (A) et des pores (V) remplis partiellement par des particules fines (Pl), et un niveau inférieur (plus foncé) riche en particules fines montrant des structures de triage (L). X78. **(20)** Site 2. Vue du profil au droit d'une zone dépourvue de croûte microbiotique en surface. Ce profil montre deux unités, l'une supérieure riche en particules fines (plus sombre) et l'autre, inférieure, pauvre en particules fines. X78. **(21)** Site 2. Vue du profil au droit d'une zone portant une croûte microbiotique superficielle. Ce profil montre en surface la croûte microbiotique (flèche) associée à des particules fines (Pl). La partie inférieure du profil est constituée par des éléments mixtes, grossiers (Q) et fins (Pl) non triés. X78. **(22)** Site 3. Profil montrant la croûte de surface (flèche) riche en filaments (F), l'alternance de couches d'éléments grossiers (Q) et d'éléments fins (Pl), ces derniers sont associés à d'anciennes croûtes microbiotiques (flèches). Les couches d'éléments fins contiennent des pores vésiculaires (V).

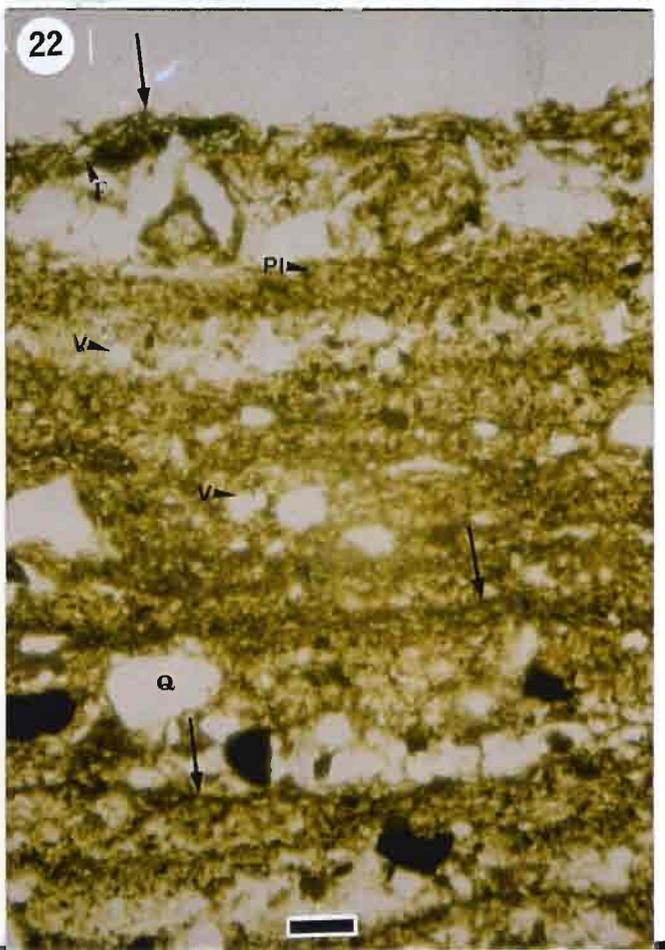
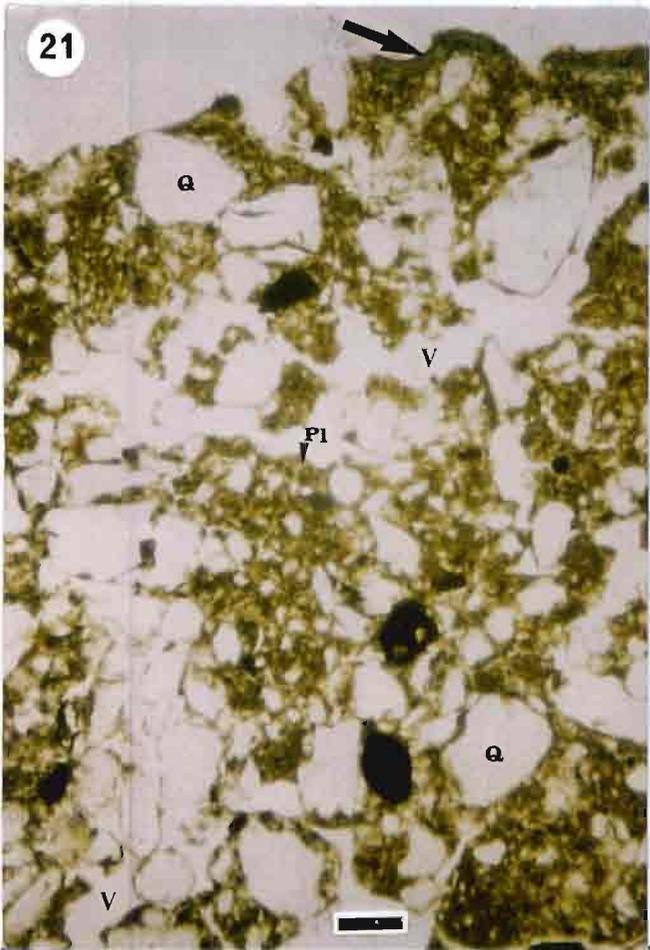
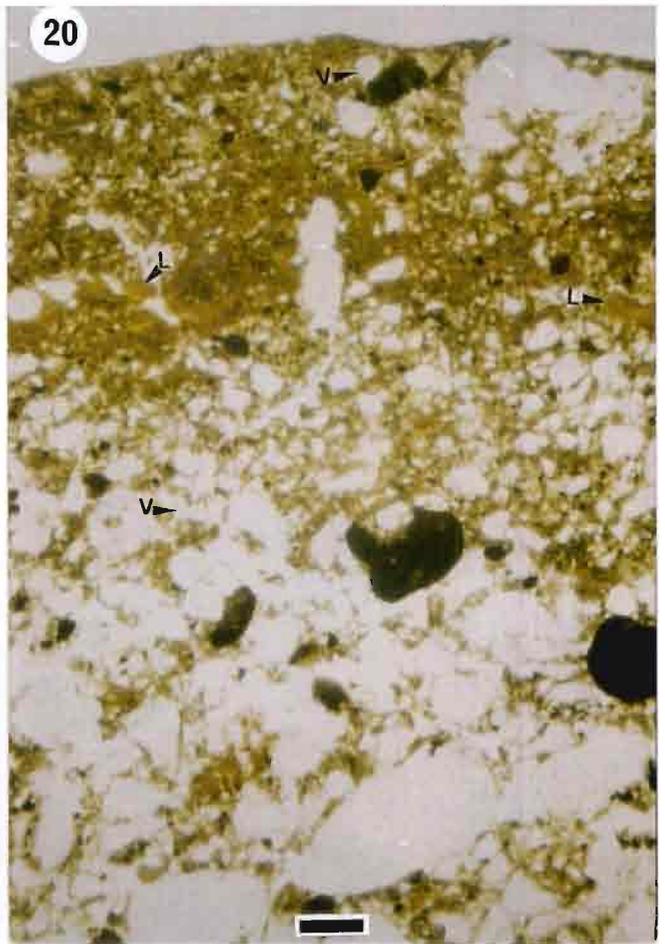
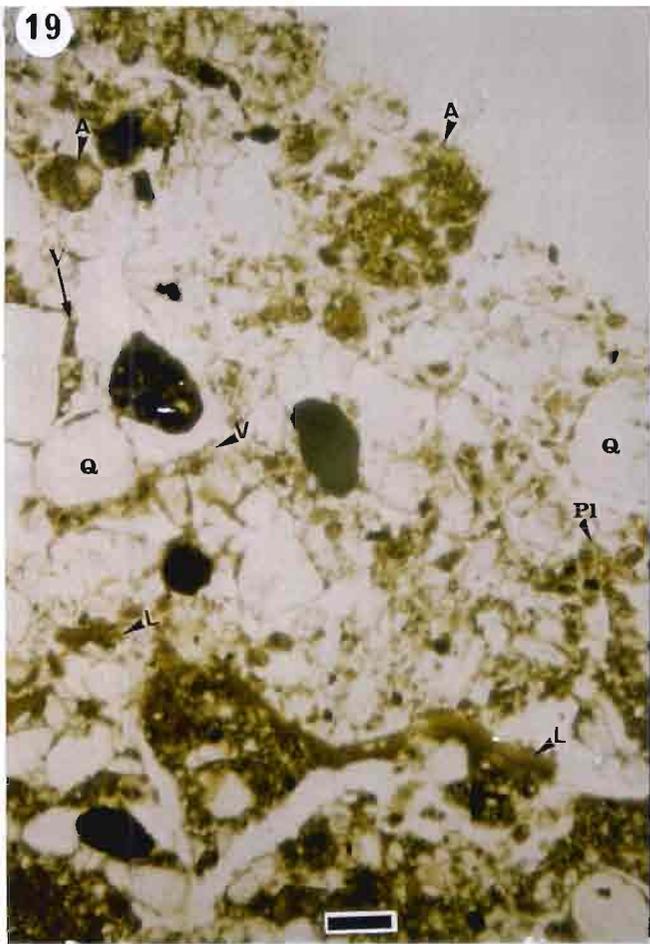


PLANCHE V (suite)

Planche V (suite) : Vues de profils de sols encroûtés, au microscope photonique.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons) ; ST3 : croûtes structurales à 3 horizons ; E : croûtes d'érosion.

(23). Site 4. Profil de sol montrant la croûte de surface (flèche) et la succession alternée de couches d'éléments grossiers et de couches d'éléments fins associées à d'anciennes croûtes microbiotiques (flèches). X78. (24) Site 4. Profil montrant la croûte microbiotique de surface associée à un niveau de décantation de particules fines. Ce faciès donne des structures de desquamation dans des conditions de sécheresse. X78. (25) Site 5. Ce profil montre des particules minérales organisées en agrégats (A) et des restes de végétaux supérieurs (Vx). La porosité est constituée des pores (V) partiellement communicants.

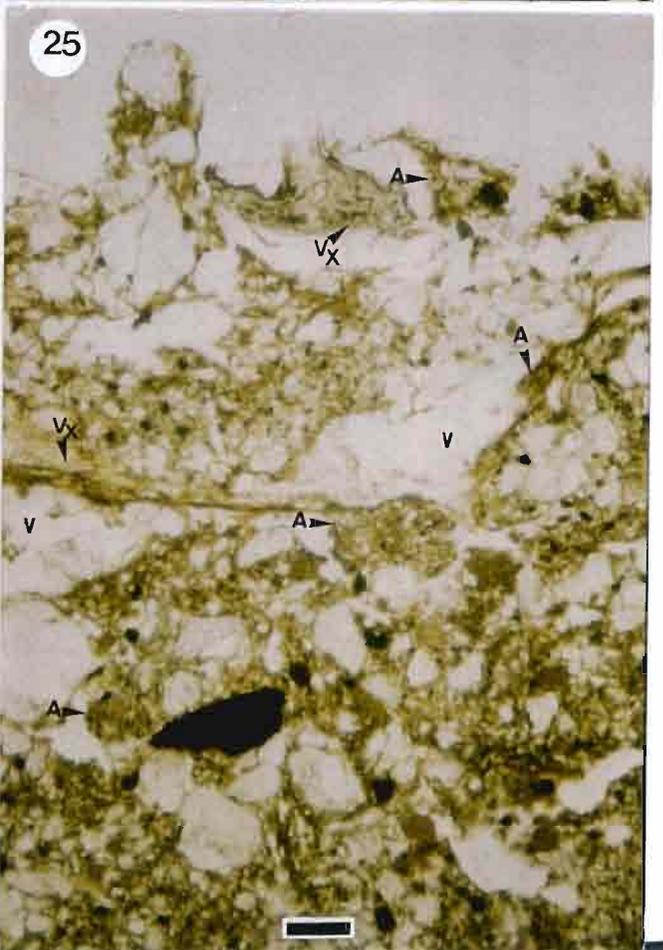
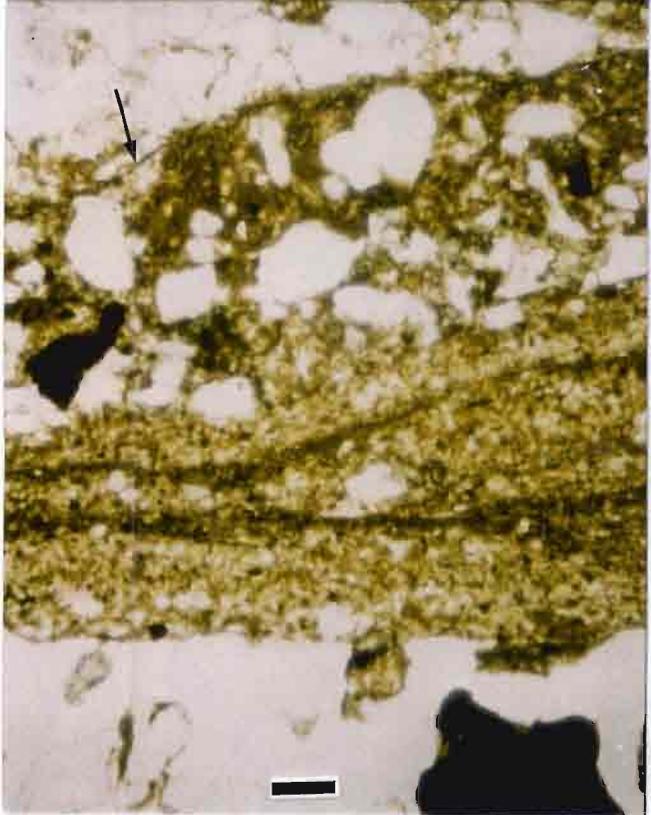
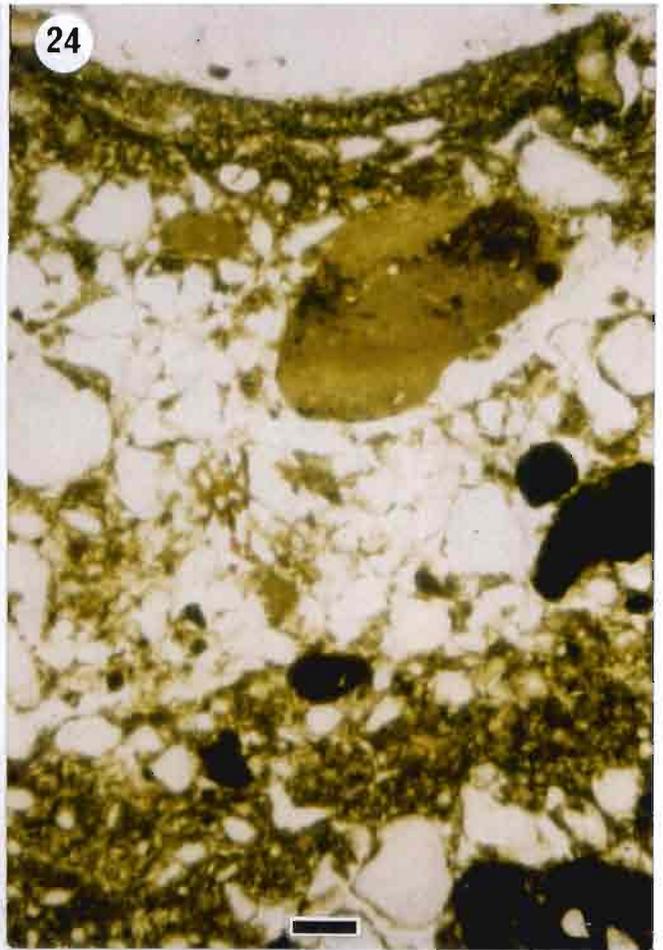
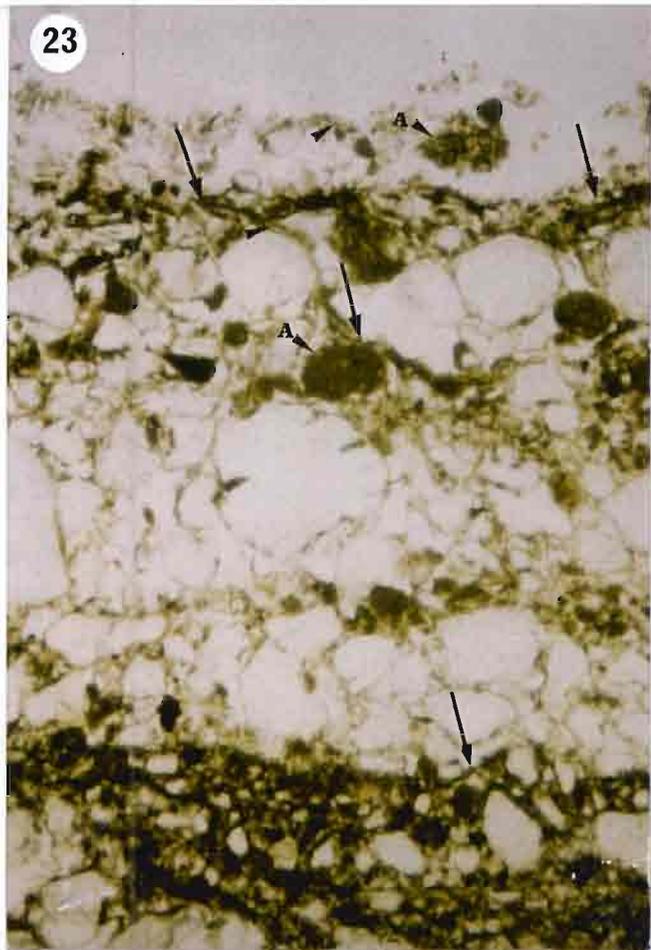


PLANCHE VI

Planche VI : Vues de profils de sols encroûtés, au MEB.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons) ; ST3 : croûtes structurales à 3 horizons ; E : croûtes d'érosion.

Photos 1-3 : Parcelle Abdou. **(1)** Coupe montrant la croûte de surface formée d'éléments organo-minéraux de couleur sombre (flèches). Elle repose sur une couche d'éléments minéraux fins. **(2)** Détail d'un corps organo-minéral. Il est formé d'une masse amorphe sombre, craquelée montrant des coupes transversales de filaments (F), de particules minérales fines (Pl) et grossières (Q). **(3)** Détail de la couche d'éléments fins sur laquelle repose la croûte de surface. Les particules minérales fines et les éléments organiques, notamment les filaments (F), forment des ponts organo-minéraux entre les particules minérales grossières (Q).

Photos 4-5 : Parcelle Chef 3. **(4)** Coupe montrant la croûte de surface (flèche), riche en filaments (F). Des croûtes anciennes (flèches) associées à des particules fines (Pl) alternent avec des couches de particules grossières (Q) traversés par des filaments (F). **(5)** Détail de la couche d'éléments grossiers de la photo 4. Les filaments (F) sont associés à des particules fines dans l'espace entre les particules grossières.

Photos 6-7 : Parcelle Hama. **(6)** Coupe montrant la croûte de surface avec des filaments (F) associés à des particules minérales fines (Pl). **(7)** Vue de détail au milieu de la moitié droite de la photo précédente, montrant des filaments (F) associés à des particules fines (Pl) enserrant des particules grossières (Q).

Photo (8) : Site 2 de la brousse tigrée. Ce profil montre des corps organiques sombres (flèches) et des filaments (F) entre les particules minérales.

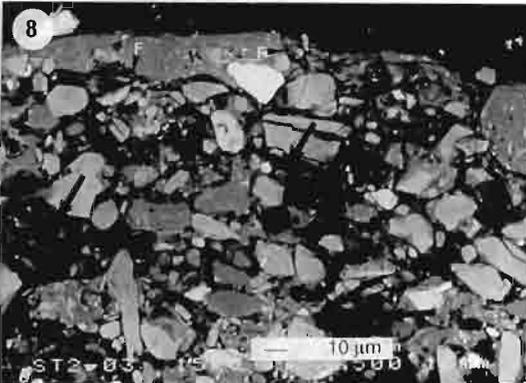
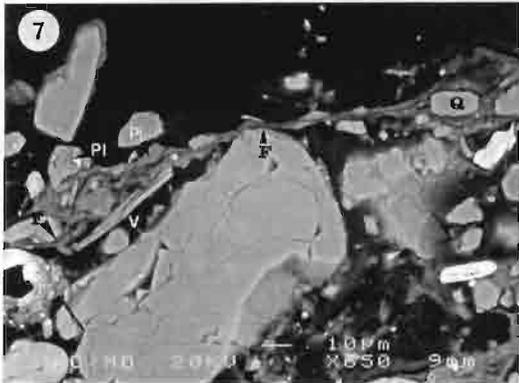
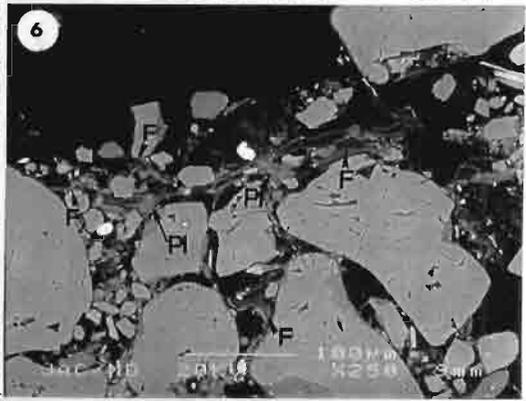
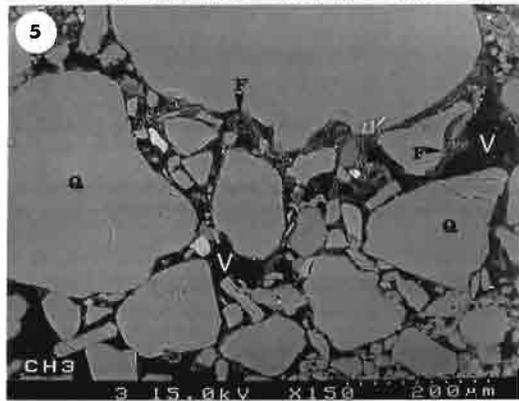
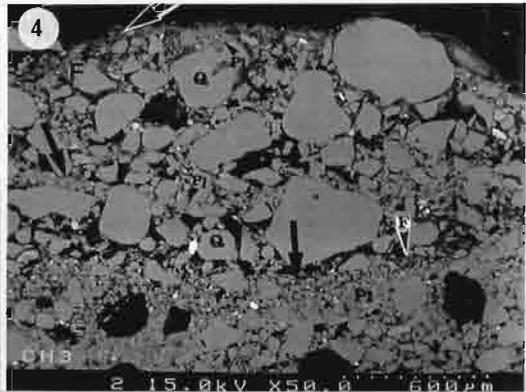
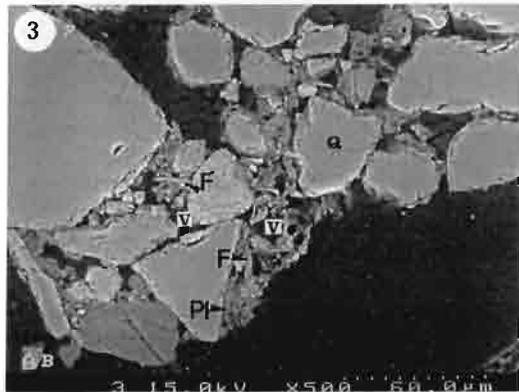
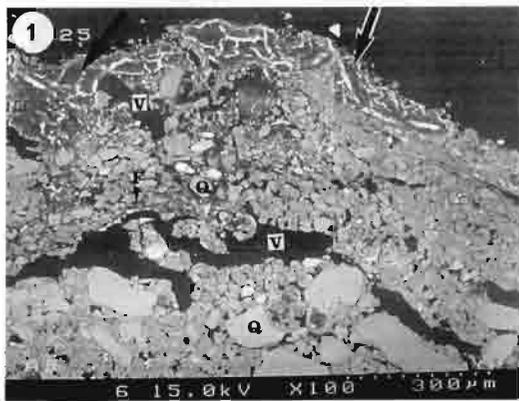


PLANCHE VI (suite)

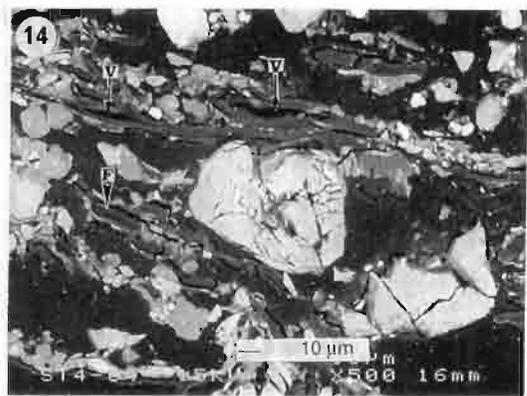
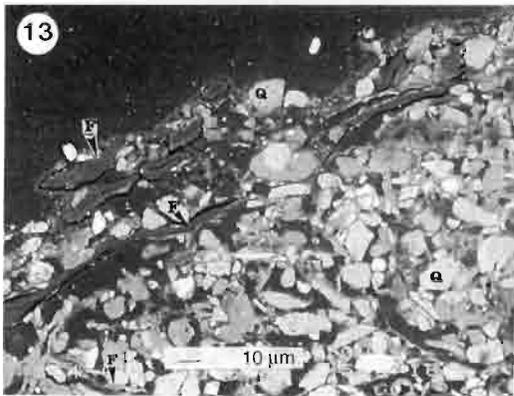
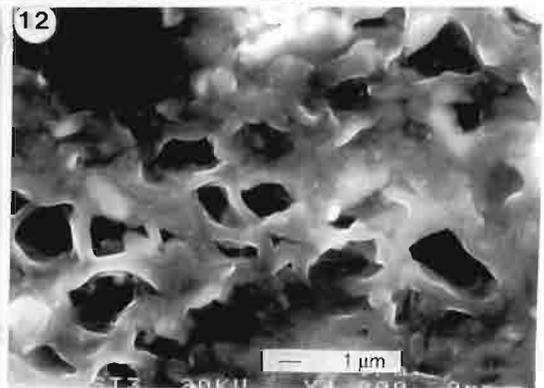
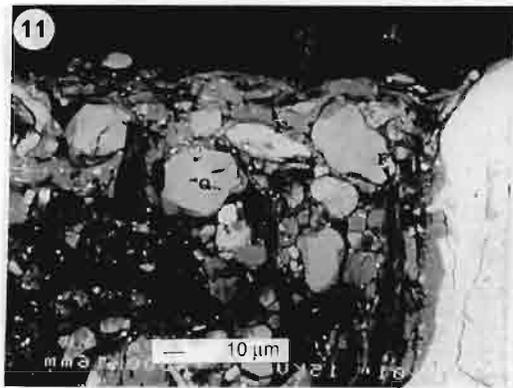
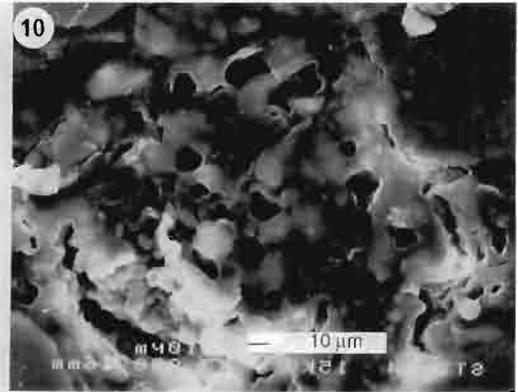
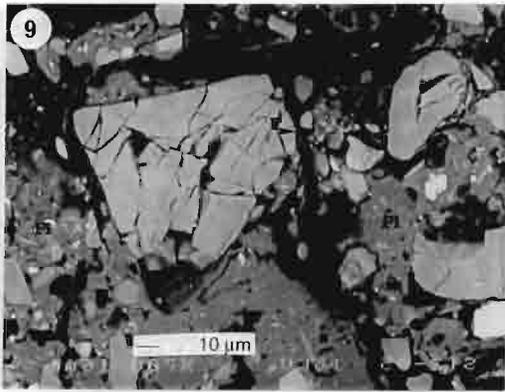
Planche VI (suite) : Vues de profils de sols encroûtés, au MEB.

Abréviations communes à plusieurs photos : F : filaments ; Q : quartz ; Pl : plasma (argiles et limons) ; ST3 : croûtes structurales à 3 horizons ; E : croûtes d'érosion.

Photos 9-10 : Vue de détail de la photo 8 montrant la disposition des filaments entre les particules minérales. **(10)** Vue de détail de la photo 8 montrant la structure poreuse des corps organiques (sombres dans la photo 8). Noter la présence de sub-sphères (flèches) pouvant correspondre à des bactéries.

Photos 11-12 : Site 3 de la brousse tigrée. **(11)** Coupe montrant des filaments (F) et des plages sombres riches en matière organique, notamment sous forme de filaments. **(12)** Vue de détail des plages organiques de la photo précédente montrant des corps organiques poreux similaires à ceux de la photo 10.

Photos 13-14 : Site 4 de la brousse tigrée. **(13)** Coupe montrant des filaments allongés associés à des particules minérales fines collées à leur surface. **(14)** Vue de détail de la photo précédente illustrant l'association des filaments (F) avec les particules minérales fines et des pores allongés (V) constituant l'espace entre les filaments (F) ou entre les filaments et les particules minérales.



ANNEXE I

Fabrication des lames minces de sol

Les sols naturels sont des matériaux généralement non cohérents et hydratés. Leur observation fine en microscopie nécessite la réalisation de lames minces ou de blocs polis qui ne peuvent être fabriqués qu'à partir d'un matériau cohérent. Cette fiche a pour objet la présentation du mode de fabrication des lames minces et donc de ses 4 étapes essentielles :

- 1 - prélèvement de l'échantillon
- 2 - préparation de l'échantillon
- 3 - imprégnation de l'échantillon
- 4 - fabrication de la lame à partir du bloc imprégné.

Prélèvement de l'échantillon sur le terrain

La **localisation** du prélèvement est fonction de l'objectif poursuivi. L'échantillonnage s'effectue :

- dans une fosse pédologique, soit au cœur de l'horizon (lorsque l'objectif recherché est la caractérisation de cet horizon), soit à l'interface entre 2 horizons (lorsqu'il s'agit d'étudier la transition entre horizons, notamment pour expliciter des phénomènes pédogénétiques).
- à la surface du sol (lorsqu'il s'agit d'observer des croûtes ou des agrégats de surface).
- à partir de mottes ou d'agrégats préalablement sélectionnés (lorsque l'on souhaite en étudier la structure interne).

Les prélèvements se font généralement dans des **boîtes métalliques** en aluminium, de dimension 150 x 80 mm ou 65 x 70 mm. Ceci permet d'une part de faciliter le transport et d'autre part de maintenir l'échantillon pour les manipulations ultérieures (échange eau-acétone par exemple).

Pour les échantillons prélevés en place, la boîte de prélèvement est enfoncée délicatement dans le sol ; on en dégage ensuite le pourtour pour la retirer plus facilement.

✓ *N.B. il est très important de veiller à noter l'orientation et l'identification de l'échantillon lors du prélèvement.*

Préparation de l'échantillon

La résine employée pour l'imprégnation des échantillons est une résine polyester, donc non miscible à l'eau. Il convient donc, en premier lieu, d'éliminer l'eau contenue dans l'échantillon.

Deux méthodes sont utilisées, suivant la nature de l'échantillon.

Séchage à l'air

Si l'échantillon est peu riche en argile (taux d'argile inférieur à 25 %) et en matière organique, le séchage se fait à l'air. L'échantillon est alors placé à température ambiante pendant environ 1 semaine. Il est ensuite placé dans une étuve à 30-35°C pendant 24 h,

Echange eau-acétone

Si l'échantillon est très argileux, on procède à un échange de l'eau contenue dans l'échantillon par de l'acétone, en phase liquide.

L'échantillon est placé dans une boîte de plastique dans laquelle on verse de l'acétone liquide jusqu'au tiers de l'échantillon environ. La boîte est fermée puis placée sous une hotte. Le bain d'acétone est renouvelé chaque jour.

Après 15 jours, on prélève chaque jour une aliquote du bain : si celle-ci se trouble lorsqu'on y verse de l'éther de pétrole, c'est qu'il reste encore de l'eau dans le bain. L'échange se prolonge jusqu'au moment où toute l'eau contenue dans l'échantillon a disparu.

Cette phase d'échange est longue (1,5 à 2 mois) et sa durée dépend de la taille de l'échantillon.

Imprégnation de l'échantillon

Les échantillons à imprégner sont disposés dans un bac que l'on place dans une enceinte à vide sous une dépression de 700 mm Hg pendant 2 h.

Pendant ce temps, on prépare le mélange d'**imprégnation**, qui prend classiquement la formule suivante :

- 1500 cm³ de résine standard (résine polyester insaturée Norsodyne, commercialisée par la société Please)
- 1000 cm³ de styrène monomère (Please)
- 3,5 cm³ de catalyseur Peroximon K1 (Please)
- 3 gouttes d'accélérateur NL 51 P (Please)
- 2,5 g d'additif fluorescent Uvitex OB (Ciba-Geigy)

Selon la nature de l'échantillon à imprégner, on modifie la viscosité du mélange en ajustant la quantité de styrène.

✓ Ces produits se travaillent à froid et impérativement sous des hottes ventilées.

Après 2 h, on ramène la pression à l'intérieur de l'enceinte à 400 mm Hg et on fait pénétrer lentement la résine dans le bac contenant l'échantillon. Ceci peut se faire soit par goutte à goutte au dessus du bac, soit par des ouvertures-fermetures successives de l'arrivée de résine. La résine monte lentement dans l'échantillon par capillarité. On veille à ce que le niveau de la résine dans le bac soit toujours inférieur au niveau de la résine qui monte dans l'échantillon par capillarité, afin d'éviter le piégeage de bulles d'air dans l'échantillon.

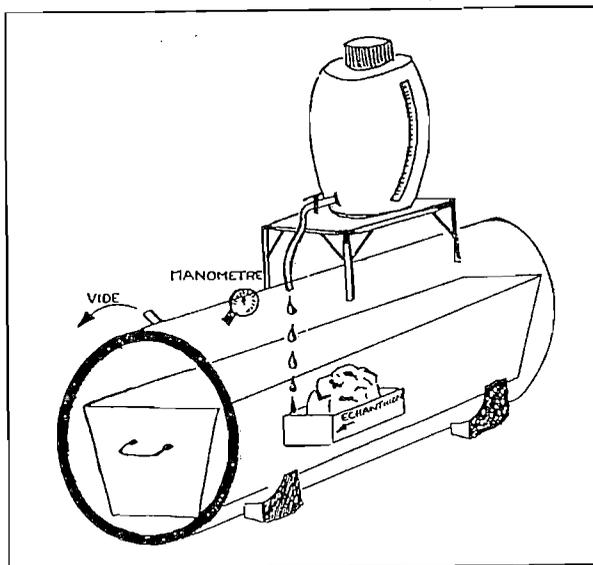


Schéma de l'enceinte à vide

Lorsque la résine atteint la surface de l'échantillon, on le recouvre complètement de résine puis on ramène l'enceinte à la pression atmosphérique. La durée totale de cette opération est d'environ 8 heures.

Le bac est ensuite sorti de l'enceinte à vide et placé à température ambiante. La résine polymérise lentement, pendant 3 à 4 semaines. A la fin de la polymérisation, on place l'échantillon pendant 2 à 3 jours dans une étuve à basse température (35°C maximum).

L'échantillon est alors consolidé et la fabrication des lames minces (*stricto sensu*) peut commencer.

Fabrication de la lame mince

Après imprégnation, l'échantillon se présente sous la forme d'un bloc rigide. Il subit les opérations successives suivantes :

- a) Débit d'une plaquette de 5 à 7 mm d'épaisseur à l'aide d'une tronçonneuse à minéraux de diamètre 400 mm. La surface de la plaquette dépend de la taille de la lame mince ou du bloc que l'on veut fabriquer. Il existe 3 tailles standard : 30 x 45 mm, 45 x 60 mm ou 68 x 140 mm (lame «mammouth»).
- b) Montage de la plaquette sur une lame de verre support par un collage provisoire «léger».
- c) Rectification de la plaquette par dressage de la face non collée. Celle-ci doit être complètement plane.
- d) Rectification d'une lame de verre (augmentation de la surface de contact, correction des défauts, planéité du verre)
- e) Collage définitif de la face plane de la plaquette. Celle-ci est collée sur la lame de verre sous une presse à pousoir de 400 g/cm² pendant 2 h.
- f) Décollement de la lame de verre support de la phase b.
- g) Rectification de la plaquette jusqu'à une épaisseur standard de 25 à 30 μm. Un premier type de meule diamantée est utilisée pour le dégrossissage (grains de Ø = 200 μm). La finition est réalisée avec une meule diamantée dont les grains font 90 μm de diamètre. L'épaisseur de 25 à 30 μm à atteindre est contrôlée visuellement au microscope optique.

La durée totale de fabrication de la lame est de 8 h.

Finition de la lame mince

Suivant le type d'observation que l'on veut faire, deux possibilités de finition sont proposées.

Observation en microscopie optique

La lame mince terminée est recouverte par une lamelle de verre de 0,1 à 0,2 mm d'épaisseur, collée par une résine polyester.

Observation en microscopie électronique à balayage

La lame mince doit subir un micropolissage spécifique sur plateau diamanté et une métallisation (cf. fiche de laboratoire sur le micropolissage).

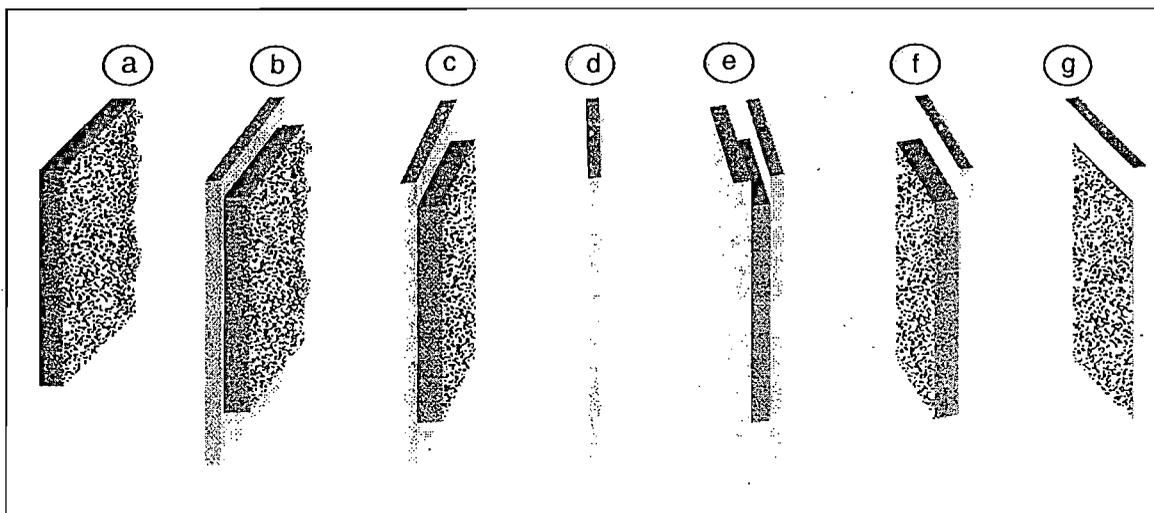
Bibliographie

Guilloré P., 1980. Méthode de fabrication mécanique et en série des lames minces de sol. Document INA P-G. 22 p.

Murphy C.P., 1986. Thin section preparation of soils and sediments. A.B. Academic Publishers, 149 p.

C. Le Lay
12/1997

Les différentes étapes de fabrication d'une lame mince à partir d'un bloc imprégné



ANNEXE II

Tableau I - Résultats du test 1 - Distribution des particules dans les différentes classes granulométriques (valeurs exprimées en % pondéraux de produit sec).

Nature des échantillons	Références	classe granulométrique						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
Croûtes	A1	79	2	2	7	5	2	3
	A2	64	4	3	12	9	4	4
	A3	61	3	2	11	13	6	3
	J1	82	2	1	4	4	2	4
	J2	76	2	1	7	8	3	3
	J3	79	1	1	6	6	3	4
	ML	88	1	1	3	4	2	3
Horizons sous les croûtes	A1	2	1	7	35	32	12	10
	A2	8	2	7	35	30	11	6
	A3	1	2	7	39	35	11	4
	J1	0	1	7	31	37	17	7
	J2	1	2	7	33	34	16	8
	J3	1	1	5	30	35	17	11
	ML	4	2	5	26	33	18	12
Horizon de surface, nu	Z1	5	1	7	36	30	13	8
moyennes		37	2	4	21	21	9	6

Tableau II - Résultats du test 2 - Distribution des particules dans les différentes classes granulométriques (valeurs exprimées en % pondéraux de produit sec).

Nature des échantillons	Références	classe granulométrique						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
Croûtes	A1	81	1	1	7	5	2	3
	A2	65	4	3	12	9	3	4
	A3	67	3	2	10	11	5	2
	J1	84	3	1	3	3	2	3
	J2	76	2	1	7	7	3	3
	J3	80	1	1	5	6	3	4
	ML	86	1	1	3	4	2	3
Horizons sous les croûtes	A1	2	1	7	35	32	12	10
	A2	29	4	6	26	22	8	4
	A3	11	4	9	36	28	8	3
	J1	3	3	8	30	33	16	7
	J2	6	3	8	32	31	13	7
	J3	2	2	7	32	34	15	8
	ML	7	3	5	26	31	16	11
Horizon de surface, nu	Z1	17	3	8	32	24	10	7
moyennes		41	3	5	20	19	8	5

Tableau III - Résultats du test 3 - Distribution des particules dans les différentes classes granulométriques (valeurs exprimées en % pondéraux de produit sec)

Nature des échantillons	Références	classe granulométrique						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
Croûtes	A1	58	3	3	14	12	4	5
	A2	55	3	4	15	12	5	6
	A3	47	3	3	15	18	8	4
	J1	72	3	1	7	7	3	5
	J2	61	3	3	11	11	5	6
	J3	69	2	2	8	9	4	6
	ML	77	1	1	5	7	4	4
Horizons sous les croûtes	A1	2	1	7	35	33	13	8
	A2	3	2	8	34	33	13	7
	A3	1	1	7	38	35	13	4
	J1	1	1	7	30	36	18	7
	J2	1	1	7	31	34	17	9
	J3	3	1	6	31	35	16	8
	ML	1	1	5	28	33	19	13
Horizon de surface, nu	Z1	2	1	8	36	30	13	10
moyennes		30	2	5	23	23	10	7

ANNEXE III

Tableau IV : Caractéristiques pluviométriques en 1996

Mois	Cumul mm	Caractéristiques des événements pluvieux					
		Hmoy (mm)	Hmax-Hmin (mm)	Dmoy (min)	I1moy (mm/h)	I10 moy (mm/h)	T-retour moy (J)
Mai	1,00	1,0	0-1	13,67			
Juin	121,50	17,4	0,5-69,5	143,02	74	52	5
Juillet	80,00	10,0	0,5-22	132,72	64	37	4
Août	228,50	12,0	0,5-48,5	160,02	65	42	2
Sept	110,00	13,8	0,5-38,5	93,00	86	55	3

Tableau V : Caractéristiques pluviométriques en 1997

Mois	Cumul mm	Caractéristiques des événements pluvieux					
		Hmoy (mm)	Hmin-Hmax (mm)	Dmoy (min)	I1moy (mm/h)	I10 moy (mm/h)	T-retour moy (J)
Mai	34,50	6,90	0,5-27,5	53,31	108	71	7
Juin	106,50	15,21	1,5-47,5	98,40	94	62	5
Juillet	177,50	22,19	2,0-58	131,74	76	49	3
Août	72,00	9,00	0,5-38	98,07	76	56	4
Sept	134,00	22,33	2,5-39	131,89	104	67	6

Hmoy = hauteur moyenne d'une pluie, Hmax = hauteur maximum d'une pluie, Hmin = hauteur minimum d'une pluie, Dmoy = durée moyenne d'une pluie

I1moy = intensité moyenne au bout d'une minute, I10moy = intensité moyenne au bout de 10 mn

T-retour moy = fréquence ou temps moyen entre deux pluies consécutives

ANNEXE IV

Fig. VI : Courbes cumulatives d'échanges gazeux de CO₂ par les croûtes de la parcelle A2, en fonction du temps d'humectation

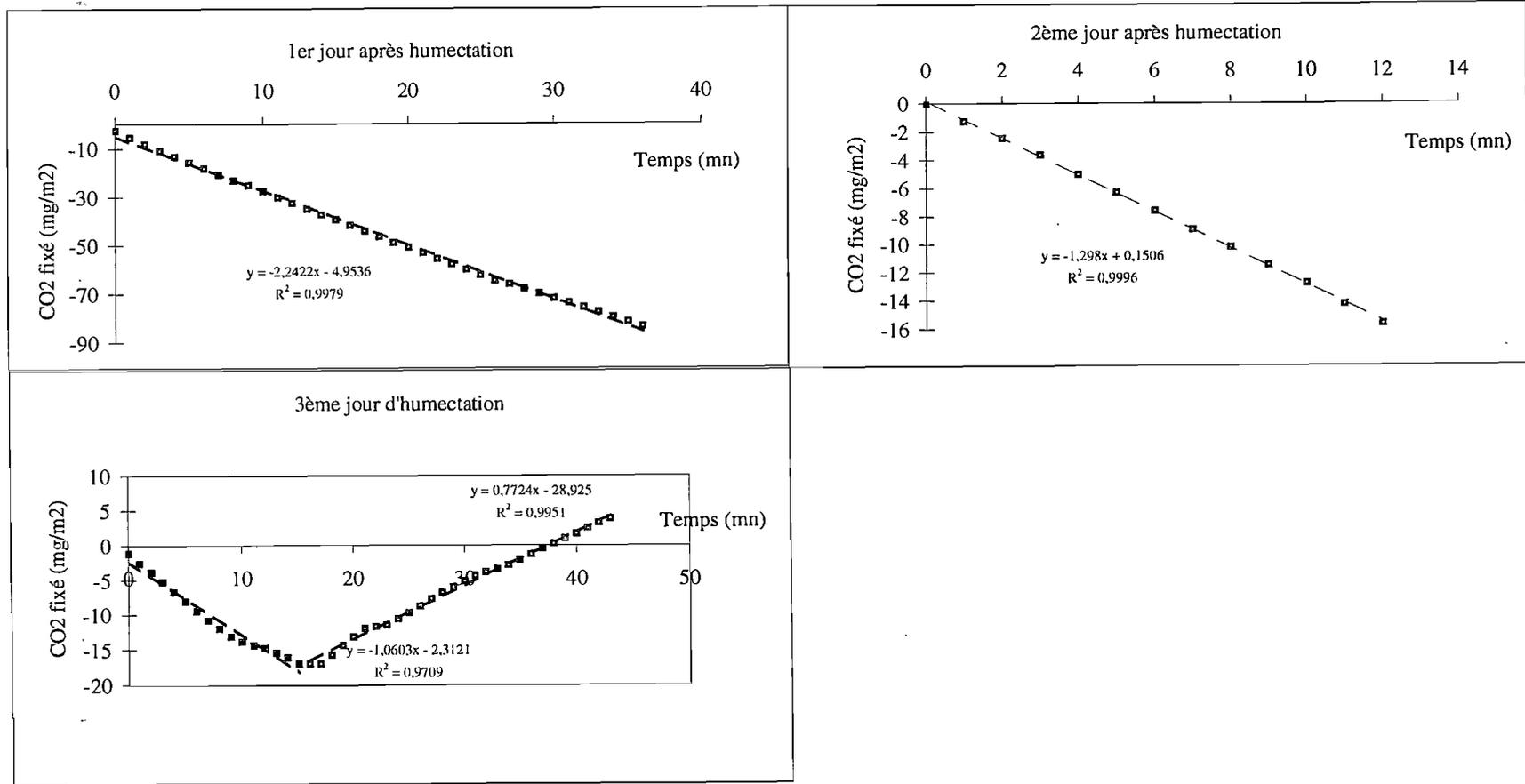


Fig. VII : Courbes cumulatives d'échanges gazeux de CO₂ par les croûtes de la parcelle 12.

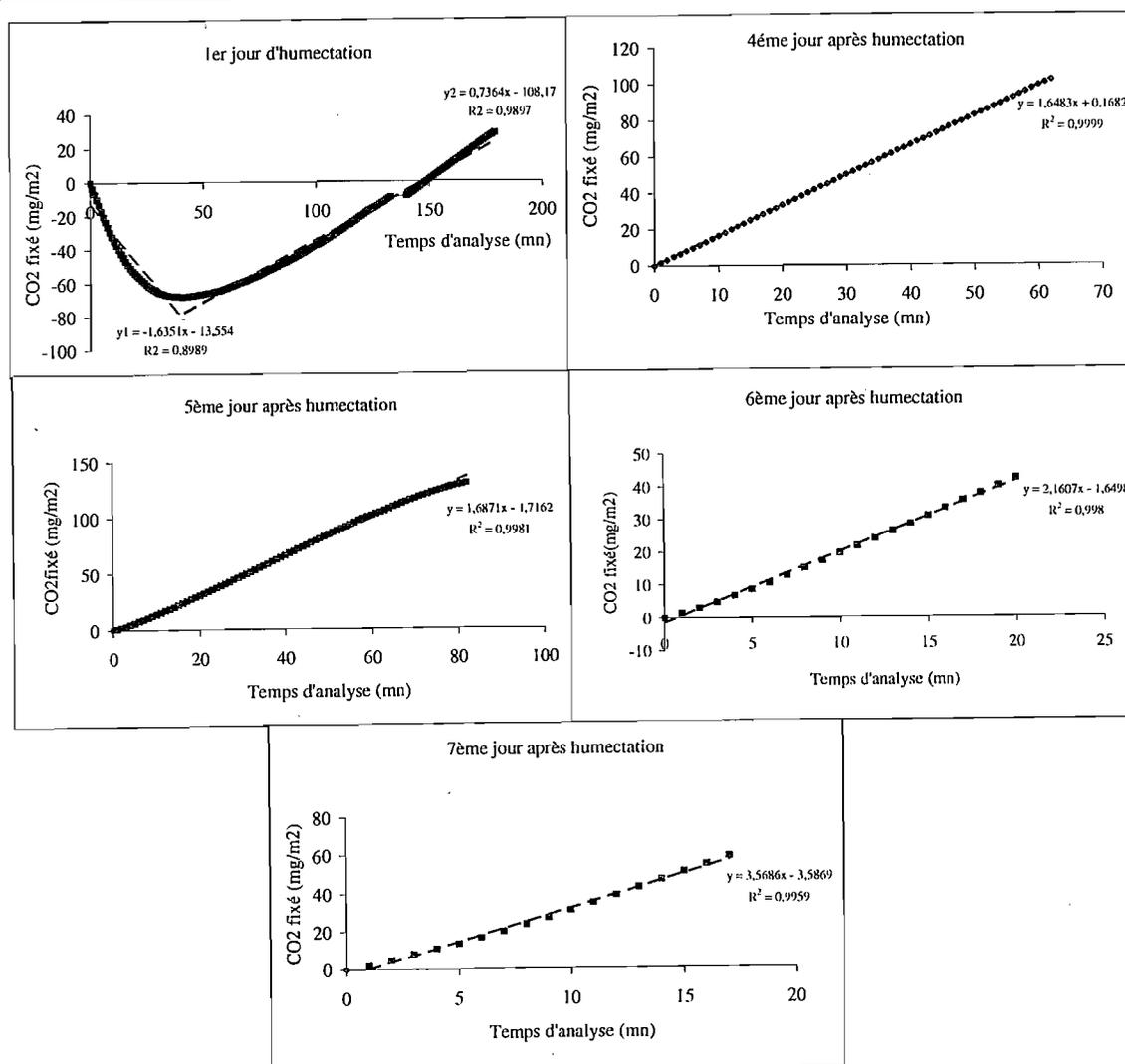


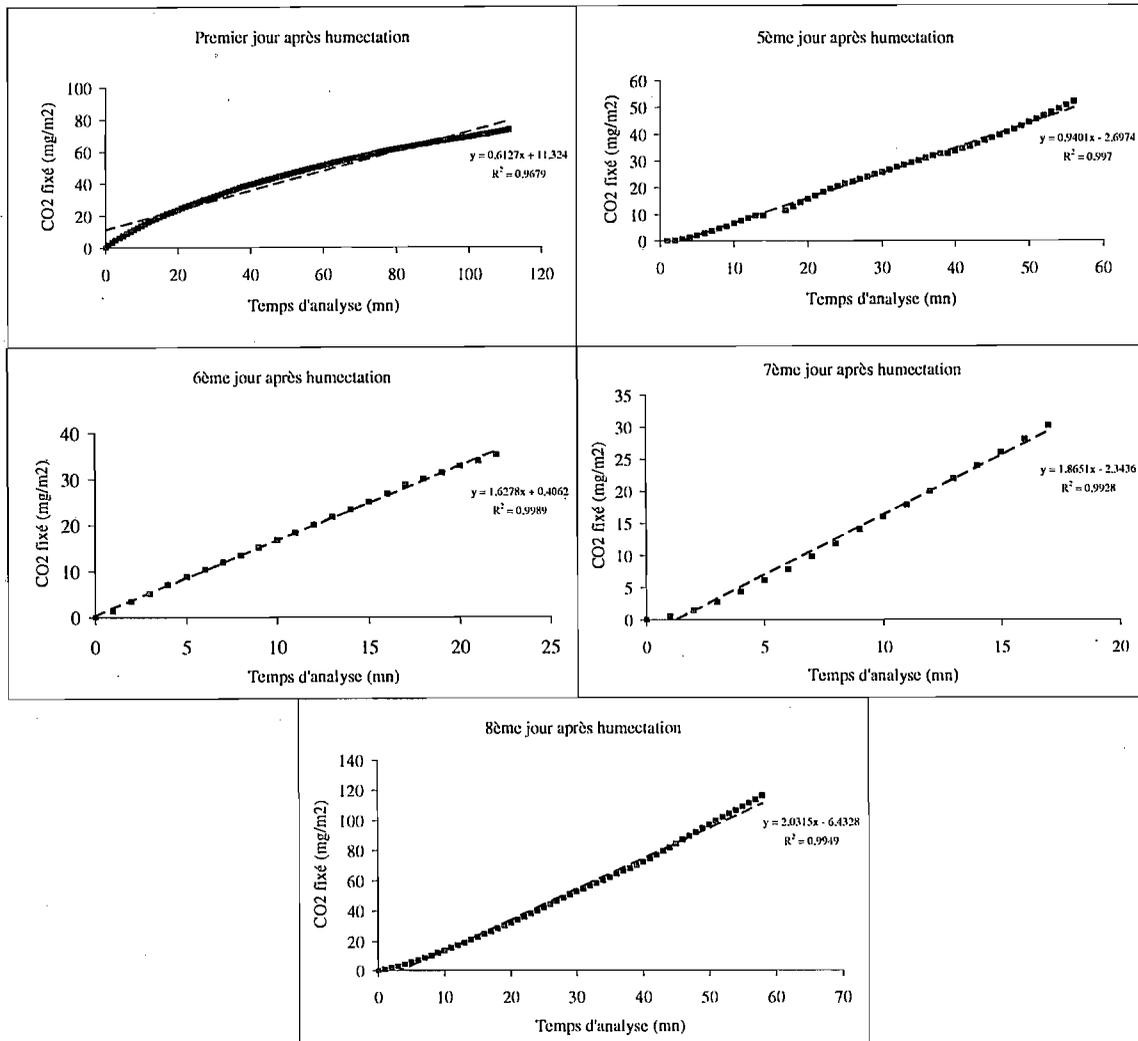
Fig. VIII : Courbes cumulatives d'échange gazeux de CO₂ par les croûtes de la parcelle ML.

Fig. IX : Courbes cumulatives d'échanges gazeux de CO₂ par les croûtes de la parcelle MLr.

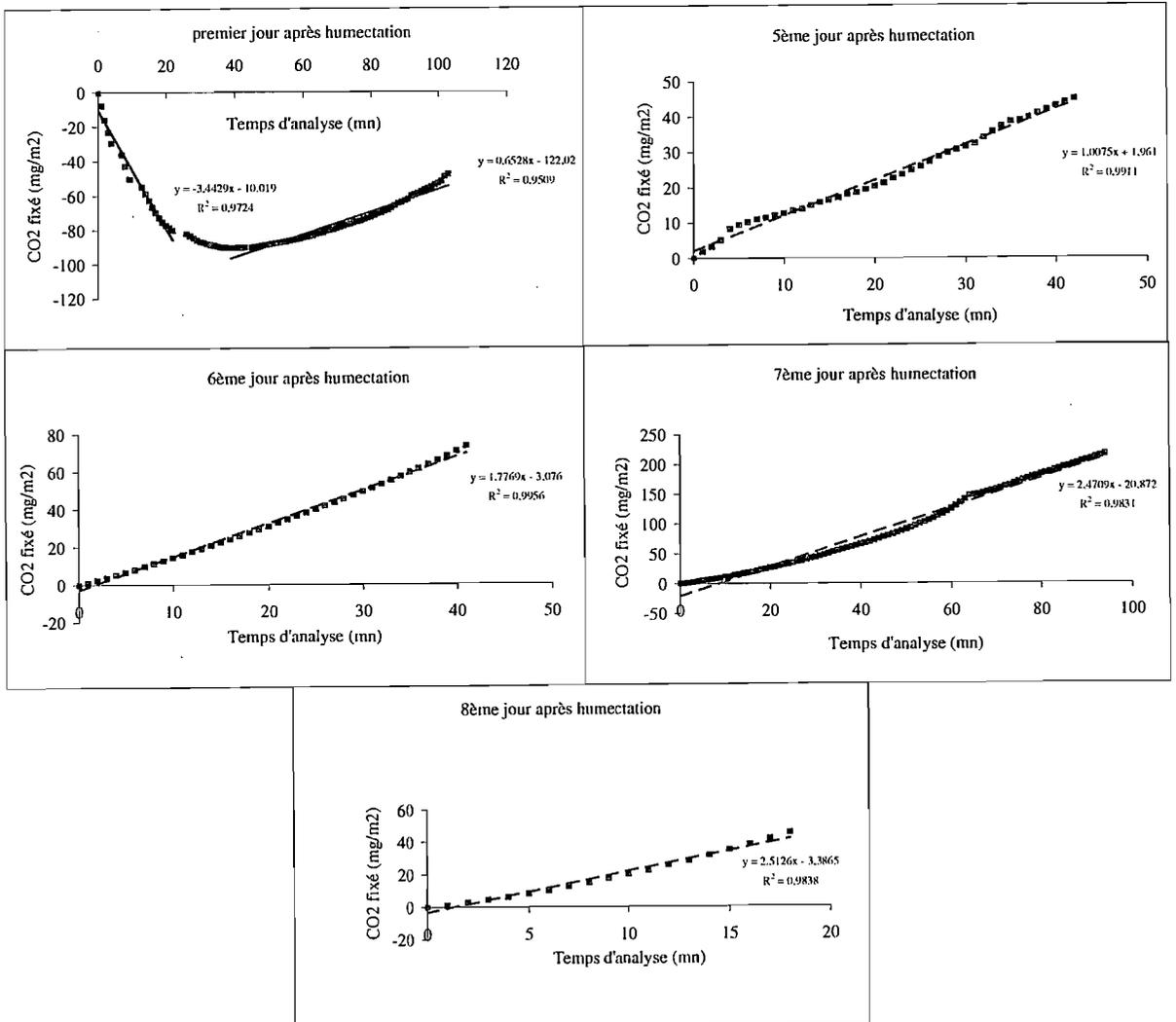


Fig. X : Courbes cumulatives d'échanges gazeux de CO₂ par les croûtes de la parcelle CH2.

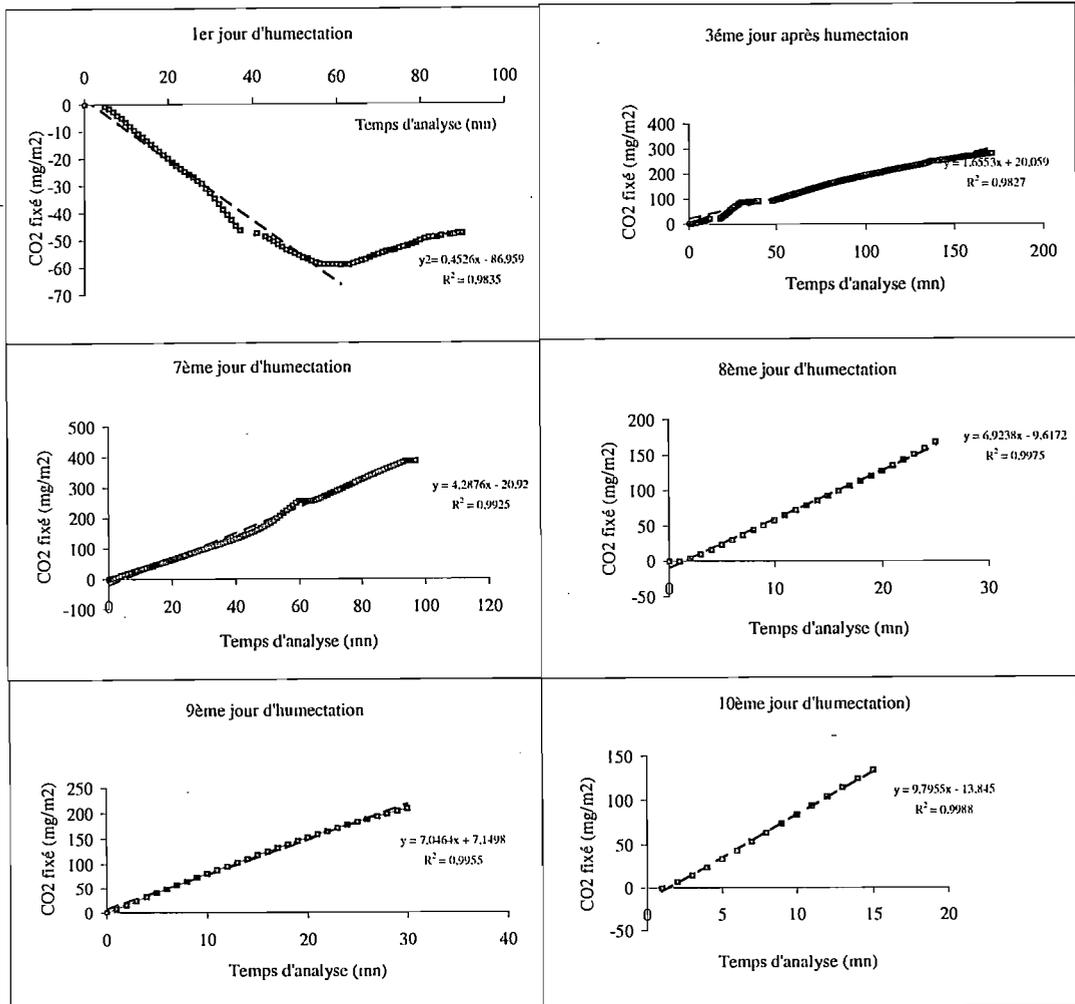


Fig. XI : Courbes cumulatives de CO2 produit à l'obscurité par les croûtes de la parcelle J2.

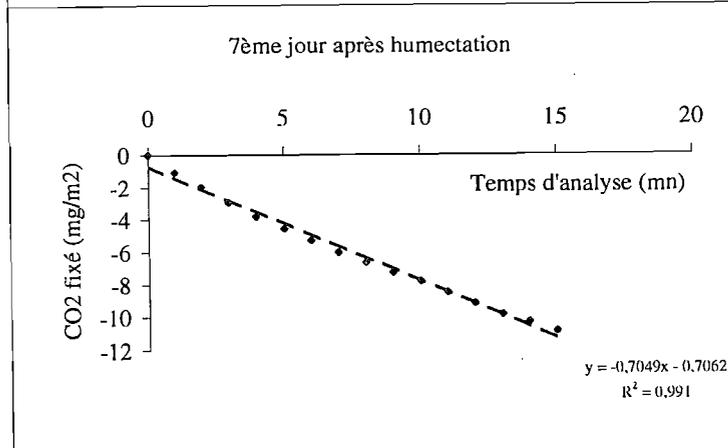
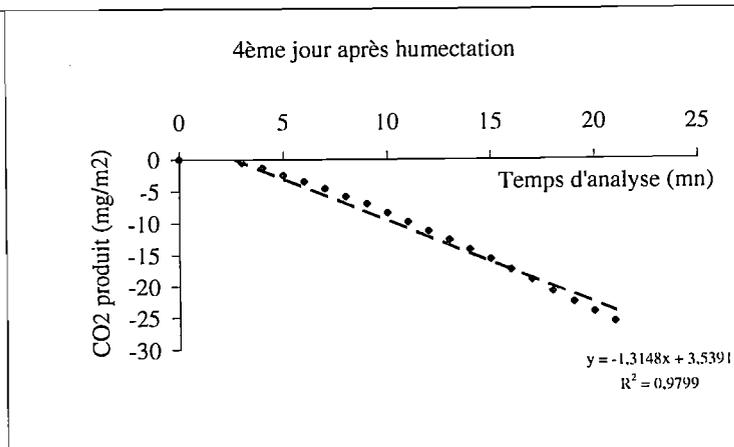
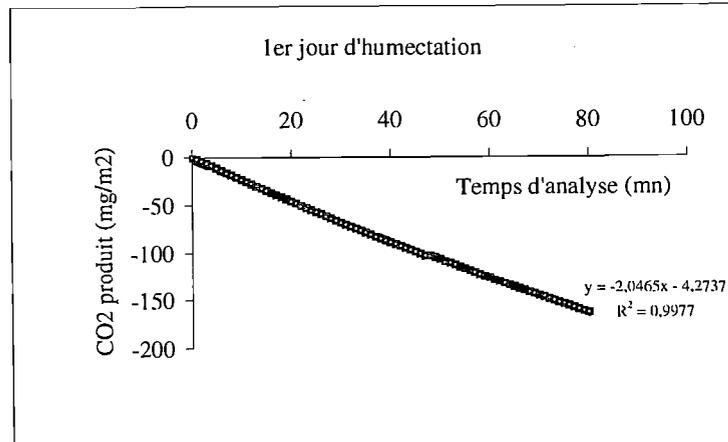


Fig. XII : Courbes cumulatives de CO₂ produit à l'obscurité par les croûtes de la parcelle CH2.

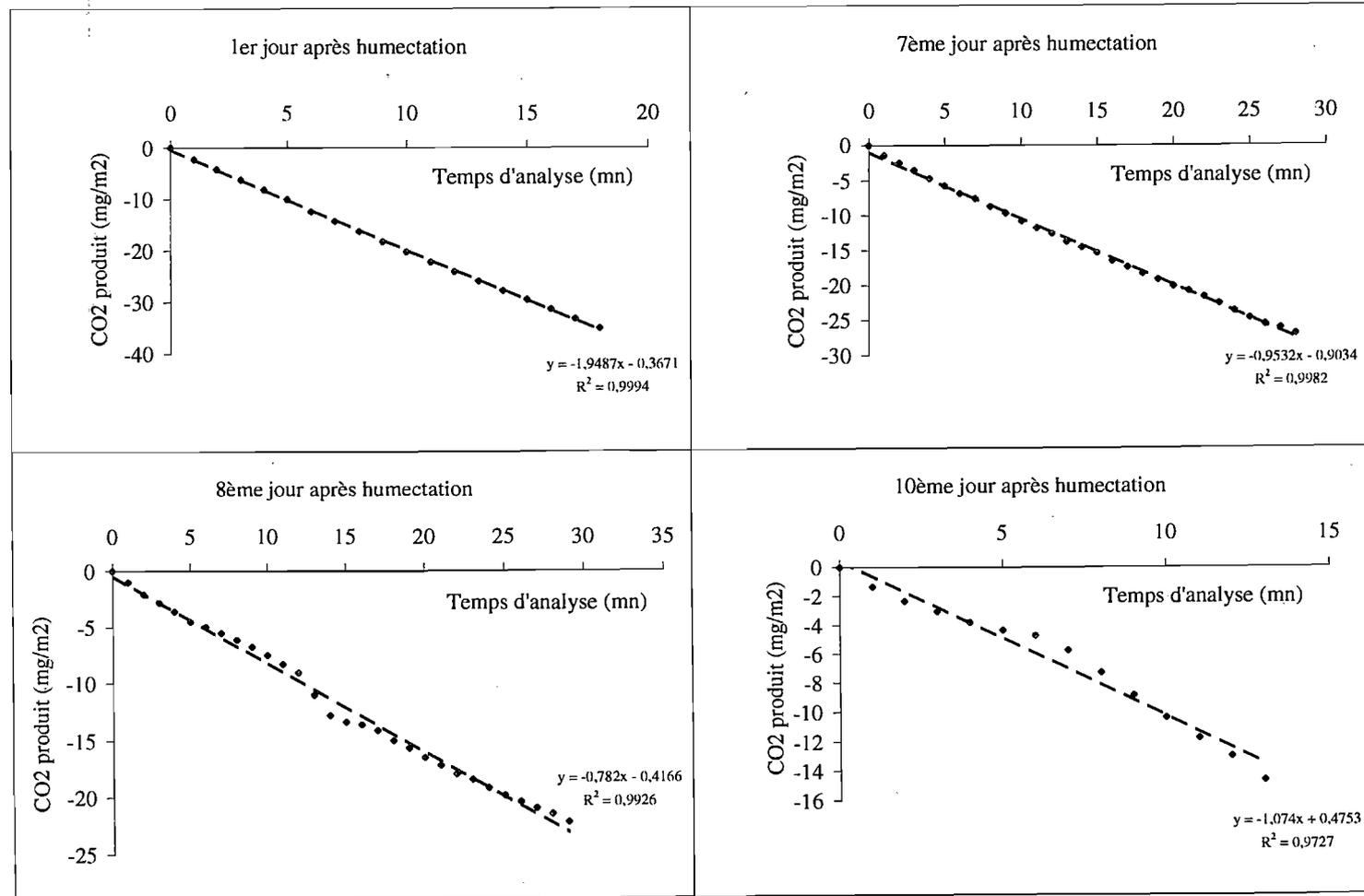


Fig. XIII : Courbes cumulatives de CO2 produit à l'obscurité par les croûtes de la parcelle MLr.

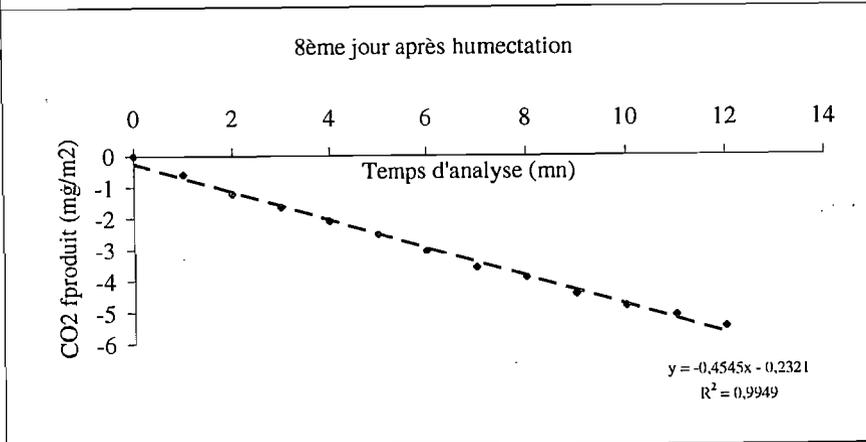
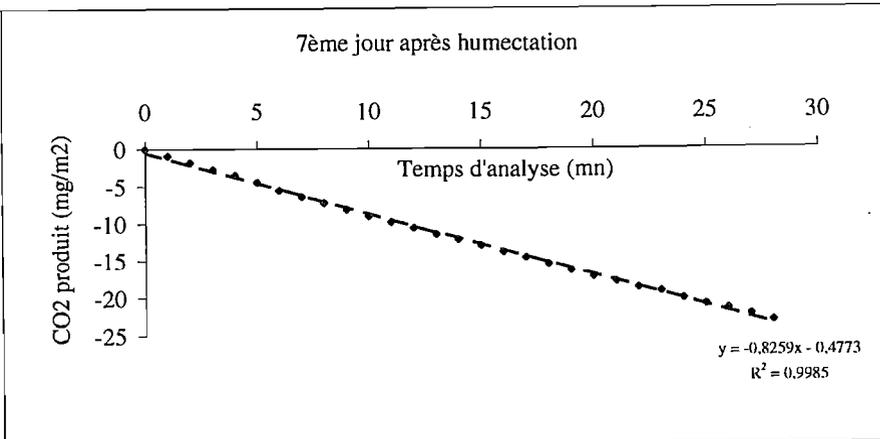
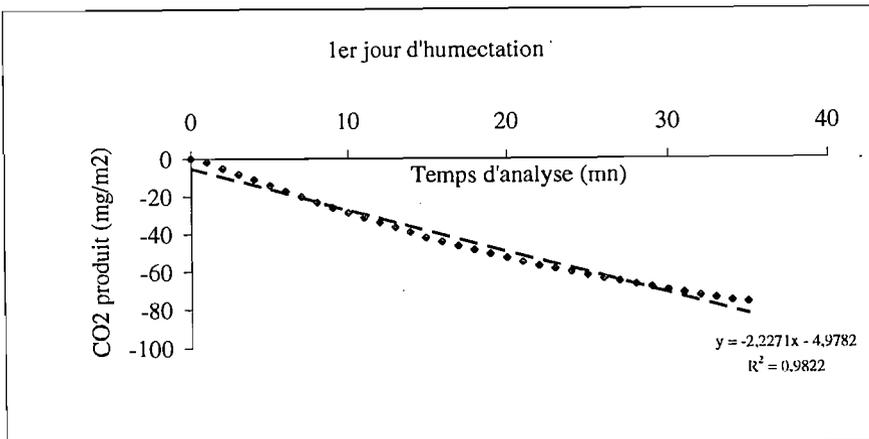


Fig. XIV : Courbes cumulatives de CO₂ produit par les croûtes de la parcelle ML.

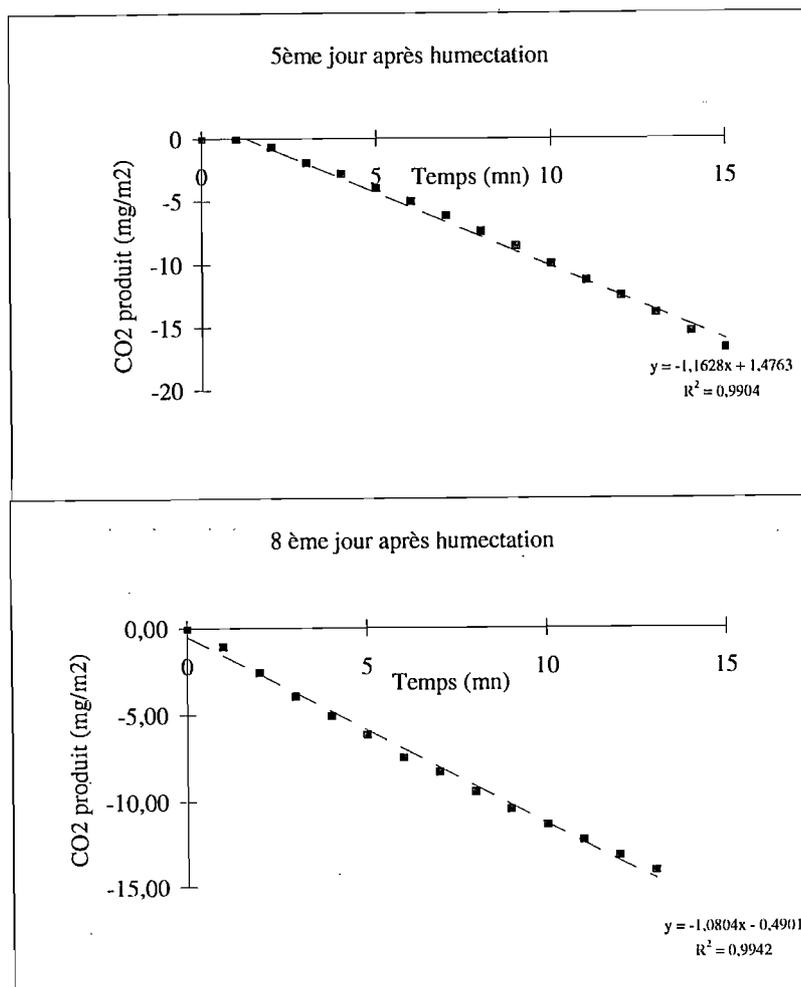
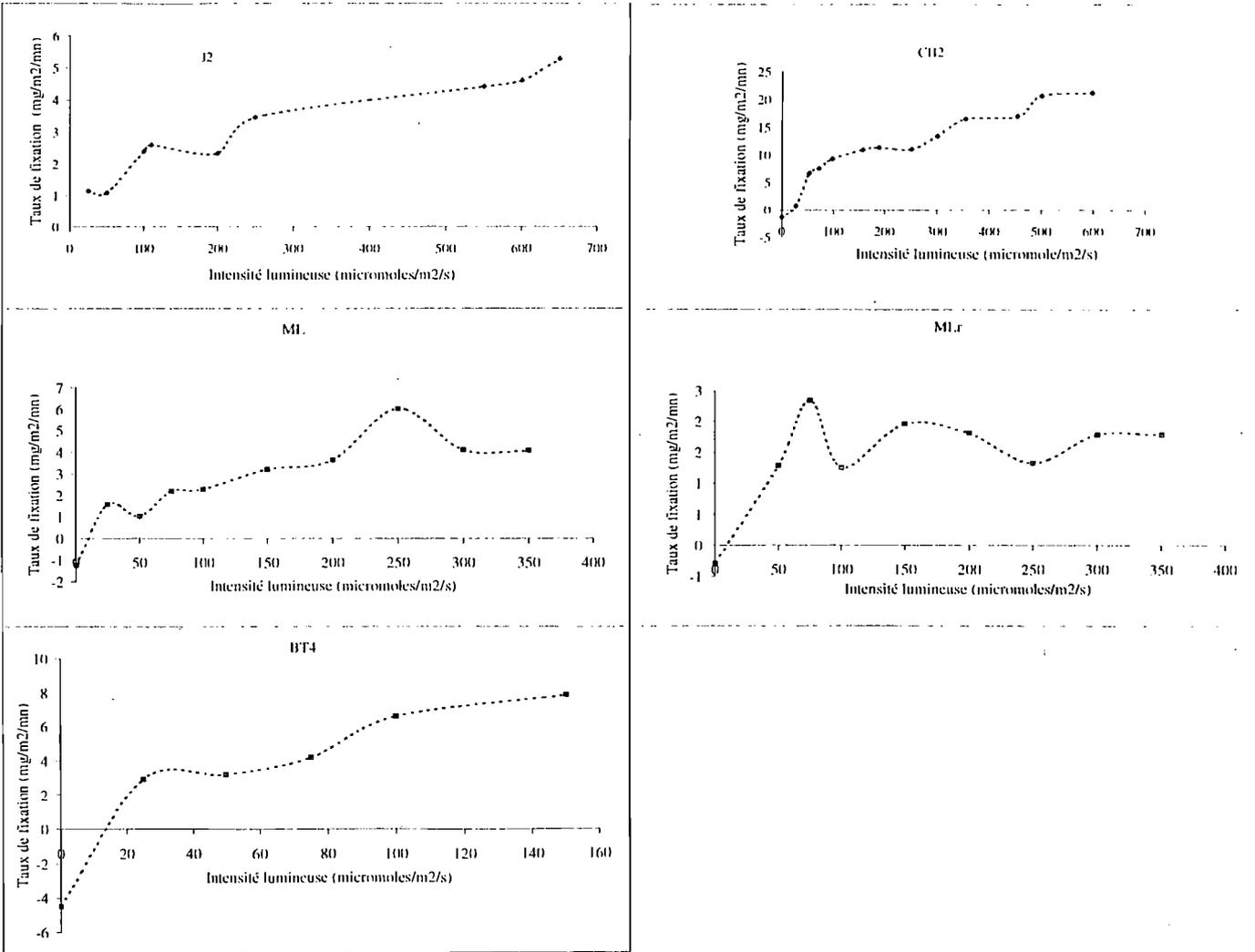


Fig. XV: Variation du taux de fixation nette de CO₂ en fonction de l'intensité de la lumière.



ANNEXE V

MODALITES DE DOSAGE DES SUCRES NEUTRES

I. CHOIX DES PARAMETRES DE L'HYDROLYSE

Les paramètres d'hydrolyse des sucres comprennent la nature et la concentration de l'acide utilisé, ainsi que la température et le temps d'hydrolyse.

A. Choix de l'acide et de sa concentration

Le choix de l'acide tient compte, d'une part, de la nature des échantillons et, d'autre part, du souci d'efficacité de l'extraction.

La charge minérale du sol liée à la présence d'éléments tels que Fe et Al nous a amenés à choisir l'acide sulfurique comme acide d'hydrolyse, de préférence à l'acide chlorhydrique. En effet, si un excès d'HCl peut être éliminé par évaporation, son utilisation entraîne la formation de chlorures de Fe et d'Al dont l'élimination nécessite un passage successif sur des résines cationiques et anioniques. En revanche, en cas d'utilisation d'acide sulfurique, l'excédent de cet acide peut être éliminé par simple centrifugation sous forme de sulfate de baryum ou calcium insoluble, après neutralisation avec de la barite ou de la chaux (ou de carbonate de baryum ou de calcium). L'emploi d'acide sulfurique conduit à la formation de sulfates de fer et d'aluminium dans l'hydrolysât. Cependant, Fe et Al peuvent être aisément précipités sous forme d'hydroxydes, à pH neutre, voire co-précipités avec les sulfates de Ba ou Ca. Ils sont alors éliminés avec ces derniers, par centrifugation.

En ce qui concerne l'hydrolyse proprement dite, il semblerait qu'à concentration égale, l'acide sulfurique soit plus efficace que l'acide chlorhydrique. Mopper (1973) a défini l'ordre suivant d'efficacité des acides les plus communs : sulfurique > chlorhydrique > dichloroacétique > phosphorique > oxalique.

Si l'efficacité de l'hydrolyse par l'acide sulfurique semble faire l'objet d'un accord assez général (Kerhervé, 1996), le choix de la concentration de l'acide est moins consensuel.

Dans leur démarche, beaucoup d'auteurs soulignent d'abord, la nécessité d'effectuer un prétraitement de l'échantillon, à froid, par l'acide sulfurique concentré (12 à 16 M). Ce prétraitement est particulièrement recommandé pour les échantillons riches en cellulose, comme par exemple, les restes de végétaux supérieurs (Oades *et al.*, 1970). En conséquence, ce prétraitement est d'usage courant pour l'analyse complète des sucres dans le sol. Par contre, comme l'ont notamment souligné Sigleo (1996) et Kerhervé (1996), ce traitement rigoureux entraîne un risque de dégradation des sucres libérés lors de l'hydrolyse de matériels assez fragiles comme les matières organiques particulières d'estuaire ou de sédiments marins, qu'ils ont respectivement étudiés.

Les matériaux analysés dans le cadre de cette étude étant récents et en majorité d'origine cyanobactérienne et algale, ils ne doivent donc contenir que peu, voire pas, de constituants ligno-cellulosiques. Nous n'avons donc pas pratiqué de traitement préalable à l'acide sulfurique concentré.

Pour limiter les risques de dégradation des sucres hydrolysés, beaucoup d'auteurs préconisent une hydrolyse douce. Ainsi, selon les tests à différentes concentrations d'acide chlorhydrique qu'elle a réalisés, Sigleo (1996) préconise une hydrolyse d'une heure à 100°C avec HCl 0,5 N pour des particules organiques de sédiments d'estuaire. Une augmentation de la durée d'hydrolyse, voire modérée de la température, n'entraînerait pas de perte. En revanche, sur ce même matériel, une hydrolyse avec HCl 1N entraînerait une perte de 30 à 49 % des sucres par dégradation. Cette perte atteindrait 76 voire 100 % pour une hydrolyse avec

HCl 3 N. D'autres auteurs, comme Cowie et Hedges (1984) préconisent l'utilisation d' H_2SO_4 1,2 M (avec prétraitement). Cependant, ces auteurs ne s'appuient que sur des essais effectués sur trois échantillons différents : de bois, de plancton et un sédiment.

En nous basant sur les récents travaux de Sigleo (1996), nous avons opté pour une hydrolyse douce (H_2SO_4 0,6 M). Néanmoins, nous avons effectué des tests de vérification de la de l'hydrolyse et de la stabilité des sucres aux différentes concentrations d'acide sulfurique suivantes : 0,6, 1,2, 1,8, 2,4, 3 et 4,2 M. Les résultats de ces tests montrent, d'une part, que les rendements maximum de sucres, qui atteignent le double des quantités obtenues avec de l'acide 0,6 M, sont atteints avec des concentrations voisines de 2 M (a, fig. XVII). Au-delà de cette concentration une partie des sucres est dégradée. Cependant, d'autre part, si l'on examine la composition en sucres des extraits (b, fig. XVII), il apparaît clairement que celle-ci varie dans toute la gamme des concentrations d'acide utilisées, sans aucun doute en raison d'une dégradation de molécules hydrolysées de stabilité différente. Ainsi, les rendements maximaux de glucose, de mannose et d'arabinose sont respectivement obtenus avec les concentrations d'acide suivantes : 1,2, 2,5 et 3M. En revanche, la concentration d'acide la plus faible (0,6 M) permet d'obtenir de bons rendements en composés les plus fragiles et souvent caractéristiques de matière organique d'origine microbienne que sont les déoxyhexoses, rhamnose et fucose (Sigleo, 1996). Le galactose (ainsi que le ribose et le xylose), autres oses importants dans les croûtes microbiotiques, étant eux aussi bien extraits avec de l' H_2SO_4 0,6 M, nous avons retenu cette concentration d'acide pour l'ensemble de l'étude, tout en restant conscients qu'elle entraîne une sous-évaluation importante des quantités de sucres totales.

B. Choix du temps et de la température d'hydrolyse

Les températures d'hydrolyse généralement utilisées sont soit de 100 °C (Cowie et Hedges, 1984 ; Puget et al., 1999), soit de 120 °C (Sigleo, 1996). Quant au temps d'hydrolyse, il est très variable selon les auteurs : 1 h (Sigleo, 1996), 3 h (Cowie et Hedges, 1984), 5 h (Puget et al., 1999), voire 18 h (Klock et al., 1984).

Dans ce travail la température et le temps d'hydrolyse retenus ont été ceux préconisés par Cowie et Hedges (1984) : 3 h à 100 °C, compatibles avec ce que préconise Sigleo (1996).

B-1. Séparation des sucres hydrolysés

- Elimination de la charge minérale de l'hydrolysât

Comme cela a déjà été mentionné plus haut, la charge minérale de l'hydrolysât résulte de la dissolution par l'acide sulfurique d'éléments tels que Al et Fe. L'élimination des sels de ces éléments est un préalable nécessaire à l'analyse chromatographique des sucres. A cette fin, deux méthodes sont classiquement utilisées : le passage successif sur des résines anioniques et cationiques et la neutralisation par une base. Le passage sur résine exigeant beaucoup de temps, nécessitant de grandes précautions et étant aussi susceptible de retenir des composés intéressants, nous avons préféré la neutralisation par une base, beaucoup plus simple à mettre en œuvre.

La neutralisation de l'acide est généralement réalisée avec un carbonate ou un hydroxyde d'un cation alcalino-terreux lourd, comme $\text{Ba}(\text{OH})_2$ (Cowie et Hedges, 1984), CaCO_3 (Kerhervé, 1996), BaCO_3 (Puget et al., 1999) voire SrCO_3 (Larre-Larrouy et Feller, 1997).

Dans cette étude nous avons, dans un premier temps, utilisé BaCO_3 censé donner le même résultat que le $\text{Ba}(\text{OH})_2$. Cependant la neutralisation de la solution acide avec BaCO_3 exige l'utilisation d'une grande quantité de ce produit (BaCO_3), environ deux fois la quantité stœchiométrique nécessaire. En outre, ce procédé n'a pas permis le dosage de faibles quantités

de sucres. Ceci nous a conduit à neutraliser la solution acide par CaCO_3 (Kerhervé, 1996). Avec une quantité de CaCO_3 deux fois inférieure à celle de BaCO_3 , cette méthode a fourni des résultats satisfaisants, même avec de faibles quantités de sucres dissous.

-Purification des sucres dissous

Une fois l'hydrolysât neutralisé se pose le problème de la récupération, puis de la purification, des sucres. Une grande partie du résidu solide (carbonates, sulfates ...) est séparé par centrifugation. Cependant il reste des sels en solution avec les sucres. Leur ensemble forme un dépôt blanc après évaporation de la solution.

La méthode utilisée pour purifier les sucres a consisté à évaporer la solution à l'évaporateur rotatif et à re-dissoudre les sucres par le méthanol. Le choix du méthanol est basé sur le résultat de tests de dissolution des sucres neutres. Ces tests, réalisés d'abord avec du glucose, ont montré que celui-ci est soluble dans le méthanol. En effet, lorsqu'on ajoute 5 ml de méthanol à 100 mg de glucose, celui-ci est dissous au bout de 20 min, à 40 °C à l'étuve. Un résultat similaire a été obtenu avec les autres sucres neutres (arabinose, rhamnose, ribose, fucose, xylose, mannose et galactose), ainsi qu'avec l'inositol et l'erythritol utilisés comme standards internes pour le dosage. Tous ces composés ont été préalablement solubilisés dans un peu d'eau, puis desséchés, avant d'être extraits au méthanol. Plusieurs échantillons hydrolysés dans les conditions décrites ci-dessus ont fait l'objet de ce test. Les résultats obtenus pour un de ces échantillons sont résumés dans le tableau VII. Des taux de récupération de 95 à 100 % ont été obtenus. Ces taux sont valables pour l'ensemble des échantillons de sucres simples analysés.

Tableau VII : Résultats du test de récupération des oses au méthanol

Sucres neutres et standards internes	Taux de récupération
Arabinose	95
Rhamnose	100
Ribose	100
Fucose	100
Xylose	100
Mannose	100
Galactose	97
Glucose	97
Erythritol	95
Inositol	97

B-2. Dosage chromatographique des sucres neutres

Le dosage des sucres après hydrolyse et purification se fait par chromatographie en phase gazeuse (CPG). Les températures de l'injecteur et du détecteur sont respectivement de 280°C

et 300 °C. La montée de température du four au cours de l'analyse se fait suivant le cycle suivant : 60°C durant 1mn, puis montée à 120 °C à la vitesse de 30°C/mn et palier d'une minute à 120°C. Ensuite, montée à 240 °C à la vitesse de 3 °C/mn, puis à 310 °C à la vitesse de 20 °C/mn et palier de 10 mn à 310° C. L'hélium est utilisé comme gaz vecteur.

L'analyse est réalisée après la mise à l'équilibre des anomères des différents sucres et leur dérivatisation sous forme de composés silylés volatils, assez stables thermiquement et non polaires. La quantification se fonde sur des standards internes dont la surface des pics fournit la référence à laquelle est rapportée la surface des pics des dérivés silylés des différents sucres.

- Equilibration et dérivatisation (silylation)

Les monosaccharides ont l'aptitude de se cycliser en cycles à 5 et/ou 6 souvent par formation d'un hémiacétal interne entre un hydroxyle et le carbonyle. Chaque forme cyclique pouvant former deux anomères (α et β), chaque composé peut donc simultanément exister sous 5 formes anomériques différentes : 1 forme linéaire, 2 formes α et β pyranosiques (cycles à 6 sommets) et furanosiques (cycle à 5 sommet). La mise à l'équilibre de ces divers anomères permet la quantification des produits, en amenant les diverses formes anomères sous lesquelles les sucres peuvent exister, à des proportions définies dans les conditions choisies. Classiquement, cette mise à l'équilibre a été réalisée dans une solution (2:1) de pyridine et de perchlorate de lithium, selon la méthode préconisée par Bethge *et al.* (1966). Selon une autre manière classique de procéder, nous aurions pu bloquer le groupement carbonyle des monosaccharides pour éviter qu'ils ne se cyclisent, par exemple, par réduction/hydrogénation (cf. infra).

A cette étape de la manipulation, les sucres extraits au méthanol sont sous forme d'un produit sec, obtenu par évaporation à l'évaporateur rotatif puis séchage pendant trois jours au dessiccateur en présence de pastilles de NaOH et/ou de KOH. On ajoute à ce résidu le mélange de pyridine et de perchlorate, et l'on place le tout à l'étuve. La durée et la température de chauffage recommandées sont variables selon les auteurs : Sigleo (1996) réalise l'équilibre à 40 °C pendant 2h, alors que Cowie et Hedges (1984) préconisent un équilibre à 60 °C pendant 48 h. Pour cette étude, les produits ont été laissés à 60°C durant 2 h.

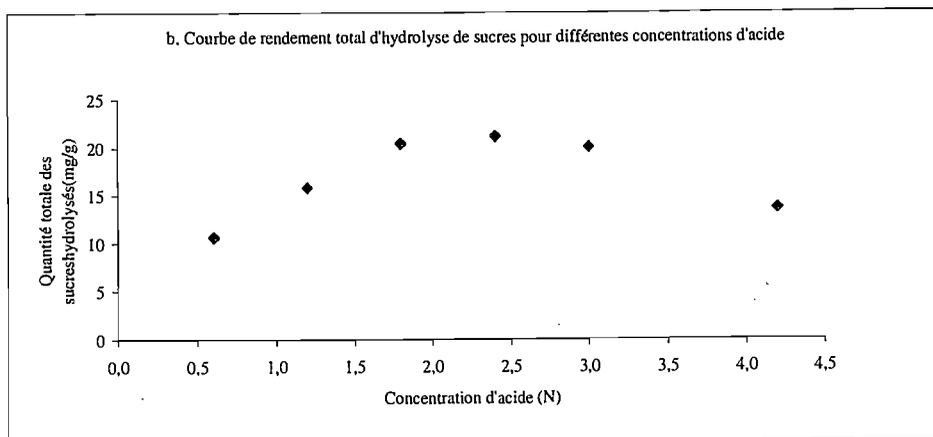
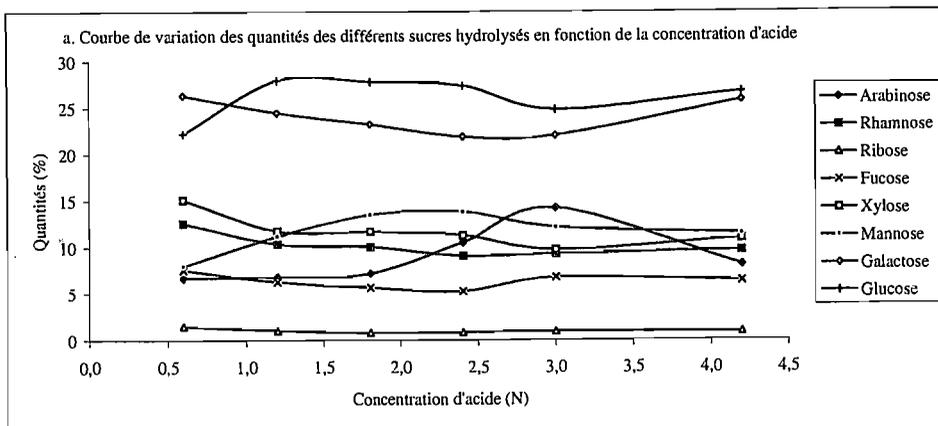
Les sucres sont trop peu volatils et trop peu stables thermiquement pour pouvoir être analysés tels quels par chromatographie en phase gazeuse. Pour ce faire, ils sont préalablement transformés en dérivés volatils et stables. Un procédé courant dit "des acétates d'alditols" consiste à estérifier les alditols résultant de la réduction/hydrogénation préalable du groupement carbonyle des monosaccharides (Klok *et al.*, 1984; Moers *et al.*, 1990). Cependant, depuis les travaux de Sweeney *et al.* (1963) l'utilisation des dérivés trimethylsilylés (TMS), se généralise. En effet, ces produits thermiquement stables sont faciles à former. De plus, la préparation des dérivés TMS présente une économie appréciable de temps, par rapport à celle des acétates d'alditols (Larre-Larrouy et Feller, 1998). Pour ces diverses raisons, c'est donc cette méthode qui a été adoptée pour cette étude. La dérivatisation est obtenue par ajout de N, O-Bis(trimethylsilyl)trifluoroacet-amide ("trisyl") aux sucres équilibrés, suivi d'un chauffage à 60 °C pendant 1 h. Dans la littérature le temps de dérivatisation recommandé varie considérablement, par exemple de 20 min (Cowie et Hedges, 1984) à 24 h (Sigleo, 1996).

- Choix des standards

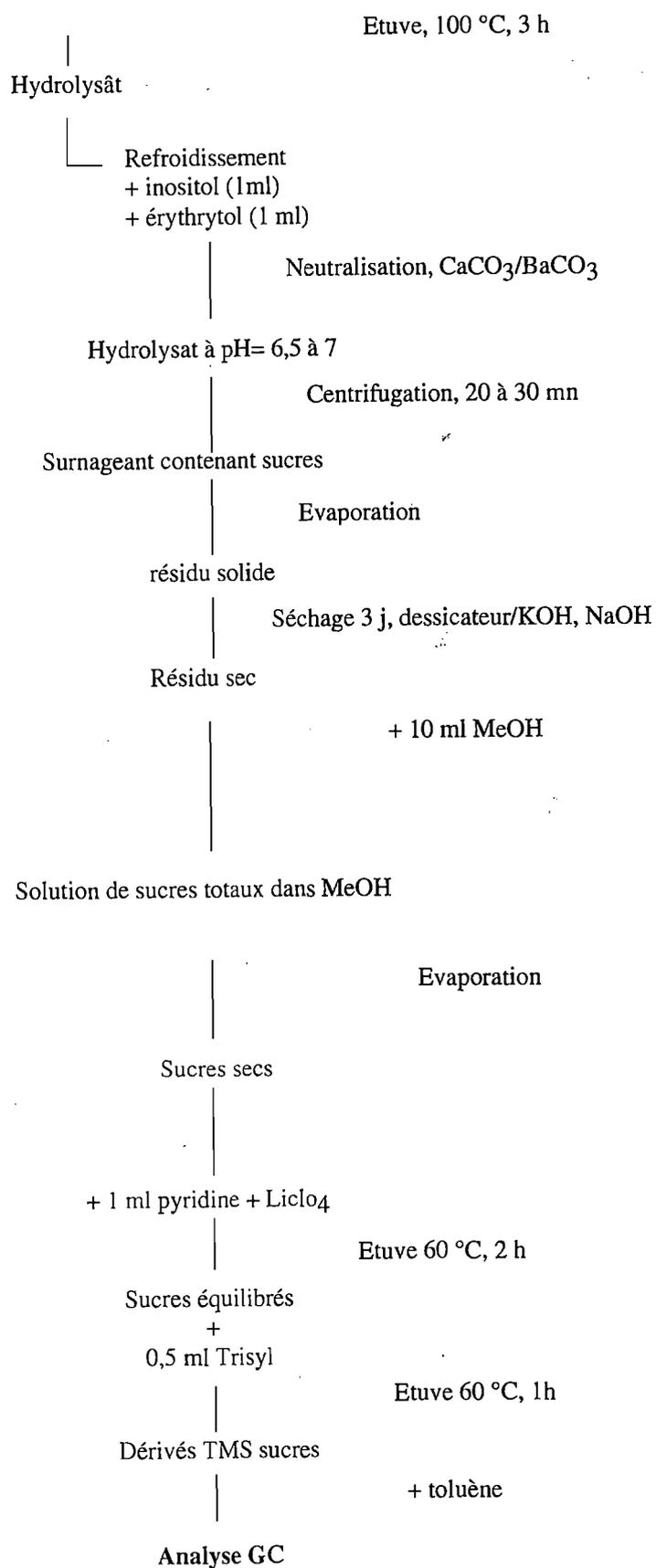
Le critère d'un bon standard interne réside dans sa capacité à se comporter comme les composés étudiés, évidemment sans en être un. Il doit notamment avoir un temps de rétention différent de celui de chacun des sucres pouvant être présents dans le mélange. L'erythritol et l'inositol ont été utilisés dans cette étude. L'erythritol a un temps de rétention en chromatographie largement inférieur à ceux de tous les sucres neutres. Inversement, l'inositol a un temps de rétention supérieur à ceux de tous les sucres neutres. Des tests ayant montré que l'erythritol était sensible à l'évaporation, il a justement été conservé comme indicateur d'évaporation, l'inositol étant seul utilisé pour la quantification des sucres.

La calibration des quantités de sucres dans les échantillons est obtenue au moyen d'une solution standard formée des 8 principaux sucres neutres (l'arabinose, le fucose, le galactose, le glucose, le mannose, le rhamnose, le ribose et le xylose), mélangés dans des proportions connues. L'analyse de cette solution standard permet de calculer les coefficients de réponse des différents sucres, nécessaires au calcul de leurs teneurs dans les échantillons analysés. Pour plus de précision, les coefficients de réponse que nous avons utilisés, sont des moyennes des coefficients déterminés par analyse de 5 solutions contenant des standards à des concentrations différentes.

Fig. XVII. Tests d'hydrolyse réalisés sur un échantillon de croute riche en sucre.



II. PROTOCOLE D'ANALYSE DES SUCRES NEUTRES

200 mg d'échantillon + 20 ml H₂SO₄ 0,6M

Liste des figures

Première partie

Figure 1 : Organisation de croûtes physiques, dans le temps et dans l'espace (d'après Bresson et Valentin, 1990).	17
Figure 2 : Représentation schématique d'une croûte microbiotique (d'après Lange, 1992).	18
Figure 3 : Variétés des surfaces recouvertes par des croûtes microbiotiques (d'après Eldridge et Greene, 1994a).	18

Deuxième partie

Figure 4 : Carte de localisation des sites étudiés, au Niger.	20
Figure 5 : Formations géologiques du Niger occidental. (d'après Greigert <i>et al.</i> , 1966).	21
Figure 6 : Principales unités géomorphologiques du paysage de Banizoumbou. (d'après Courault <i>et al.</i> , 1990).	22
Figure 7 : Coupe schématique des unités constituant le paysage d'une brousse tigrée typique. Coupure d'après Ambouta (1997).	28

Troisième partie

Figure 8 : n° 1-6. (1) <i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex Arch.) Laundon. (2) <i>Macrochloris</i> Korch. sp. (3) <i>Actinotaenium cucurbita</i> fo. <i>Rotundatum</i> (Krieg.) Teiling. (4) <i>Chroococcus limneticus</i> Lemm. (5) <i>Scytonema Javanicum</i> Bornet. (6) <i>Nostoc vaucher</i> sp.	52
Figure 9 : n° 7-14. (7) <i>Scytonema stuposum</i> (Kütz.) Bornet. (8) <i>Schizothrix friesii</i> (Ag.) Gomont. (9) <i>Microcoleus sociatus</i> W. & G. S. West. (10) <i>Schizothrix penicillata</i> (Kütz.) Gomont. (11) <i>Phormidium mucosum</i> Gardner. (12) <i>Lyngbya aestuarii</i> Liebman. (13) <i>Lyngbya aerugineo-coerulea</i> (Kütz.) Gomont. (14) <i>Lyngbya epiphytica</i> Hieron.	53
Figure 10 : n° 15-16. (15) <i>Porphyrosiphon kaernbachii</i> . (16) <i>Micocoleus lacustris</i> .	54

Quatrième partie

Figure 11 : Courbes d'entrées du mercure (A2, jachère récente).	77
Figure 12 : Courbes d'entrées du mercure (A3, jachère récente).	78
Figure 13 : Courbes d'entrées du mercure (J2, jachère ancienne).	79
Figure 14 : Courbes d'entrées du mercure (Chef 2, jachère ancienne).	80
Figure 15 : Courbes d'entrées du mercure (Z2, jachère récente nue).	81
Figure 16 : Comparaison des volumes poraux totaux entre croûtes et horizons sous-jacents aux croûtes.	82
Figure 17 : Appareil de Hénin.	87
Figure 18 : Distribution des particules après application des tests de stabilité aux échantillons de jachères anciennes (J1 et J2).	91
Figure 18 (suite) : Distribution des particules après application des tests de stabilité aux échantillons de jachères anciennes (J3 et ML).	92
Figure 19 : Distribution des particules après application des tests de stabilité aux échantillons de jachères récentes (A1, A2).	93
Figure 19 (suite) : Distribution des particules après application des tests de stabilité aux échantillons de jachères récentes (A3).	94
Figure 20 : Distribution des particules après application des tests de stabilité aux échantillons de l'horizon superficiel Z1.	94
Figure 21 : Courbes de corrélation entre les valeurs des MWD calculés après application des différents tests et la teneur en carbone total des échantillons.	96
Figure 22 : Dispositif de mesures de rétention d'eau.	97
Figure 23 : Dispositif permettant le relevé des états de surface au sein d'une aire de ruissellement de 1 m ² .	102
Figure 24 : Pluviosités mesurées en 1996 et 1997.	104
Figure 25 : Evolution des états de surface (jachères anciennes, J).	108
Figure 26 : Evolution des états de surface (jachères récentes, A).	109
Figure 27 : Evolution des états de surface (jachères récentes, Z).	110

Cinquième partie

Figure 28 : Schéma du dispositif de mesure de fixation de CO ₂ .	125
Figure 29 : Courbe cumulative d'échanges gazeux par une croûte analysée directement après humectation.	127

Figure 30 : Courbe cumulative d'échanges gazeux par une croûte microbiotique 4 jours après humectation.	128
Figure 31 : Courbe cumulative de fixation de CO ₂ à la lumière suivie d'une respiration à l'obscurité pour une croûte humectée depuis 4 jours.	128
Figure 32 : Variation du taux de fixation de CO ₂ en fonction du nombre de jours depuis la première humectation de la croûte (Parcelles J2 et MLr).	131
Figure 32 (suite) : Variation du taux de fixation de CO ₂ en fonction du nombre de jours depuis la première humectation de la croûte (Parcelles CH2 et ML).	132
Figure 33 : Courbes cumulatives de la réduction de l'acétylène (RA) dans les croûtes de la parcelle Hama.....	142
Figure 34 : Courbes cumulatives de la réduction de l'acétylène (RA) dans les croûtes de la parcelle Chef 2.	142
Figure 35 : Courbes cumulatives de la réduction de l'acétylène (RA) dans les croûtes de la parcelle Mali Djibo ravine.	142
Figure 36 : Relation entre la teneur en particules fines (argiles + limons) et carbone organique total.	151
Figure 37 : Sucres neutres totaux dans différents échantillons de sols de jachères (mg g ⁻¹).	156
Figure 38 : Sucres neutres totaux dans différents échantillons de sols de jachères (%).	156
Figure 39 : Sucres neutres totaux dans différents échantillons de sols de la brousse tigrée (mg g ⁻¹).	157
Figure 40 : Sucres neutres totaux dans différents échantillons de sols de la brousse tigrée (%).	157
Figure 41 : Distribution moyenne des sucres neutres.	161
Figure 42 : Relation entre les teneurs en particules fines (argiles + limons) et en sucres neutres totaux.	163
Figure 43 : Relation entre la valeur du Mean Weight Diameter (MWD) et les teneurs en sucres neutres des croûtes et des horizons sans croûtes.	163

Liste des tableaux

Deuxième partie

Tableau 1 : Récapitulatif des différents sites et parcelles étudiés.....	30
Tableau 2 : Estimations visuelles des états de surface initiaux des parcelles expérimentales (surfaces couvertes, %).	34

Troisième partie

Tableau 3 : Typologie morphologique des algues (d'après Grassé, 1978).....	49
Tableau 4 : Micro-organismes observés dans les sites des jachères.....	51
Tableau 5 : Micro-organismes observés dans les divers sites de la brousse tigrée.....	51

Quatrième partie

Tableau 6 : Liste récapitulative des échantillons analysés.....	71
Tableau 7 : Résultats du fractionnement granulométrique dans les échantillons de sols de jachères et de la brousse tigrée (valeurs exprimées en % pondéraux).....	73
Tableau 8 : Données porosimétriques obtenues d'après les courbes d'entrées du mercure.....	76
Tableau 9 : Listes des échantillons analysés et des tests réalisés.....	86
Tableau 10 : Définition des différentes classes granulométriques.....	88
Tableau 11 : Classes de stabilité des agrégats et aptitude de formation de croûtes physiques, en fonction des valeurs de MWD (d'après Le Bissonnais, 1996).....	88
Tableau 12 : Diamètres moyens pondéraux (MWD, mm) des particules obtenues à l'issue des trois tests de stabilité appliqués à des agrégats de croûtes et d'horizons sans croûtes.....	90
Tableau 13 : Résultats de mesures de rétention en eau à pF 2,5 et pF 4,2. (Valeurs en %, pondéraux).....	100
Tableau 14 : Les principaux états de surface et leurs caractéristiques.....	103
Tableau 15 : États de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 17/7/96 (avant sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale.....	105
Tableau 16 : États de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 17/7/96 (après sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale.....	105
Tableau 17 : États de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 4/9/96 (après sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale.....	106
Tableau 18 : États de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 23/10/96 (après sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale.....	106
Tableau 19 : États de surface des parcelles en jachère. Résultats des observations du 2/9/97 (après sarclage). Valeurs exprimées en % de la surface totale.....	107
Tableau 20 : Bilan du recouvrement des aires de ruissellement par les croûtes microbiotiques de 1996 à 1997.....	111
Tableau 21 : Coefficients de ruissellement calculés en 1996 et 1997. Valeurs maximum, minimum et moyennes (calculées sur 22 mesures).....	112
Tableau 22 : Coefficients de ruissellement (saison de pluies 1996).....	113
Tableau 23 : Coefficients de ruissellement (saison de pluies 1996).....	114
Tableau 24 : Pertes en terres en 1996 et 1997. Valeurs maximum, minimum et moyennes (calculées sur 15 à 19 mesures). Valeurs exprimées en $g\ m^{-2}\ mn^{-1}$	116
Tableau 25 : Pertes en terre des différentes parcelles de jachères en 1996.....	117
Tableau 26 : Pertes en particules fines à la surface des parcelles en jachère en 1997.....	118
Tableau 27 : Pertes en particules grossières à la surface des parcelles en jachère en 1997.....	119

Cinquième partie

Tableau 28 : Récapitulatif des échantillons analysés.....	126
Tableau 29 : Taux de fixation nette de CO ₂ et de carbone par les croûtes microbiotiques éclairées.....	130
Tableau 30 : Taux d'émission de CO ₂ et de carbone par les croûtes microbiotiques non éclairées.....	133
Tableau 31 : Délai au bout duquel l'activité nitrogénasique des croûtes microbiotiques atteint un taux maximum (valeurs exprimées en h).....	138
Tableau 32 : Taux de fixation maximum atteint après la réactivation de l'activité nitrogénasique. (Valeurs exprimées en nmoles éthylène $m^2\ s^{-1}$).....	139
Tableau 33 : Teneurs en carbone et en azote, C/N et $\delta^{13}C$ des croûtes de jachères.....	146
Tableau 34 : Teneurs en carbone et en azote, C/N et $\delta^{13}C$ des horizons superficiels des jachères nues.....	146

Tableau 35 : Teneurs en carbone et en azote, C/N et $\delta^{13}\text{C}$ des horizons sous les croûtes de jachères.....	147
Tableau 36 : Teneurs en carbone et en azote, C/N et $\delta^{13}\text{C}$ des sites de la brousse tigrée.....	148
Tableau 37 : Teneurs en chlorophylle de croûtes microbiotiques à l'état sec et après essai de fixation d'azote (valeurs exprimées en mg m^{-2}).....	152
Tableau 38 : Teneurs en chlorophylle de croûtes microbiotiques à l'état sec et après essai de fixation d'azote (valeurs exprimées en mg g^{-1} de sol).....	152
Tableau 39 : Echantillons analysés pour la composition des sucres neutres.....	154
Tableau 40 : COT= carbone organique total (mg/g de sol).....	158
Tableau 41 : Quantités moyennes de monosaccharides neutres dans les échantillons de jachères (% des sucres neutres totaux).....	159
Tableau 42 : Quantités moyennes de monosaccharides neutres dans les échantillons de brousse tigrée (% des sucres neutres totaux).....	160

Liste des planches

Planche I : Vues générales du terrain et des sites étudiés (photos 1-6).....	190
Planche I (suite) : Vues générales du terrain et des sites étudiés (photos 7-9).....	193
Planche II : Vue de la surface des croûtes microbiotiques observées au stéréomicroscope (photos 1-4).....	196
Planche II (suite) : Vue de la surface des croûtes microbiotiques observées au stéréomicroscope (photos 5-10).....	199
Planche II (suite) : Vue de la surface des croûtes microbiotiques observées au stéréomicroscope (photos 11-14)...	202
Planche II (suite) : Vue de la surface des croûtes microbiotiques observées au stéréomicroscope (photos 15-18)...	205
Planche III : Vue de la surface des croûtes microbiotiques au MEB (photos 1-8).....	208
Planche III (suite) : Vue de la surface des croûtes microbiotiques au MEB (photos 9-16).....	211
Planche III (suite) : Vue de la surface des croûtes microbiotiques au MEB (photos 17-24).....	214
Planche IV : Vue au CryoMEBEC de la surface des croûtes microbiotiques après réhumectation (photos 1-8).....	217
Planche IV (suite) : Vue au CryoMEBEC de la surface des croûtes microbiotiques après réhumectation (photos 9-16).....	220
Planche V : Vues de profils des sols encroûtés, au microscope photonique (photos 1-6).....	223
Planche V (suite) : Vues de profils des sols encroûtés, au microscope photonique(Photos 7-12).....	226
Planche V (suite) : Vues de profils des sols encroûtés, au microscope photonique(Photos 13-18).....	229
Planche V (suite) : Vues de profils des sols encroûtés, au microscope photonique(Photos 19-22).....	232
Planche V (suite) : Vues de profils des sols encroûtés, au microscope photonique(Photos 23-25).....	235
Planche VI : Vues de profils de sols encroûtés, au MEB (photos 1-8).....	238
Planche VI (suite) : Vues de profils de sols encroûtés, au MEB (photos 9-14).....	241

Thesis: ROLE OF MICROBIOTIC SOIL CRUSTS IN TWO SAHELIAN ECOSYSTEMS (FALLOW LANDS AND TIGER BUSH) OF NIGER. MICROMORPHOLOGY, PHYSICAL AND BIOGEOCHEMICAL PROPERTIES.

Abstract

Microbiotic crusts are organo-mineral complex resulting from the colonisation of the soil surface by communities of micro-organisms, mostly cyanobacteria. They cover wide areas in arid environments like Sahel.

This study concerns microbiotic crusts on bare soil of fallow land and "tiger bush" landscapes near the village of Banizoumbou, in the sahelian region of western Niger. Our purpose is to understand the formation, and the physical and biogeochemical properties of these crusts as well as their roles in the soil cover of the sahelian landscape.

Microbiotic crusts Studied are formed mainly by cyanobacteria belonging to the genera *Schizothrix*, *Scytonema*, *Porphyrosiphon*, *Microcoleus*, *Nostoc* and *Lyngbya*. These filamentous organisms associated with extracellular polymeric secretion (slime), form a dense network which entraps and binds mineral particles on the soil surface. At depth, microbial remains essentially formed by polysaccharides, contribute, with mineral particles, to the formation of stable organo-mineral aggregates.

Laboratory measurements of physical properties show a prominent increase of fine particles content as a consequences of a feedback processes that take place among microbial layers. These layers exhibit specific pores (1 à 10 µm in diameter) related to the presence of the microbial organic components and which are located between organo-mineral aggregates and inherited organic remains. Aggregates from microbiotic crusts shown to have great stability against dispersion, which is positively correlated with total organic content, and a water retention capacity which is 4 to 5 fold greater than that of aggregates from bare soil.

Field measurements reveal that presence of microbiotic crusts significantly reduces the total amount of material eroded by rainfall. But microbiotic crusts significantly increase superficial run off on the soil surface.

Laboratory measurements of gas exchange show photosynthetic and nitrogen fixation by rewetted microbiotic crusts which may contribute from 3,5 to 4,2 kg N ha⁻¹ yr⁻¹, and from 30 to 230 kg C ha⁻¹ yr⁻¹, respectively, in N and C budget of sahelian soils. More than 20 % of fixed carbon contribute to the synthesis of aforementioned polysaccharides which participate in aggregate formation and stability, as well as in the formation of a tridimensional organic network which determines water entry and retention through its swelling and hydrophobic properties.

Thus cyanobacterial crusts provide a stable and water retaining substrata. They represent a source of nutrients and energy through input of essential elements in soil. There is no doubt that microbiotic crusts in the sahelian landscape of Niger present the capacity to provide development of different micro-organisms communities and even higher plants.

Keywords: Cyanobacteria; Microbiotic crusts; Extracellular polymeric secretions; Polysaccharides; Carbon; Nitrogen; Soil micromorphology; Soil stabilisation; Aggregates stability; Porosity; Erosion; Runoff; Sahel; Niger.

Résumé

Les croûtes microbiotiques sont des complexes organo-minéraux résultant de l'installation à la surface du sol d'une communauté de micro-organismes, en majorité des cyanobactéries et des chlorophycées. Ces croûtes, généralement épaisses de 5 à 10 mm, sont connues dans les régions semi-arides et arides du globe. Dans les zones sahéliennes du Niger, les croûtes microbiotiques couvrent les surfaces nues des champs en jachères et de la brousse tigrée.

Notre étude a concerné les croûtes microbiotiques de la région de Banizoumbou, à 70 km au NE de Niamey (Niger). Notre objectif a été de comprendre le mode de formation, le comportement physique et biogéochimique de ces croûtes ainsi que leur rôle dans la couverture pédologique du paysage sahélien.

Les observations à différentes échelles, de fragments de croûtes, et des micro-organismes isolés, ont permis d'identifier 15 taxons, majoritairement des cyanobactéries, appartenant aux genres *Schizothrix*, *Scytonema*, *Porphyrosiphon*, *Microcoleus*, *Nostoc* et *Lyngbya*. Ces organismes filamenteux forment un réseau exerçant une action de stabilisation physique des particules du sol. Cette stabilisation est remarquablement renforcée par des produits de sécrétions extracellulaires (EPS) de nature polysaccharidique qui adhèrent aux particules au niveau d'interfaces hydrophobes. En profondeur, le profil des sols encroûtés se compose de couches riches alternativement en particules minérales plutôt grossières et en particules fines. Les cyanobactéries et donc, ultérieurement, l'essentiel de leurs produits de sécrétion se développent au sein des couches riches en particules fines. Ce type d'alternance confère aux croûtes une structure qui se rapproche de celle des sédiments stromatolitiques.

La nature et le mode d'assemblage des constituants des croûtes microbiotiques ont été étudiés au laboratoire par la mesure de certaines propriétés physiques de ces croûtes. Les horizons associés aux micro-organismes se caractérisent par une richesse en particules de la taille de limons et par l'apparition de pores de 1 à 10 μm de diamètre. Ces pores apparaissent au fur et à mesure que se développe au sein du sol (1) le réseau des filaments et des EPS (2) des agrégats organo-minéraux résultant du « collage » (au niveau de surfaces hydrophobes) de particules fines et de constituants organiques (filaments et EPS). Les agrégats ainsi formés montrent une plus grande stabilité vis-à-vis de la dispersion que les agrégats provenant d'horizons sans croûtes à cause de la capacité de leurs constituants organiques à augmenter de volume sous l'effet d'une simple humectation et à retenir énergiquement l'eau absorbée par des forces intenses de capillarité.

Le comportement des croûtes microbiotiques vis-à-vis de l'érosion et du ruissellement a été mesuré sur le terrain. Les sols portant des croûtes se caractérisent par une résistance accrue à l'érosion et une augmentation du ruissellement superficiel.

L'activité biogéochimique des croûtes microbiotiques humectées a été mise en évidence par la mesure au laboratoire de l'activité photosynthétique et de la fixation d'azote, ainsi que par le dosage des glucides. L'activité de fixation par les croûtes se traduit par un apport en azote d'environ 3,5 à 4,2 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, valeur supérieure à la fixation d'azote par la rhizosphère des graminées, et d'environ 0,8 à 7 $\text{kg C ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$ en carbone, représentant 1/3 à 1/10 de la quantité de carbone fixée dans les zones d'upwelling, célèbre pour leurs hautes valeurs de production organique. Une grande partie du carbone fixé (plus de 20 %) est localisé dans des sucres, principalement le glucose, le galactose et le mannose, qui sont des constituants de la gaine des cyanobactéries et qui participent au développement des constituants organiques dont les propriétés physiques ont été citées ci-dessus.

Au total, l'installation de croûtes à cyanobactéries à la surface de sols du Niger conduit à la formation de substrats stables vis-à-vis de l'érosion, favorables à une rétention d'eau plus importante que dans les sols dépourvus de croûtes, et par un apport d'éléments organiques fondamentaux, sources de nutriments et d'énergie. Ce sont bien là d'évidentes qualités pionnières pouvant permettre le développement ultérieur d'autres micro-organismes, voire de plantes supérieures.

MOTS CLÉS : CROÛTES MICROBIOTIQUES, CYANOBACTERIES, PRODUITS DE SÉCRÉTION EXTRACELLULAIRES (EPS), POLYSACCHARIDES, CARBONE, AZOTE, MICROSCOPIE, GRANULOMÉTRIE, POROSIMÉTRIE, RÉTENTION EN EAU, STABILITÉ DES AGRÉGATS, ÉROSION, RUISSELLEMENT, SAHEL, NIGER.