

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR
FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE VEGETALE



Mémoire présenté par :

Monsieur Amadou Gueye

pour l'obtention du

MASTER II EN BIOTECHNOLOGIE VEGETALE ET MICROBIENNE

Sur le sujet :

**INFLUENCE DU STATUT ORGANIQUE SUR LA
RESITANCE ET LA RESILIENCE DES FONCTIONS
MICROBIENNES D'UN SOL SOUMIS A UN STRESS
HYDRIQUE**

Soutenu le 11/02/2011

Devant le jury composé de :

Président : Mr Ibrahima NDOYE,

Professeur titulaire, UCAD

**Membres : Mr Diégane DIOUF,
Mme Mame Arame FALL NDIAYE
Mme Lydie CHAPUIS-LARDY,
Mr Saïdou Nourou SALL**

**Maître assistant, UCAD
Maître assistante, UCAD
Chargée de recherche, IRD
Assistant, UGB**

DEDICACES

Je dédie ce travail :

A mes parents pour leur investissement dans mon éducation.

Chers Parents Merci encore une fois.

A mes frères et mon ami (Ousseynou GUISSÉ).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué à Dakar, au Laboratoire d'Ecologie Microbienne des Sols et Agrosystèmes Tropicaux (LEMSAT), laboratoire commun IRD (Institut de Recherche pour le Développement) - ISRA (Institut Sénégalais de Recherches Agricoles) -UCAD (Université Cheikh Anta Diop). Il a reçu le soutien du projet VULSOL « Vulnérabilité des sols et de leurs services écosystémiques face aux changements climatiques en Afrique de l'Ouest » obtenu par le laboratoire et ses partenaires dans le cadre de l'appel d'offre du Fond de Solidarité Prioritaire Recherches Interdisciplinaires et Participatives sur les Interactions entre les Ecosystèmes, le Climat et les Sociétés en Afrique de l'ouest (FSP RIPIECSA – AIRD). En guise de reconnaissance, je souhaite adresser mes remerciements aux personnes qui ont contribué de près ou de loin à son élaboration.

Je tiens tout d'abord à exprimer ma profonde gratitude à mes encadreurs, chercheurs au LEMSAT : Mme Lydie CHAPUIS-LARDY et Mr Saïdou Nourou SALL pour m'avoir guidé à travers la complexité des sols et m'avoir initié aux techniques de biochimie et biologie, et surtout pour leur patience. Vos enseignements, vos compétences, votre rigueur scientifique, votre disponibilité surtout et votre gentillesse m'ont permis de faire avec passion mes premiers pas dans le monde de la recherche. Je vous remercie également pour vos conseils éclairés, pour avoir aiguisé mon sens de l'initiative et pour m'avoir inculqué l'esprit et la rigueur scientifique. Sachez combien je suis satisfait de votre encadrement.

J'adresse mes sincères remerciements à Mr Ibrahima Ndoye, Professeur au département de Biologie Végétale de l'UCAD, mon référent à l'université, pour ses conseils et l'attention qu'il a porté à ce travail. Je ne saurais vous remercier assez pour la confiance que vous avez portée à mon égard, pour votre disponibilité, votre ouverture d'esprit et votre sympathie envers les étudiants. Je tiens à remercier vivement Mme Mame Arame FALL NDIAYE et Mr Diégane DIOUF, (UCAD) pour avoir accepté de juger ce travail. Nous savons combien vos remarques et suggestions contribueront à améliorer ce travail.

J'exprime ma reconnaissance à Mr. Dominique MASSE (Directeur du LEMSAT) pour m'avoir accueilli au sein du laboratoire et pour m'avoir placé dans d'excellentes conditions de travail. A Mme Yacine NDOUR (ISRA), Mme Mame Farma CISSE (ISRA), Mr Komi ASSIGBETSE (IRD), et Mr Moussa DIENOR (post-doctorant INRA accueilli au LEMSAT) pour le soutien qu'ils m'ont apporté, je leur adresse ici mes remerciements chaleureux et ma profonde gratitude.

Aux camarades de Master II, Diaga SAMB, Michel Norbert KOR, Sidy DIAKHATE, Isseu CISS, Ndiémé FALL, et aux aînés thésards, Ndèye Hélène DIALLO, Thernio SOW et Abdoulaye BADIANE, je dis un grand merci pour leur amitié, leur complicité, leur sympathie et leurs précieux conseils.

Je tiens à remercier chaleureusement l'ensemble du personnel du LEMSAT pour leur précieuse collaboration et sans qui cette expérience n'aurait jamais été pareille: Amadou Lamine DIENG, Mariama GUEYE, Amadou DIOP, Lamine SAGNA, Mme Pourmera GASSAMA, Maïmouna MBOUP SEYE, Moustapha SANE, Omar BA, Omar FAYE, Mahécor DIOUF, Mme Fatou GUEYE, Saliou FAYE. Pour la joie et la bonne humeur permanente qui régnaient dans l'enceinte des locaux du centre IRD-ISRA de Bel Air, je tiens également à remercier le personnel du LAMA (Laboratoire des Moyens Analytiques).

Je tiens à remercier toute ma famille pour leur amour et leur soutien. Merci à Aminata Sy (maman) et ses filles Banel NIANG et Coumba NIANG, à Coumba DIAGNE et sa famille à Thilogne, à feu Nénéyel MBODJI et sa famille à Matam et feu Amadou Diallo et sa famille..

Merci, à tous mes amis. Je citerais juste Abdoul GUEYE (grand Gueye), Mamoudou MBODJI, Sidy GUEYE, Abdoul MBODJI, Moussa BARRO, Mariame NIANG, Mamadou THIAM, Alassane THIAM, Fama FALL, Diomaye TIAW, Moctar DIAME, Moussa KASSE. Ce qui n'enlève en rien toute l'estime et la reconnaissance que je porte à toutes les personnes que je n'ai malheureusement pas pu citer les noms qui comptent énormément dans ma vie.

TABLES DES MATIERES

DEDICACES	i
REMERCIEMENTS	ii
LISTE DES ABREVIATIONS	v
TABLE DES ILLUSTRATIONS	vi
RESUME	viii
ABSTRACT	ix
INTRODUCTION	1
I SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	3
1.1 LE SOL.....	3
1.1.1 ROLE DE LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL	3
1.1.2 TRANSFORMATION DE LA MOS ET BIOFONCTIONNEMENT DU SOL.....	4
1.1.2.1 Les acteurs du biofonctionnement.....	4
1.1.2.2 Communautés fonctionnelles	4
1.1.2.3 La minéralisation de la MO	5
1.1.2.4 La dénitrification	6
1.1.2.5 Les activités enzymatiques du sol.....	6
1.1.3 LES SERVICES ECOSYSTEMIQUES RENDUS PAR LE SOL.....	7
1.2 CHANGEMENTS CLIMATIQUES (CC), STRESS ET VULNERABILITE DES SOLS TROPICAUX.....	8
1.2.1 Changements Climatiques.....	8
1.2.1.1 Généralités	8
1.2.1.2 Quelques impacts potentiels futurs des variabilités climatiques	8
1.2.2 STRESS HYDRIQUE	9
1.2.2.1 Généralités	9
1.2.2.2 Conséquences du stress hydrique sur les communautés microbiennes	9
1.2.3 VULNERABILITE DES SOLS TROPICAUX	9
1.2.3.1 Généralités	9
1.2.3.2 Résistance et Résilience des communautés fonctionnelles et de leurs fonctions au stress hydrique	10
2 MATERIELS ET METHODES	12
2.1 MATERIELS	12
2.1.1 Site de Saria I.....	12
2.1.2 Site de Kabete	12
2.1.3 Echantillonnage et préparation des sols	13
2.2 METHODES.....	13
2.2.1 PROTOCOLE EXPERIMENTAL	13
2.2.1.1 Application du stress hydrique.....	13
2.2.1.2 Principes d'études de la résistance et de la résilience	14
2.2.2 METHODES D'ANALYSE DES FONCTIONS TESTEES.....	15
2.2.2.1 Mesure de la minéralisation du carbone	15

2.2.2.2	Respiration induite par un substrat, Substrat Induced Respiration(SIR)	15
2.2.2.3	Dénitrification potentielle.....	15
2.2.2.4	Activité Déshydrogénase	16
2.2.3	CALCUL DES INDICES DE RESISTANCE ET DE RESILIENCE.....	16
2.2.4	Analyses statistiques des données	17
3	RESULTATS	18
3.1	EFFET DE L'AMENDEMENT EN FUMIER SUR LES FONCTIONS MICROBIENNES	18
3.1.1	Minéralisation du carbone.....	18
3.1.2	Respiration induite par un substrat (SIR)	19
3.1.3	Dénitrification potentielle.....	20
3.1.4	Activité déshydrogénase	21
3.2	EFFET DU STRESS HYDRIQUE SUR LES FONCTIONS MICROBIENNES	22
3.2.1	Minéralisation du carbone.....	22
3.2.1.1	Effet sur la résistance	22
3.2.1.2	Effet sur la résilience	23
3.2.2	SIR.....	23
3.2.2.1	Effet sur la résistance	23
3.2.2.2	Effet sur la résilience	24
3.2.3	DENITRIFICATION POTENTIELLE	24
3.2.3.1	Effet sur la résistance	24
3.2.3.2	Effet sur la résilience	25
3.2.4	L'ACTIVITE DESHYDROGENASE	25
3.2.4.1	Effet sur la résistance	25
3.2.4.2	Effet sur la résilience	26
3.2.5	INDICES DE RESISTANCE ET DE RESILIENCE	26
3.2.5.1	Indices de résistance (RS)	26
3.2.5.2	Indices de résilience (RL).....	27
4	DISCUSSION	28
4.1	EFFETS DE L'AMENDEMENT EN FUMIER SUR LA BIOMASSE ET LES ACTIVITES MICROBIENNES	28
4.2	EFFET DU STRESS HYDRIQUE	29
4.2.1	Sur la résistance des microorganismes et leurs fonctions.....	29
4.2.2	Sur la résilience des microorganismes et leurs fonctions	31
	CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	33
	BIBLIOGRAPHIE	34

LISTE DES ABBREVIATIONS

C : Carbone
CC : changement climatique
CEC : Capacité d'Echange Cationique
cm : centimètre
CO₂ : dioxyde de Carbone
g : gramme
GIEC : Groupe Intergouvernemental d'Experts sur le Climat
h : heure
H: humification
Kb: sol témoin de Kabete (sans apport de fumier)
KbF: sol de Kabete amendé en fumier
MEA: Millennium Ecosystem Assessment
ml: millilitre
MO ou MOS: La matière organique ou matière organique du sol
N : azote
N₂O : oxyde nitreux
P : Phosphore
RS : indice de résistance
RL : indice de résilience
S: séchage
Sa: sol témoin de Saria (sans apport de fumier)
SaF: sol de Saria amendé en fumier
SH : Sol Humide
SS : sol séché
T: temps
TPF : Triphényl formazan
TTC : Triphényl tétrazolium chloride
vs : versus
WHC: *water holding capacity*, capacité de rétention en eau
µg : microgramme
% : pourcentage
-ST: non stressé
+ST: stressé
°C : degré Celcius

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figures

Figure 1 : Cycle du carbone dans le sol, modifié d'après INRA, 2009

Figure 2 : Cycle de l'azote dans le sol, modifié d'après INRA, 2009

Figure 3 : Services écosystémiques, adapté du rapport du Millennium Ecosystem Assessment (évaluation des écosystèmes pour le millénaire) publié en 2005. Site web www.millenniumassessment.org

Figure 4 : Variabilité d'une fonction à une perturbation (résistance= A ; résilience= B-C/A-C ; d'après Herrick et Wander, 1998).

Figure 5 : Protocole expérimental d'application du stress hydrique (10 cycles d'humidification/séchage).

Figure 6 : Exemple d'une réponse variable de résistance et de résilience à une perturbation d'après Orwin et Wardle (2004)

Figure 7 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) du sol de Saria (Sa), sans application de stress (-ST).

Figure 8 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) du sol de Kabete (Kb), sans application de stress (-ST).

Figure 9 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la respiration du sol induite par un substrat (SIR ; $\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour le sol de Saria (Sa), sans application de stress (-ST).

Figure 10 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la respiration du sol induite par un substrat (SIR ; $\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour le sol de Kabete (Kb), sans application de stress (-ST).

Figure 11 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la dénitrification potentielle ($\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour le sol de Saria (Sa), sans application de stress (-ST).

Figure 12 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la dénitrification potentielle ($\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour le sol Kabete (Kb), sans application de stress (-ST).

Figure 13 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur l'activité de la déshydrogénase ($\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour le sol de Saria (Sa), sans application de stress (-ST).

Figure 14 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur l'activité de la déshydrogénase ($\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour le sol de Kabete (Kb), sans application de stress (-ST).

Tableaux

Tableau I : Principales caractéristiques de l'horizon 0-10 cm du sol de Saria dans les traitements témoin (non amendé, noté Sa) et dans le traitement avec apport de fumier (noté SaF)

Tableau II : Principales caractéristiques de l'horizon 0-10 cm du sol de Kabete dans les traitements témoin (Kb) ou amendé en fumier (KbF)

Tableau III : Minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) des sols de Saria et Kabete (Sols témoins Sa et Kb *versus* sols amendés en fumier, SaF et KbF) mesurée à 0, 5 ou 30 jours après application ou non d'un stress hydrique (+ST vs. -ST, respectivement)

Tableau IV : Respiration induite par un substrat SIR ($\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) des sols de Saria et Kabete (Sols témoins Sa et Kb *versus* sols amendés en fumier, SaF et KbF) mesurée à 0, 5 ou 30 jours après l'application ou non d'un stress hydrique (+ST vs. -ST, respectivement).

Tableau V : Dénitrification potentielle ($\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) des sols de Saria et Kabete (Sols témoins Sa et Kb *versus* sols amendés en fumier, SaF et KbF) mesurée à 0, 5 ou 30 jours après l'application ou non d'un stress hydrique (+ST vs. -ST, respectivement).

Tableau VI : Activité déshydrogénase ($\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) des sols de Saria et Kabete (Sols témoins Sa et Kb *versus* sols amendés en fumier, SaF et KbF) mesurée à 0 ou 30 jours après l'application ou non d'un stress hydrique (+ST vs. -ST, respectivement).

Tableau VII : Indices de résistance des sols de Saria et Kabete amendés (SaF & KbF) et non amendés (SA & Kb)

Tableau VIII : Indices de résilience des sols amendés et non amendés des sites de Saria et Kabete, calculés 5 et 30 jours après le stress

RESUME

Les sols rendent des services écosystémiques indispensables à nos Sociétés - comme notamment la production de denrées alimentaires. Le compartiment organique d'un sol joue un rôle central dans son fonctionnement. Par ailleurs, la fréquence des évènements climatiques extrêmes (sécheresse notamment) est amenée à augmenter avec le réchauffement climatique. Ainsi, les sols subiront de plus en plus fréquemment un stress hydrique qui pourra perturber leur fonctionnement, notamment au travers des activités des microorganismes. Notre objectif est d'étudier la résistance et la résilience de certaines fonctions microbiennes suite à l'application au laboratoire d'un stress hydrique sur deux sols contrastés en termes de texture et de statut organique. Les sols proviennent de parcelles ayant reçu ou non un amendement répété en fumier sélectionnées au sein de deux essais agronomiques de longue durée (Sol sableux, Saria, Burkina Faso et sol argileux, Kabete, Kenya). Deux séries d'échantillons sont conduites parallèlement: l'une subit au laboratoire un stress hydrique (i.e. 10 cycle humidification/séchage) et est notée (+ST), la seconde (-ST) sert de témoin et ne subit aucun stress. Après l'application du stress, les sols des 2 séries sont incubés pendant 30 jours dans des conditions favorables à l'activité des microorganismes. La réponse au stress de certaines fonctions remplies par les microorganismes du sol est alors étudiée en début d'incubation (résistance), puis après 5 et 30 jours (résilience).

Les fonctions testées sont la minéralisation du carbone, la respiration induite par un substrat, la dénitrification potentielle et l'activité de l'enzyme déshydrogénase.

Les résultats obtenus montrent que sans application de stress (traitement -ST), l'amendement du fumier a un effet différent sur les activités microbiologiques selon le type de sol (sableux vs. argileux). Ils ont montré aussi que les fonctions microbiennes résistent relativement bien à l'application du stress et que le statut organique des sols ne semble pas influencer sur cette résistance.

Mots clés : Stress hydrique, statut organique du sol, fumier, fonctions microbiennes, résistance, résilience.

ABSTRACT

Soils provide ecosystem services to Societies such as a basis for sustainable food production. The soil organic compartment plays a central role in its functioning. On another hand, extreme climatic events (like drought) that would occur more frequently along with global climate change, may affect the soil functions provided by micro-organisms. The work will aim at studying the resistance and resilience of targeted soil functions on two contrasted soils (texture and organic C status) after the application of a water stress in a laboratory experiment. Soil samples were collected in long-term field designs (sandy soil at Saria, Burkina Faso and clayey soil at Kabete, Kenya) from control plots and regularly manure-amended treatments. Paired laboratory series were settled, one being stressed (+ST), the other serving as a control (-ST), and incubated for 30 days in optimal conditions for soil microbial functioning. The responses of the functions were measured at the beginning of the incubation (resistance) and after 5 or 30 days (resilience). The targeted functions were: C mineralization, substrate induced respiration, denitrification potential, and deshydrogenase activity.

When no stress was applied (-ST treatments), manure application affected microbial activities in a different way depending on the soil type (sandy vs. clayey soil). The calculation of indexes to document resistance and resilience clearly improve the interpretation of results. C mineralization in the amended treatment at Saria was the most affected function while substrate induced respiration also changed after stress application in the control plot at Saria and in the amended treatment at Kabete. The resilience was quite quick at Saria while the affected function did not recover within 30 days at Kabete. Except for these particular cases, results showed that microbial functions resisted quite well to the stress while the organic statut did not affect the functional response in a larger extent.

Keywords: water stress, soil organic status, manure, microbial functions, resistance, resilience

INTRODUCTION

Les sols jouent un rôle majeur dans la fourniture des services et biens fournis aux Hommes par les écosystèmes (Millenium Ecosystem Assessment, MEA, 2005). Ils participent aux grands cycles nécessaires à la vie sur Terre : cycle de l'eau, du carbone et des nutriments majeurs (azote, phosphore...). Ils supportent la plupart des systèmes de production agricoles, sylvicoles et pastoraux, et participent à la régulation du climat (en contrôlant les émissions de gaz à effet de serre et la séquestration du carbone), au contrôle de l'érosion, ou encore à la détoxification des sols (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). L'importance du sol dans la définition des services écosystémiques réside dans son compartiment organique et dans la transformation qui en est faite par les organismes du sol (biofonctionnement des sols). Ainsi, le carbone organique, principal composant de la matière organique est un des déterminants importants de la fertilité, de la capacité de stockage en eau et de l'activité biologique du sol. Le sol rend des services écosystémiques, mais c'est aussi un milieu fragile qui subit un certain nombre de pressions, anthropiques ou climatiques. Selon sa nature, il est plus ou moins vulnérable à ces pressions. Tout pratique qui maintient ou augmente les teneurs en matière organique dans un sol permet une gestion durable des terres et un maintien des services écosystémiques rendus par le sol.

En Afrique, les sols de la zone intertropicale sont connus comme pauvres et fragiles (Maldague, 2006). Ainsi, pour améliorer le potentiel agricole des sols, différentes pratiques agricoles, en particulier l'apport de matières organiques exogènes, sont utilisées (Szott et al, 1994). Par ailleurs, ces pratiques améliorent le potentiel des sols dans la fourniture des services écosystémiques. Le fumier est un amendement traditionnellement employé. Cependant, dans cette zone géographique, les paysans sont pris dans un réseau de contraintes économiques qui conditionnent fortement leurs comportements techniques (Cattin, 1991). Ainsi, ils n'ont pas toujours l'argent nécessaire pour acheter du fumier.

Des apports différenciés de matière organique au niveau des parcelles peuvent entraîner des disparités dans le compartiment organique du sol et dans les caractéristiques physico-chimiques qui en découlent, mais ils peuvent aussi affecter l'ensemble des activités biologiques ; la matière organique étant source d'énergie pour la plupart des microorganismes des sols. Ainsi, il est démontré que l'amendement en fumier permet une gestion durable du sol (Baki et al 1996), et par son enrichissement en matière organique et en éléments nutritifs (Bayer et al, 2000), une augmentation de sa fertilité. Il peut également entraîner une augmentation de la biomasse et des activités microbiennes (Niane, 1983).

Les changements climatiques (CC) planétaires qui ont déjà commencé à marquer le 21^{ème} siècle auront des conséquences sur les sols, notamment dans les zones intertropicales (GIEC, 2007). Selon les prévisions de plusieurs auteurs, ces changements seront accompagnés d'une augmentation de la fréquence des événements extrêmes (sécheresses, inondations,...) (GIEC, 2007), d'un stress hydrique (Bilgo et al, 2006), d'une avancée de la désertification, d'une faible disponibilité des matières organiques exogènes (Bilgo et al, 2007) qui sera à l'origine d'une altération de la structure du sol, et d'une rétention plus faible en eau (Traore, 2003). De plus, selon Salinger et al (2005), une augmentation de la température des sols entraînera une dénaturation des enzymes et donc des activités biologiques du sol. Plusieurs études expérimentales ont montré l'influence de la variabilité de l'humidité du sol sur les fonctions microbiennes du sol. Ainsi, selon Halverson et al (2000), les cycles d'humidification et de séchage modifient le potentiel hydrique du sol créant un stress hydrique, qui constitue une pression significative pour les microorganismes du sol (Fierer et

Schimel, 2002). Ce stress peut entraîner une perturbation physiologique des microorganismes (Schimel et al, 2007) pouvant être à l'origine d'une modification de leurs activités (Schimel et al, 2007) et/ou tuant un grand nombre d'entre-eux (Turner et al, 2003a ; De Nobili et al, 2006). Ces différents résultats soulignent l'impact négatif que peut avoir un stress hydrique sur les fonctions microbiennes des sols.

Donc, dans ce contexte de changements climatiques, et devant la vulnérabilité des sols tropicaux, on peut s'interroger sur leur capacité à maintenir les services écosystémiques qu'ils rendent. Ainsi, de cette capacité dépendent l'amélioration de la sécurité alimentaire et la protection de l'environnement. L'intérêt d'étudier la résistance et la résilience des fonctions microbiennes du sol face aux CC se justifie par l'importance de ces fonctions dans la fourniture des services écosystémiques rendus par les sols.

L'objectif de ce travail est de déterminer l'influence d'un apport répété (sur plusieurs années) de matière organique exogène (fumier) sur la stabilité des fonctions microbiennes de deux sols contrastés de la zone intertropicale africaine. Les fonctions étudiées sont liées aux cycles du carbone ou de l'azote : minéralisation du carbone, respiration induite par un substrat (SIR), dénitrification potentielle, activité de l'enzyme déshydrogénase. Ainsi, l'étude intègre les impacts du stress hydrique et la gestion différenciée en termes d'apports de matière organique sur ces fonctions, et cherchera à répondre aux questions spécifiques suivantes :

1. Quel est l'impact d'un amendement répété en fumier sur certaines fonctions remplies par les communautés microbiennes de ces sols ?
2. Quel est l'impact du statut organique du sol sur la résistance et la résilience des fonctions microbiennes ?

Pour répondre à ces questions, une expérimentation au laboratoire a été mise en place en utilisant deux sols, provenant d'essais agronomiques de longue durée, l'un situé au Burkina Faso (Saria) et l'autre au Kenya (Kabete). Dans ces essais, les sols ont reçu ou non du fumier pendant de nombreuses années. Avec les échantillons de sol prélevés dans ces parcelles, nous avons constitué deux séries d'échantillons conduites parallèlement au laboratoire: l'une subit un stress hydrique répété, la seconde sert de témoin et ne subit aucun stress. La résistance au stress et la résilience des fonctions sont ensuite testées par une incubation comparative des deux séries. Ces concepts de résistance et résilience (*sensu* Pimm, 1984; Grimm et Wissel, 1994 ; Orwin et Wardle, 2004) seront abordés dans la première partie du mémoire après un bref rappel du contexte de l'étude et quelques généralités sur le biofonctionnement d'un sol.

I SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

1.1 LE SOL

Le sol représente la couche superficielle meuble de l'écorce terrestre, à l'interface entre la lithosphère et l'atmosphère. Il provient de l'altération de la roche-mère sous-jacente sous l'effet de processus physiques, physico-chimiques, chimiques et biologiques, et consiste en une association intime entre constituants minéraux et constituants organiques. Ces constituants organiques, bien que ne représentant qu'une faible proportion du sol, ont un rôle essentiel.

1.1.1 RÔLE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DU SOL

La matière organique du sol (MOS) est un mélange complexe de constituants en voie de décomposition plus ou moins avancée, provenant principalement des plantes mais aussi des animaux. Elle présente deux composantes essentielles suivant son degré d'altération : la fraction organique fraîche (matières organiques figurées) et la fraction organique humifiée (Theng, 1987). Elle est composée d'éléments majeurs (carbone, hydrogène, oxygène et azote) et d'éléments secondaires (soufre, phosphore, potassium, calcium, magnésium). La fraction organique du sol a depuis longtemps été identifiée comme étant une composante majeure dans le maintien des fonctions clés et de la fertilité du sol (Morel, 1989). Elle joue un rôle crucial dans le fonctionnement physique, chimique et biologique du sol.

En ce qui concerne les propriétés physiques, la matière organique (MO) peut améliorer la capacité de rétention en eau des sols, limiter la compaction, et contribuer à la structuration et à l'amélioration de la stabilité structurale des sols (Stevenson, 1994). La structure du sol est une propriété fondamentale, en raison de son importance pour l'ensemble du fonctionnement physique du sol (circulation de l'eau, de l'air, évolution de la température...), dont dépendent les conditions de vie de l'ensemble de la biocénose (Richard et Roger-Estrade, 2009). On note aussi que la présence de MO permet la limitation des amplitudes thermiques dans le sol (Steiner, 1989; Scopel et al, 1998). En conditions tropicales sèches, ces effets sont positifs et permettent un meilleur contrôle de la température et de l'humidité du sol (Bristow et Abrecht, 1989).

La matière organique est aussi source de carbone et d'énergie pour les organismes hétérotrophes (Chaussod, 1996), et joue à ce titre un rôle clé dans le biofonctionnement des sols. La présence de la matière organique stimule significativement les activités microbiennes, notamment enzymatiques et augmente la biomasse microbienne (Küsel et Drake, 1999). La MOS fournit aussi une grande diversité d'habitats aux microorganismes du sol, entraînant ainsi la diversification des communautés microbiennes. Sous l'action des organismes, les composés organiques sont dégradés, minéralisés, participant ainsi au déstockage du carbone organique du sol, principal composant de la matière organique.

Sur le plan chimique, le carbone organique intervient dans la capacité d'échange cationique du sol, propriété conditionnant la fertilité du sol et, la matière organique, en se dégradant sous l'action des organismes du sol, constitue une source d'éléments nutritifs pour les plantes (Weil et al, 2004).

Ainsi, les pratiques culturales qui maintiennent ou augmentent le carbone organique dans un sol sont presque toujours synonymes de réhabilitation et durabilité de la gestion des terres (Lal, 2004). Dans la zone intertropicale d'Afrique, les sols sont souvent pauvres en éléments nutritifs. Ceci est lié à une teneur en matière organique particulièrement faible. La richesse des sols en MO est en effet l'un des principaux indicateurs de la fertilité des sols (Annabi et al, 2009). Ainsi, l'utilisation d'amendements organiques est une pratique traditionnelle visant à augmenter la teneur en C organique, à améliorer la fertilité du sol et par voie de

conséquence les rendements des productions agricoles. L'apport est effectué le plus souvent annuellement sous forme de fumier, produit organique localement disponible et financièrement accessible pour l'agriculture familiale. Le fumier est une source importante de carbone et d'éléments nutritifs, particulièrement d'azote, de phosphore et de potassium. Il contient aussi plusieurs microéléments. Il joue le rôle d'un amendement en améliorant les propriétés chimiques mais aussi physiques et biologiques du sol (Morel, 1989).

1.1.2 TRANSFORMATION DE LA MOS ET BIOFONCTIONNEMENT DU SOL

1.1.2.1 Les acteurs du biofonctionnement

Le sol héberge une très forte diversité d'espèces, de taille variée, qui participent à son fonctionnement et à la fourniture de services écosystémiques nécessaires à notre survie (notamment la production primaire). Parmi ces espèces, on distingue différents groupes en fonction de leur taille, la macro-, méso- et micro-faune et les microorganismes, vivant en interaction dans le sol (Swift et al, 1979). Les microorganismes sont, sans conteste, les plus nombreux et les plus divers. Composés de bactéries, d'actinomycètes et de champignons, ils assurent des fonctions essentielles comme la biodégradation de la matière organique, la production de nutriments pour les plantes, la fixation de l'azote, etc.... Les grands cycles biogéochimiques C, N et P sont à plus de 90 % sous la dépendance de ces microorganismes.

- Les bactéries sont des organismes vivants unicellulaires procaryotes. D'un point de vue métabolique, on distingue différents groupes, notamment les bactéries hétérotrophes qui utilisent les substrats organiques comme source de carbone. Dans un sol, la biomasse et l'activité bactériennes sont essentiellement concentrées dans les premiers centimètres, là où le carbone est le plus important.

- Les actinomycètes sont des organismes qui appartiennent au groupe des bactéries. Ils se caractérisent par des filaments mycéliens très ramifiés et non cloisonnés. Ils jouent un rôle très important dans la décomposition de la matière organique du sol. Ils participent aussi à la décomposition de la cellulose, de la lignine ou de certains tanins qui sont des composés aromatiques de la matière organique, récalcitrants à la dégradation.

- Les champignons constituent environ 85-90% de la biomasse du sol. Hétérotrophes, ils jouent un rôle très important pour le recyclage des nutriments lors des processus de décomposition des résidus dans de nombreux écosystèmes (Swift, 1976). Les champignons se distinguent des bactéries par leur taille et leur structure qui est de type eucaryote. Ils résistent mieux que les bactéries à la sécheresse et à l'acidité du sol (Duchaufour, 1991).

1.1.2.2 Communautés fonctionnelles

En tant que décomposeurs primaires de la matière organique, les microorganismes jouent un rôle essentiel dans les cycles biogéochimiques ; de part leurs activités, ils remplissent un certain nombre de fonctions, notamment participent à la transformation biochimique des éléments, i.e. passage d'une forme moléculaire à une autre. Ces fonctions ne sont pas effectuées par une seule espèce et la notion de fonction est donc étroitement associée à la notion de communauté fonctionnelle. Dans ce contexte, la communauté fonctionnelle peut être définie comme un ensemble d'organismes qui peuvent appartenir à des taxons éventuellement éloignés mais qui ont en commun le fait de pouvoir effectuer une transformation donnée. Par exemple, pour la fonction de dénitrification (que nous verrons en détails plus loin), on a plus de 10 familles bactériennes qui contiennent des genres capables de dénitrifier, formant ainsi la « communauté dénitrifiante ». Les communautés fonctionnelles peuvent être caractérisées par trois composantes : la densité, l'activité et la diversité. L'activité se mesure au travers de la quantification des produits issus des transformations et donne une image de l'aptitude dans un environnement donné des communautés présentes à

être actives, fonctionnelles. Ainsi, dans ce travail nous mesurerons certaines activités illustrant les communautés fonctionnelles impliquées dans les grandes transformations des cycles géochimiques majeurs : carbone, azote et phosphore. Ces activités ont un intérêt agronomique et environnemental certain ; elles s'avèrent très utiles pour caractériser la qualité d'un sol notamment lorsque ce dernier a subi des changements.

1.1.2.3 La minéralisation de la MO

La minéralisation du carbone organique est une étape importante du cycle du carbone dans le sol (Figure 1).

Au niveau du sol, les réactions mises en jeu par les microorganismes pour la dégradation de la matière organique aboutissent, partiellement ou totalement, à la minéralisation du carbone, sous forme de CO_2 (Figure 1). Mesurer la minéralisation du carbone organique du sol est un moyen pertinent et fiable d'estimer l'activité microbiologique du sol.

Ce processus de dégradation consiste en partie à produire des réactions d'oxydations biologiques successives du carbone organique en le transformant en molécules organiques sous des formes simples et solubles, qui servent de nutriments pour les microorganismes et les plantes. A chaque phase les molécules dégradées perdent une partie de leur masse de carbone sous forme de CO_2 . L'action minéralisatrice des microorganismes dépend du climat (température, humidité), du sol (teneur en MO, argile, CaCO_3 , pH) et du mode d'usage du sol (système naturel, système de culture avec ou sans exportation des résidus de culture, avec ou sans amendements organiques ou fertilisation).

La respiration est la plus commune et ancienne mesure indirecte de l'activité microbienne globale dans les sols. La respiration basale d'un sol est facilement mesurable au laboratoire en conditions contrôlées par le suivi des quantités de CO_2 dégagées par unité de sol. Un autre indicateur est la respiration induite par un substrat qui permet d'appréhender l'activité respiratoire maximale que pourraient avoir les microorganismes si aucune condition environnementale ne limite leur activité ; ainsi la mesure est réalisée après addition d'un substrat carboné facilement assimilable par les microorganismes (Anderson and Domsch, 1978)

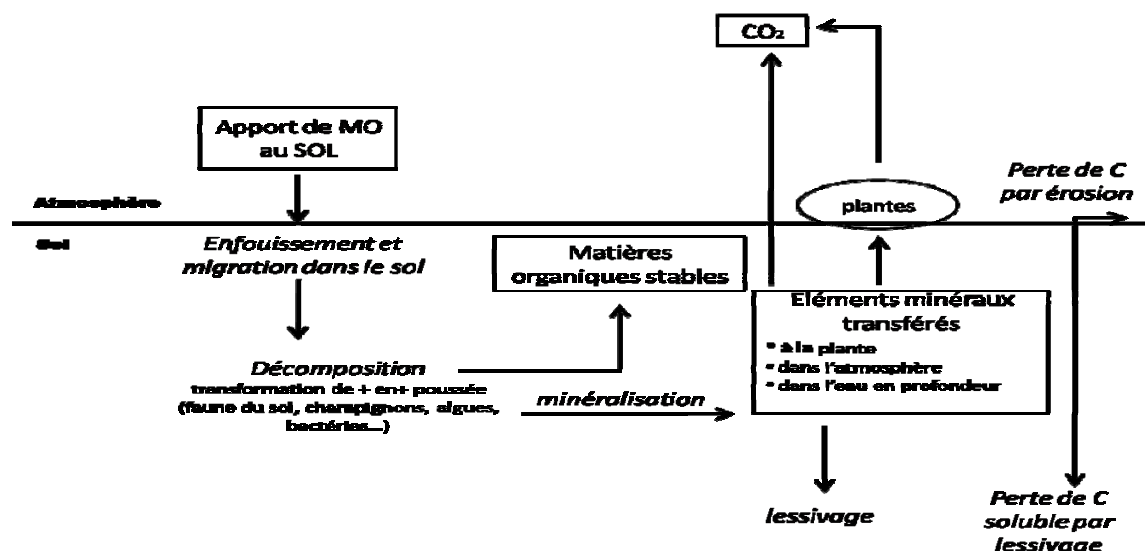


Figure 1 : Cycle du carbone dans le sol, modifié d'après INRA, 2009

Dans le cadre de notre étude, nous avons mesuré l'activité de la déshydrogénase. C'est une enzyme intracellulaire de type "respiratoire". La déshydrogénase effectue des transferts d'hydrogène d'un donneur (matière organique) à un accepteur qui est l'oxygène dans le cas des sols aérobies. Elle est une indicatrice de l'intensité des métabolismes microbiens dans le sol et permet donc une estimation rapide de l'activité globale microbienne du sol (Quilchano et Maranon, 2002). Les activités enzymatiques dans les sols sont sensibles aux modifications environnementales et sont de ce fait considérées comme des indicateurs des perturbations naturelles ou anthropiques (Schloter et al, 2003).

1.1.3 LES SERVICES ECOSYSTEMIQUES RENDUS PAR LE SOL

Selon le rapport sur l'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (*Millennium Ecosystem Assessment – MEA*), « les services écosystémiques sont les avantages que les populations tirent des écosystèmes » (MEA, 2005). Les sols sont essentiels au fonctionnement des écosystèmes et sont à la base des biens et services fournis par les écosystèmes. Selon le MEA (2005), les services écosystémiques peuvent être différenciés en services de soutien, d'approvisionnement, de régulation et de culture (Figure 3).

Les services de support (production primaire, formation des sols, recyclage des nutriments) permettent la mise en place des services d'approvisionnement (nourriture, bois, fibres, eau douce, ressources génétiques, pharmaceutiques), de régulation (qualité de l'air, du climat, de l'eau, l'érosion) et les services culturels, religieux et récréatifs. Le MEA place le sol comme une force motrice dans la mise en place de ces services notamment pour les services de support, d'approvisionnement et de régulation. L'importance du sol dans la définition des services écosystémiques réside dans son compartiment organique et dans la transformation qui en est faite par les organismes du sol (biofonctionnement des sols). Ainsi, les pratiques qui maintiennent et augmentent le carbone organique sont presque toujours synonymes de réhabilitation et durabilité de la gestion des terres.

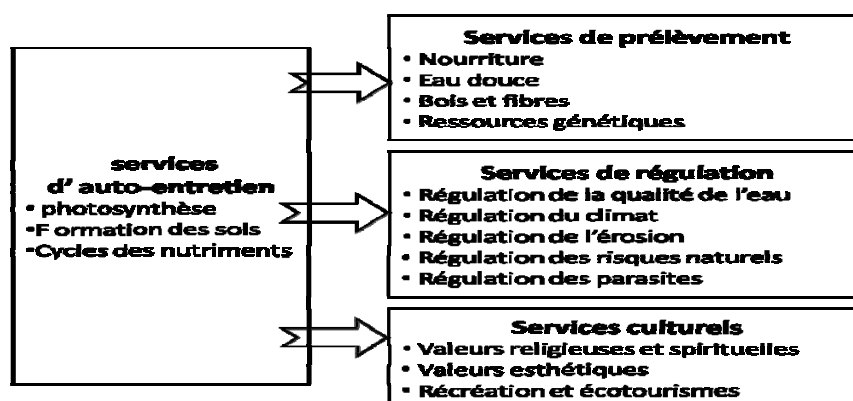


Figure 3 : Services écosystémiques, adapté du rapport du Millennium Ecosystem Assessment (évaluation des écosystèmes pour le millénaire) publié en 2005. Site web www.millenniumassessment.org

Le carbone organique fournit les nutriments nécessaires au développement des végétaux donc contribue à la production primaire. Selon la FAO (2007), le sol est à l'origine des 2/3 de la production primaire exploitée par l'humanité pour sa nourriture, son habitation, son énergie. En outre, par son rôle dans les services de support et d'approvisionnement, le sol occupe une position centrale dans les services de régulation notamment ceux du climat et du cycle de l'eau. Il peut se comporter comme une source (production de CO₂ vers l'atmosphère) ou un puits de carbone (stockage de C dans le sol) contribuant ainsi à moduler le réchauffement

climatique (Balesdent et Chenu, 2009). Toujours selon ces auteurs, le sol est un réservoir de carbone tellement important (environ 2000 milliards de tonnes) que de petites variations de son équilibre peuvent mettre en jeu autant de carbone que l'émission de combustibles fossiles qui est de 7,2 milliards de tonnes de carbone par an.

Après la publication du 3^e rapport d'évaluation du Groupe Intergouvernemental d'Experts sur le Climat (GIEC, *IPCC* en anglais) en 2001 et du Millenium Ecosystem Assessment (MEA) en 2005, la vulnérabilité des écosystèmes a pris une dimension de plus en plus centrale dans les débats et questionnements de la société et de la communauté scientifique. Les sols et leurs cortèges biotiques et organiques, composantes essentielles dans la fourniture des services écosystémiques, vont être aussi soumis aux changements climatiques qui concerneront principalement les températures et les précipitations. Les sols et les services écosystémiques qu'ils rendent constituent un élément essentiel de l'amélioration de la sécurité alimentaire et de la protection de l'environnement, notamment en zone intertropicale africaine dans une ambiance d'agressivité climatique certaine. Environ 40% de la population mondiale vit dans les régions intertropicales, où l'agriculture est un secteur très important pour l'économie de la plupart des pays concernés (Salinger et al, 2005). Dans cette zone, les sols sont sensibles et vulnérables à tout changement de conditions externes notamment climatiques. Ceux-ci sont d'autant plus vulnérables, qu'ils offrent des seuils variables de fragilité dus à leurs différences intrinsèques mais aussi à des pratiques agricoles différenciées.

1.2 CHANGEMENTS CLIMATIQUES (CC), STRESS ET VULNERABILITE DES SOLS TROPICAUX

1.2.1 Changements Climatiques

1.2.1.1 Généralités

Le climat est caractérisé par une tendance stable sur une longue période des caractéristiques météorologiques propres à un milieu géographique donné. Mais cette stabilité est très souvent rompue pour des causes diverses (très souvent naturelles), entraînant une modification durable que l'on nomme « changement climatique », dont les conséquences sont une variation plus ou moins importantes du climat.

Les rapports d'expertises sur le climat annoncent, pour le XXI^{ème} siècle, un réchauffement global avec une augmentation de la variabilité des précipitations, incluant des épisodes de sécheresse. Par exemple, selon les projections climatiques faites par le GIEC (2007), les températures moyennes augmenteront, mais il y aura aussi une augmentation des événements extrêmes (sécheresses, inondations, tornades, canicules, vagues de chaleur ou de froid). A l'échelle du continent Africain, il est de plus en plus reconnu que plusieurs régions ont les climats les plus variables du monde d'un point de vue intra-saisonnier et décennal. En termes de précipitations, les deux extrêmes (inondations et sécheresse), représentent les aspects les plus néfastes de cette variabilité du climat. Et ces phénomènes extrêmes, dont l'Afrique souffre fréquemment, deviendront de plus en plus fréquents (GIEC, 2007).

1.2.1.2 Quelques impacts potentiels futurs des variabilités climatiques

Selon divers travaux scientifiques, notamment dans le cadre des travaux du GIEC (2007), l'Afrique comme la plupart des régions en développement serait particulièrement exposée aux impacts potentiels des changements climatiques. Ceux-ci pourraient accentuer le phénomène de désertification et perturber la production agricole qui accuse déjà un déficit chronique. Parmi les impacts négatifs possibles, on note de longues périodes de sécheresse intercalant des périodes de fortes pluies et d'inondations. Ainsi, au Sahara et au Sahel, la sécheresse est appelée à empirer. En plus, d'autres auteurs prévoient : un stress hydrique et

une érosion des sols plus forte lors des événements pluvieux, une avancée de la désertification, une baisse de la fertilité des sols avec appauvrissement du couvert végétal et faible disponibilité des matières organiques (Bilgo et al, 2006 ; 2007), entraînant notamment une altération de la structure du sol et une rétention plus faible en eau (Traore, 2003).

Ainsi, selon ces prévisions, ce sont surtout les événements extrêmes comme des vagues de chaleur, des sécheresses prolongées et des inondations qui perturberont fortement les sols de la zone intertropicale. Ces événements vont créer de cycles de séchage au niveau du sol pouvant être à l'origine d'un stress hydrique.

1.2.2 STRESS HYDRIQUE

1.2.2.1 Généralités

Les microorganismes survivent et se développent lorsqu'ils se trouvent dans un état d'équilibre dynamique caractérisé par un cycle d'échanges avec le milieu qui les entoure. Une perturbation survenant dans leur environnement proche peut induire un éloignement de cet équilibre : les microorganismes sont alors en état de stress. Le stress crée des difficultés au niveau physiologique qui menacent les fonctions ou la survie des microorganismes (Schimel et al, 2007). Les cycles d'humidification et de séchage, dont la fréquence et l'amplitude vont augmenter avec les changements climatiques, modifient le potentiel hydrique du sol créant ainsi un stress hydrique (Halverson et al, 2000).

1.2.2.2 Conséquences du stress hydrique sur les communautés microbiennes

La phase liquide du sol (volume plus ou moins important qui reste retenu dans la porosité du sol) conditionne l'humidité et joue un rôle indispensable au déroulement des processus métaboliques (Lafolie, 2009). En premier lieu, le changement du potentiel hydrique entraîne une réduction de la biomasse par la mort d'un grand nombre d'individus (Bottner, 1985; Van Gestel et al, 1992; Turner et al, 2003a; De Nobili et al, 2006). La sensibilité à ces changements dépend en grande partie de l'état physiologique des microorganismes : les microorganismes à croissance rapide et les cellules les plus jeunes sont plus sensibles (Van Gestel, 1993). Elle dépend aussi de l'emplacement des microorganismes : ceux qui se trouvent à la surface du sol sont plus sensibles (Van Gestel, 1993). Cependant, l'effet est atténué dans les sols riches en matières organiques et en argiles gonflantes comme les montmorillonites (Davet, 1996). La disponibilité en eau est aussi connue pour influencer de nombreux aspects de la croissance, de la physiologie et de l'activité des microorganismes du sol (Davet, 1996 ; Griffiths et al, 2003 ; Williams et al, 2007). Les bactéries sont en moyenne plus sensibles à une diminution de la disponibilité en eau que les champignons. Cependant, dans chaque groupe, il existe de fortes variations en termes de sensibilité. Par exemple, les bactéries Gram-négatives, aux parois minces, sont en général moins résistantes que les bactéries Gram-positives, à l'abri de parois épaisses. En termes fonctionnels, l'humidité du sol gouverne le métabolisme basal des microorganismes et l'intensité des processus de décomposition de la matière organique (Fierer & Schimel, 2002 ; Gorissen et al. 2004 ; Fromin et al. 2010).

1.2.3 VULNERABILITE DES SOLS TROPICAUX

1.2.3.1 Généralités

Dans le contexte des changements climatiques, le concept de « vulnérabilité » est aujourd'hui beaucoup utilisé avec pour objectif d'évaluer les risques et de prédire les impacts de ces changements sur les systèmes socio-écologiques. La vulnérabilité est utilisée plutôt vaguement dans beaucoup de discussions ; le plus souvent, elle est caractérisée avec un ou

plusieurs des termes suivants : « sensibilité ou exposition d'un système à des chocs, des stress ou des perturbations », « état du système par rapport à un seuil de dommages », « capacité du système à s'adapter à des conditions changeantes » (Luers et al, 2003 ; GIEC, 2001 ; Turner et al, 2003bc). Aussi, à l'instar du GIEC (2007) qui recommande une définition de la vulnérabilité presque exclusivement reliée aux changements climatiques, nous la définirons dans ce travail comme le « degré auquel un système est susceptible, ou se révèle incapable, de faire face aux effets néfastes des changements climatiques, notamment à la variabilité du climat et aux conditions climatiques extrêmes. La vulnérabilité est fonction de la nature, de la magnitude et du taux de variation climatique auxquels un système se trouve exposé ; sa sensibilité, et sa capacité d'adaptation » (www.ipcc.ch/pub/syrgloss.pdf). Ainsi, la vulnérabilité d'un système donné dépend de la variation du climat auquel il est exposé (exposition), de sa sensibilité (impacts potentiels sur le système), et de sa capacité adaptative (Lindner *et al*, 2010). Si on décline ces éléments (l'exposition, la sensibilité et la capacité adaptative) pour la région intertropicale d'Afrique, il ressort que les changements climatiques accroissent le risque sur les systèmes naturels (comme le système sol), alors que leurs capacités à s'ajuster diminuent. La tendance générale à l'accroissement du risque climatique et à la baisse des capacités de résistance des milieux naturels rend cette région vulnérable.

Selon Williams et Kaputska (2000), la vulnérabilité est déterminée par les caractéristiques d'un système, qui incluent beaucoup de niveau d'organisation. Au concept de vulnérabilité doit donc se superposer une notion d'échelle. Ainsi, la détermination de la vulnérabilité du système sol dans notre étude se limitera aux fonctions remplies par sa composante biologique (communautés fonctionnelles). La probabilité d'exposition du système sol aux risques climatiques et ses capacités d'adaptation limitées, exposent de fait les communautés qui vivent dans le sol, rendant les fonctions qu'elles exercent vulnérables. Pour certains auteurs (Luers, 2003 ; GIEC, 2001 ; Turner et al, 2003b), la vulnérabilité peut être déterminée par la stabilité (résistance et résilience) du système face à un stress. Ainsi, pour déterminer la vulnérabilité de certaines fonctions microbiennes, nous allons chercher la capacité de résistance et de résilience de ces fonctions lorsque les communautés microbiennes sont sujettes à une perturbation pédoclimatique (stress hydrique).

1.2.3.2 Résistance et Résilience des communautés fonctionnelles et de leurs fonctions au stress hydrique

La résistance est la capacité d'une fonction à supporter un stress ou une perturbation sans être affectée. La résilience est définie, lorsque la fonction n'a pas pleinement résisté au stress, comme étant soit l'habilité de cette fonction à retrouver son niveau initial, soit la vitesse de ce recouvrement (Pimm, 1984; Grimm et Wissel, 1994) (Figure 4).

Le premier point à la réalisation d'une fonction implique la survie des microorganismes capables de l'assurer. Quelques travaux ont portés sur l'impact du stress hydrique sur les mécanismes de survie des microorganismes. Lors d'un stress hydrique, la variation du potentiel hydrique impose un stress physiologique direct sur les microorganismes (Schimel et al 2007). Ainsi, pour survivre ils doivent développer des mécanismes d'adaptation. Certaines études ont montrées que les microorganismes peuvent s'adapter aux cycles d'humidification et de séchage (Van Gestel et al, 1993 ; Lundquist et al, 1999). Ainsi, si certains microorganismes ont développé une résistance inhérente, d'autres pour survivre doivent s'y acclimater activement. Une résistance inhérente implique une sélection au cours de l'évolution de formes de croissance et de stratégie de vie qui permettent aux microorganismes de tolérer un stress sans avoir à induire de mécanisme spécifique au moment du stress (Van Gestel et al, 1993 ; Fierer et Shimel, 2002). Ceci s'explique par le fait que les évènements d'humidification et de dessiccation sont des perturbations communes dans les sols (Fierer et Schimel, 2002). Par exemple, les bactéries gram positives ayant une paroi cellulaire dure et

épaisse sont supposées être intrinsèquement plus résistantes à des événements de d'humectation/dessiccation que les bactéries gram négatives ne possédant qu'une paroi cellulaire fine.

Activité étudiée

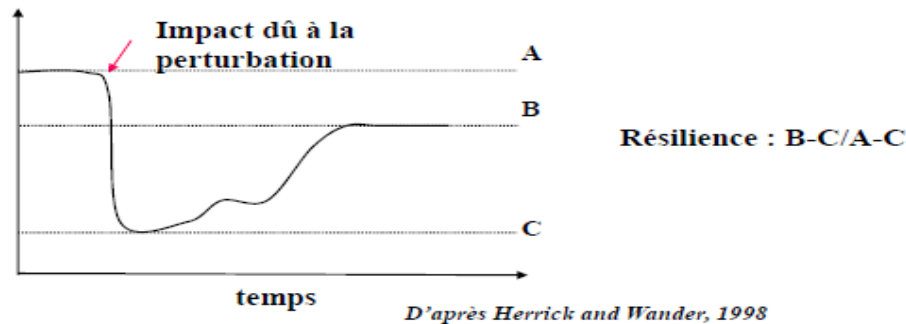


Figure 4 : Variabilité de la réponse d'une fonction à une perturbation (résistance = A ; Résilience = B-C/A-C ; d'après Herrick et Wander, 1998

Lorsque le niveau de stress dépasse les capacités acquises par l'adaptation inhérente ou lorsque celle-ci n'a pas été développée, les microorganismes doivent s'acclimater lors des perturbations. L'acclimatation permet aux microorganismes d'induire des mécanismes de tolérance spécifiques en réponse au stress. Ainsi, lorsque les sols s'assèchent et que le potentiel hydrique décline, ils accumulent des solutés (osmolytes) pour réduire leur potentiel hydrique interne et éviter la déshydratation et la mort (Schimel et al 2007 ; Borken et Matzner 2009). Et, lorsque les sols se réhumectent, le potentiel hydrique du sol augmentant, les microorganismes doivent éliminer leurs osmolytes pour ne pas s'éclater par turgescence. Ainsi, pour le faire ils utilisent différentes voies : par augmentation de respiration (Halverson et al 2000), soit en les polymérisant ou en les transportant au travers de la membrane cellulaire.

En termes fonctionnels, une fonction peut perdurer dans le sol grâce à la survie des microorganismes capables de l'assurer. Cependant, rappelons qu'une fonction donnée n'est pas effectuée par une seule espèce mais par un ensemble d'organismes, la communauté fonctionnelle. Ainsi, la diversité des communautés microbiennes est aujourd'hui proposée pour expliquer la stabilité d'une fonction. Selon l'hypothèse de redondance fonctionnelle, plus le nombre d'espèces qui possèdent une même capacité fonctionnelle est important, plus la probabilité qu'au moins une de ces espèces survive à une perturbation est élevée, et permettra donc un certain maintien de la fonction. Une grande diversité génère une certaine stabilité dans le sol et lui permet d'être plus résistant aux stress et perturbations auxquels il est soumis (Swift et al, 2004; Hooper et al, 2005).

Par ailleurs, il est aussi démontré que les caractéristiques physicochimiques des sols peuvent aussi contrôler la stabilité des fonctions microbiennes (Hooper et al, 2005). Selon les travaux de Wardle (1998) des quantités élevées de carbone augmenteraient la résilience, et que de fortes quantités de carbone et d'azote augmenteraient la résistance. Par conséquent, les quantités et les qualités de ressources présentes dans un sol avant une perturbation peuvent affecter la résistance et la résilience des fonctions assurées par les communautés microbiennes des sols (Orwin et al, 2006).

2 MATERIELS ET METHODES

2.1 MATERIELS

Les sols utilisés dans cette expérimentation proviennent de deux essais agronomiques de longue durée, l'un situé au Burkina Faso (Saria) et l'autre au Kenya (Kabete).

2.1.1 Site de Saria I

La station de recherche agricole de Saria I est située à 80 km à l'ouest de Ouagadougou, capitale du Burkina Faso (12°16'N, 2°9'W ; altitude 300 m). Le climat de cette zone est de type nord-soudanien, caractérisé par deux saisons contrastées. La pluviométrie annuelle moyenne est de 800 mm avec de fortes variations spatio-temporelles. La température moyenne annuelle est de 28 °C avec des maxima mensuels de 40 °C (de mars à avril). Le sol à Saria est de type lixisol ferrique (FAO-UNESCO, 1994) à texture sableuse (Tableau I). La capacité de rétention en eau (WHC, *water holding capacity*) de ce sol est de 10 %. Sur ce site mis en place depuis 1960, deux traitements (sol amendé et sol non amendé) ont été sélectionnés : un traitement témoin dans lequel le sol n'est jamais amendé, et un traitement (noté ici F) dans lequel le sol est amendé avec du fumier à raison de 40 Mg ha⁻¹ tous les 2 ans. Cette quantité peut paraître importante mais cela s'explique par le fait que ce fumier contient une proportion importante de sable. Les principales caractéristiques du sol des 2 parcelles sont présentées dans le tableau I.

Tableau I : Principales caractéristiques de l'horizon 0-10 cm du sol de Saria dans le traitement témoin (non amendé, noté Sa) et dans le traitement avec apport de fumier (noté SaF)

Traitement	texture (%)			pH _{eau}	N	C	P _{assim}	CEC
	Argile	Limon	Sable					
Sa	13,5	27,3	59,4	6,1	nd	0,2	0,2	72
SaF	10,6	25,3	62,3	7,0	nd	0,7	0,8	264

nd : non déterminé

2.1.2 Site de Kabete

Le site de Kabete est situé au Kenya à 7 km au NW de Nairobi (36°41'E et 1°15'S ; altitude 1825m). Le climat de la région est sub-humide. Les précipitations sont de 970 mm par an réparties en deux saisons, une première saison de mars à juin et une seconde, plus courte, d'octobre à décembre. La température moyenne annuelle est de 23 °C avec des minima de 16°C en juillet et des maxima de 28°C au mois de janvier. Le sol est un Nitisol (FAO-UNESCO, 1994), à texture argileuse, bien drainé, très profond, rouge sombre. La capacité de rétention en eau (WHC, *water holding capacity*) de ce sol est de 30 %. Sur ce site mise en place en 1976, des traitements analogues à ceux de Saria ont été sélectionnés: un sol témoin, non amendé noté Kb, et un sol amendé avec du fumier à raison de 4 Mg ha⁻¹ an⁻¹ (noté KbF). Les principales caractéristiques de ces sols sont présentées dans le tableau II.

Tableau II : Principales caractéristiques de l'horizon 0-10 cm du sol de Kabete dans les traitements témoin (Kb) ou amendé en fumier (KbF)

Traitement	texture (%)			pH _{eau}	N	C	P _{assim}	CEC
	Argile	Limon	Sable					
Kb	68,5	18,5	8,5	6,1	0,14	1,88	13,0	289
KbF	64,1	21,3	9,5	7,0	0,17	2,10	12,5	382

2.1.3 Echantillonnage et préparation des sols

L'échantillonnage a été effectué dans le cadre d'un programme de recherche du laboratoire le 28-05-2007 à Saria et le 10-05-2007 à Kabete dans 3 des répétitions parcelles des deux traitements (sol amendé et non amendé) et n'a concerné que la couche 0-10 cm. Le sol a été séché à l'air, tamisé à 2 mm et conservé à l'abri de la lumière jusqu'aux expérimentations de laboratoire décrites dans ce mémoire. Au début de chaque expérience de laboratoire, les sols sont réhumecté à 70 % de leur capacité de rétention en eau (WHC) respective afin de restaurer leur activité biotique ; ceci correspond à 7 ml d'eau ajoutée pour 100 g de sol pour Saria et 21 ml pour 100g de sol pour Kabete.

2.2 METHODES

2.2.1 PROTOCOLE EXPERIMENTAL

2.2.1.1 Application du stress hydrique

Les expérimentations ont été entièrement menées au laboratoire en conditions contrôlées (étuve). Dans ce dispositif, pour chaque sol (Saria et Kabete) et chaque traitement (témoin et sol amendé en fumier), on n'a utilisé 3 répétitions de terrain avec pour chacune d'elle 3 répétitions de laboratoire, soit 9 répétitions par traitement et par site. Nous avons constitué deux séries d'échantillons conduites parallèlement : l'une subit le stress et est notée (+ST), la seconde (-ST) sert de témoin et ne subit aucun stress (Figure 5).

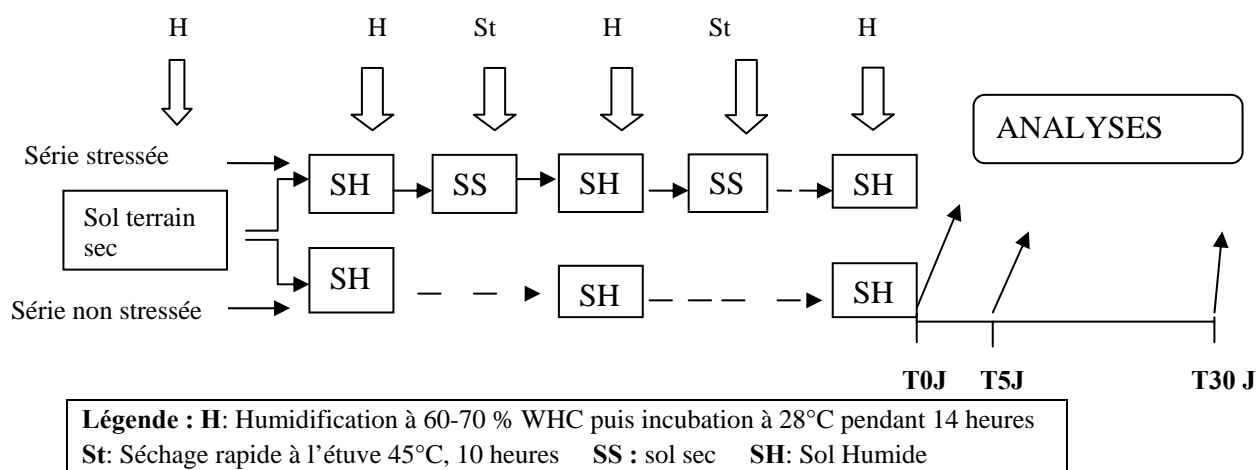


Figure 5 : Protocole expérimental d'application du stress hydrique (10 cycles Humidification / Séchage)

Les sols de la série +ST subissent artificiellement un stress hydrique consistant à appliquer sur ces échantillons 10 cycles d'humidification/séchage (H°/S). Chaque cycle dure 24 h avec 14 h d'humidification et 10 h de séchage. Ainsi les échantillons de sol (40 g par échantillon pour Saria et 25 g par échantillon pour Kabete) sont mis dans des flacons de 60 ml, et sont ensuite traités ainsi :

- Humidification : les flacons contenant les échantillons humidifiés à 70% WHC sont fermés avec du parafilm (pour éviter les pertes d'eau par évaporation) ; puis sont mis à incuber à l'étuve de 28°C pendant 14 h.

- Séchage : A l'issue des 14 h d'incubation à 28°C, les flacons sont placés non couverts à 45°C pendant 10 h dans une étuve ventilée.

Ainsi à la fin de chaque cycle, avant d'entamer le cycle suivant, les échantillons sont pesés pour estimer les quantités d'eau perdues lors du séchage et l'humidité du sol est rectifiée à hauteur des 70% WHC de chacun des sols.

Les échantillons non stressés (série -ST) ne subissent pas les phases de séchage et sont donc incubés à 28°C durant tout le temps de la mise en stress de la série +ST. Pour le suivi de leur humidité, on effectue des sorties régulières (chaque 2 jours) des échantillons -ST afin d'évaluer leurs pertes d'eau et réajuster leur humidité à 70% WHC, si besoin.

2.2.1.2 Principes d'études de la résistance et de la résilience

La résistance au stress et la résilience de certaines fonctions remplies par les microorganismes du sol sont alors testées. A l'issue de la période d'application du stress, les sols des 2 séries, ceux ayant subi le stress (+ST) ainsi que les échantillons témoins (n'ayant pas subi le stress, -ST), sont mis en incubation dans une étuve dans des conditions favorables à l'activité des microorganismes (humidité équivalente à 70 % de la capacité au champ, 28°C, obscurité). Cette incubation durera 30 jours. Rappelons ici que la résistance est la capacité d'une fonction à supporter un stress ou une perturbation. Elle est donc appréhendée à l'issue de la période d'application du stress, au temps zéro (T0) de l'incubation de 30 jours. On parle souvent de Résistance d'une fonction lorsque la fonction n'est pas altérée du tout par le stress subi (Orwin et Wardle, 2004). Pour l'analyse des résultats, dans un premier temps, nous considérerons ce cas de figure (résistance complète), la fonction sera considérée comme pleinement résistante lorsque les quantités des produits issus de cette fonction ne seront pas statistiquement différentes dans les échantillons ayant subis un stress (+ST) et dans les échantillons témoins (n'ayant pas subi le stress ; -ST) au 1^{er} jour de la mise en incubation (J0). Cependant, il se peut que la fonction ne soit que modérément affectée et que de ce fait la différence entre les séries -ST et +ST ne soit pas significative ; dans ce cas, la définition d'indices de résistance (paragraphe 2.2.3) permettra, dans un 2^e temps de l'analyse de résultats, d'appréhender plus finement la résistance et de voir à quel point la fonction a été affectée par le stress.

Lorsque la fonction a été suffisamment altérée (différence entre +ST et -ST significative) et qu'elle est donc d'emblée considérée comme non résistante, on cherchera alors à déterminer sa résilience c'est-à-dire sa capacité à retrouver le niveau de production qu'elle aurait atteint sans stress (Orwin et Wardle, 2004). Dans un premier temps, les fonctions considérés non résistantes (différence significative entre -ST et +ST à T0) sont alors testées en comparant échantillons +ST et -ST après 5 et 30 jours d'incubation afin de déterminer si cette résilience a lieu et si elle est rapide ou non. Dans un second temps, la définition d'indices de résilience, permettra d'appréhender plus finement la dynamique du recouvrement et la réponse des fonctions pour lesquelles les indices de résistance auraient mis en valeur une résistance modérée.

Les fonctions testées sont la minéralisation du carbone, la respiration potentielle (ou respiration induite par un substrat, SIR), la dénitrification potentielle, et l'activité de l'enzyme déshydrogénase. La minéralisation du C est suivie par une mesure directe dans les flacons incubés. Les mesures de SIR, de dénitrification potentielle sont réalisées sur une aliquote des échantillons exclus de l'incubation à 0, 5 et 30 jours. L'activité déshydrogénase est mesurée sur une autre aliquote uniquement en début et fin d'incubation (0 et 30 j).

2.2.2 METHODES D'ANALYSE DES FONCTIONS TESTEES

2.2.2.1 Mesure de la minéralisation du carbone

La minéralisation du carbone est un processus de dégradation de la matière organique sous l'action des microorganismes hétérotrophes.

Cette activité métabolique des microorganismes du sol pouvant être estimée par le dégagement de CO₂ ou la consommation d'oxygène, on parle aussi de respiration basale du sol. La mesure de l'activité respiratoire du sol est l'une des plus anciennes techniques d'évaluation de l'activité microbienne et encore l'une des plus utilisées à ce jour (Nielsen et Winding, 2002). Le principe est basé sur la mesure du dégagement de CO₂ par l'échantillon de sol incubé dans une enceinte close en fonction du temps. Dans notre cas, la mesure se fait directement dans les flacons des séries -ST et +ST mis en incubation. Le flux de CO₂ est mesuré tous les jours par injection directe d'une aliquote de l'atmosphère des flacons dans un chromatographe à phase gazeuse de type SRA (Analytical Instruments, MTI P200, Microsensor Technology Inc.). La minéralisation du C ou respiratoire basale du sol est exprimée en $\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$

Durant l'incubation de 30 jours, les flacons sont dégazés à l'air comprimé régulièrement, afin de renouveler l'air dans les flacons et de permettre l'activité respiratoire sans gêne (sans saturation de l'atmosphère du flacon en CO₂).

2.2.2.2 Respiration induite par un substrat, Substrat Induced Respiration(SIR)

La respiration induite par un substrat (SIR) permet d'appréhender le potentiel d'activité respiratoire des microorganismes hétérotrophes présents dans le sol en les mettant dans des conditions favorables à leur activité, notamment par la fourniture d'une source de carbone facilement assimilable. La SIR permet donc d'estimer de façon indirecte la biomasse microbienne active du sol. Le protocole expérimental a été mis en place par Anderson et Domsch (1978). Les échantillons de sol (10 g pour Saria et 5 g pour Kabete parce que les quantités de sol disponibles étaient plus limitées) placés dans des flacons de 60 ml sont humidifiés (70% WHC). A ces échantillons on ajoute du glucose (100 $\mu\text{g C-glucose g}^{-1} \text{ sol} = 0.5 \text{ mg glucose g sol}^{-1}$ pour Saria et 200 $\mu\text{g C-glucose g sol}^{-1}$ pour Kabete = 1 mg glucose g sol⁻¹ ; ces valeurs ont été déterminées par une étude préliminaire). Les flacons sont ensuite enfermés hermétiquement, secoués pour homogénéiser la répartition du glucose et placés à l'obscurité à 28°C dans une étuve. Le flux de CO₂ dégagé est mesuré toutes les heures durant 4 heures par injection directe de l'atmosphère du flacon dans un chromatographe à phase gazeuse de type SRA (Analytical Instruments, MTI P200, Microsensor Technology Inc.). La SIR est exprimée en $\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

2.2.2.3 Dénitrification potentielle

L'activité potentielle de dénitrification est mesurée selon la méthode développée par Lensi et al. (1995) en fournissant aux bactéries dénitrifiantes une quantité non limitante de substrat (NO₃⁻) et une source de carbone dans des conditions anaérobies.

Les échantillons de sol (10 g pour Saria et 5 g pour Kabete) placés dans des flacons de 60 ml sont réhumectés par une solution contenant du glucose (1 mg C-glucose g⁻¹ sol), de

l'acide glutamique (1 mg de C-acide glutamique g⁻¹ sol), et du nitrate de potassium (0.2 mg de N-nitrate g⁻¹ sol). L'atmosphère des flacons est remplacée par un mélange Helium – acétylène assurant l'anaérobiose et les flacons sont mis à incuber à 28°C. Le nitrate (NO₃⁻) est transformé en oxyde nitreux (N₂O) par les bactéries dénitrifiantes ; ce N₂O pourrait être réduit en N₂ mais la présence de l'acétylène dans le flacon permet de bloquer cette transformation (inhibition de l'enzyme N₂O réductase). Le N₂O ainsi formé est mesuré après 4h, 20h, 22h et 24 h à l'aide d'un chromatographe. Le flux moyen est exprimé en µg N-N₂O g sol⁻¹h⁻¹.

2.2.2.4 Activité Déshydrogénase

La mesure de l'activité déshydrogénase est effectuée selon la méthode modifiée de Thalman (1968). Le principe est basé sur la réduction du triphényl tétrazolium chloride (TTC) en triphényl formazan (TPF). Ainsi les échantillons de sol (1 g) sont suspendus dans 1 ml de TTC (0,4 %) contenu dans une solution tampon Tris-HCl (0,1 M) et incubés à l'obscurité à 25° C pendant 24 heures. A la fin de l'incubation, le TPF produit est extrait avec une solution de 5 ml d'acétone. La densité optique est lue au spectrophotomètre à 546 nm après agitation pendant 2 heures de temps et est comparée aux densités optiques données par une gamme d'étalonnage. Les résultats sont exprimés en µg TPF g⁻¹ sol h⁻¹. Cette mesure n'a pas été réalisée sur les échantillons issus du temps 5 jours du protocole expérimental (incubation) permettant de suivre la résilience des fonctions.

2.2.3 CALCUL DES INDICES DE RESISTANCE ET DE RESILIENCE

La résistance et la résilience des microorganismes et de leurs fonctions constituent deux composantes permettant de mesurer l'impact d'un stress au niveau du système sol (Orwin et Wardle, 2004). Orwin et Wardle (2004) ont défini deux indices permettant d'appréhender la résistance (RS) et la résilience (RL) des communautés microbiennes des sols :

$$RS(t_0) = \{1 - (2 * |D_0| / (C_0 + |D_0|))\} \quad \text{où } D_0 = C_0 - P_0$$

$$RL(t_x) = \{(2 * |D_0| / (|D_0| + |D_x|)) - 1\} \quad D_x = C_x - P_x$$

avec D₀ la différence entre C₀ (la mesure de la fonction dans le traitement sans stress, -ST) et P₀ (la mesure dans le traitement avec stress, +ST) juste après l'application du stress, c'est-à-dire au temps 0 de l'incubation et D_x la différence entre C_x (la mesure dans -ST) et P_x (la mesure dans +ST) au temps x (t_x) de l'incubation choisi pour mesurer la résilience (5 et 30 jours dans notre cas).

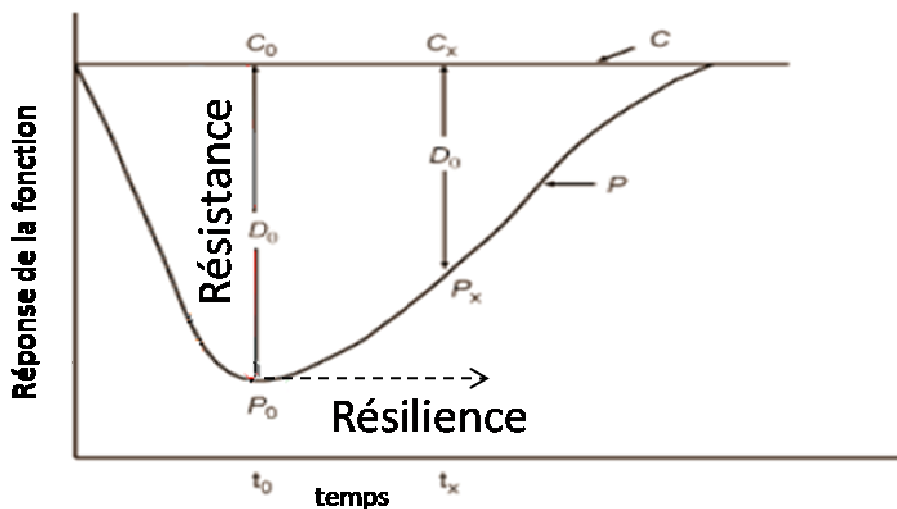


Figure 6 : Exemple d'une réponse variable de résistance et de résilience à une perturbation d'après Orwin et Wardle (2004)

Les valeurs de l'indice RS sont comprises entre -1 et +1. Une valeur de 1 indique une résistance complète (c'est à dire que la perturbation n'engendre pas de changement dans la réponse de la fonction choisie), une valeur de 0 indique soit une augmentation, soit une diminution de 100% dans la réponse fonctionnelle par rapport au contrôle (C0) (i.e. le système n'est pas résistant vis-à-vis de la perturbation), et une valeur négative indique un changement supérieur à 100% dans la réponse fonctionnelle de l'échantillon perturbé comparée à celle du témoin (i.e. le système montre une faible résistance) (Orwin et Wardle, 2004). Cet indice augmente linéairement avec la résistance et permet donc d'appréhender les réponses partielles de la fonction ; il tient compte uniquement des valeurs absolues des différences entre les valeurs des témoins et des sols perturbés ce qui permet de comparer les différents échantillons de sol (Orwin et Wardle, 2004).

Une valeur de RL de 1 indique un recouvrement de 100% de la fonction au moment du temps de mesure (5 et 30 jours dans le cadre de notre expérimentation). Une valeur comprise entre 0 et 1 indique que le sol n'a pas complètement recouvert ses capacités fonctionnelles. Une valeur de 0 indique soit l'absence de recouvrement du niveau initial de la fonction ($D_0 = D_x$), soit un inversement du niveau initial de la fonction (e.g. si $D_0 = 20$, $D_x = -20$). Une valeur négative de l'indice indique que la valeur absolue de la différence entre les sols témoins et perturbés est plus importante qu'au jour 0 et par conséquent que les communautés microbiennes sont faiblement résilientes (Orwin et Wardle, 2004).

2.2.4 Analyses statistiques des données

Les analyses statistiques des données ont été réalisées avec le logiciel XLSAT (version 2010 ; Addinsoft, USA) ($P < 0,05$), et l'analyse de la variance (Anova) a été utilisée pour tester l'impact des différents facteurs (stress, traitement, sol) sur les variables mesurées.

3 RESULTATS

3.1 EFFET DE L'AMENDEMENT EN FUMIER SUR LES FONCTIONS MICROBIENNES

Nous observerons dans un premier temps les résultats uniquement dans la série n'ayant pas subi de stress (-ST) afin d'appréhender l'effet du traitement (apport de fumier au champ) sur les diverses fonctions étudiées.

3.1.1 Minéralisation du carbone

Pour la minéralisation du carbone, les flux de CO₂ émis sont compris entre 1,1 et 12,5 µg C-CO₂ g sol⁻¹ j⁻¹ pour le sol de Saria et entre 3,6 et 10,7 µg C-CO₂ g sol⁻¹ j⁻¹ pour le sol de Kabete.

SARIA

Les quantités de CO₂ émises par respiration basale dans le sol de Saria lors de l'incubation diffèrent en fonction du traitement qui avait été appliqué au champ (sol amendé ou non en fumier). Elles varient en fonction du temps de mesure lors de l'incubation ($P < 0,05$). Au premier jour d'incubation, le sol non amendé [Sa (-ST)] a un flux de CO₂ de 11,4 µg C-CO₂ g sol⁻¹ j⁻¹ alors que le flux dans le sol amendé [SaF (-ST)] est de 5,8 µg C-CO₂ g sol⁻¹ j⁻¹; cependant cette différence n'est pas significative au seuil de probabilité de 5% (figure 1). Les quantités de CO₂ émises par minéralisation du C du sol diminuant de manière significative pour Sa au cours de l'incubation (Sa ; figure 7), on observe au cinquième et au trentième jour des quantités de CO₂ significativement plus élevées pour le sol amendé (SaF) que pour le sol non amendé (figure 7).

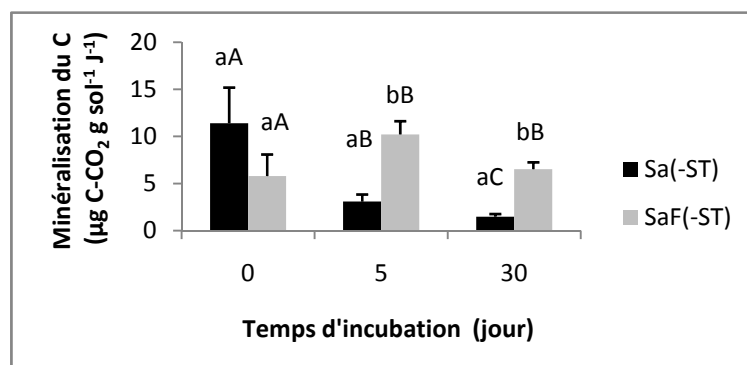


Figure 7 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la minéralisation du carbone (µg C-CO₂ g sol⁻¹ j⁻¹) du sol de Saria (Sa), sans application de stress (-ST).

A noter que pour l'ensemble des figures, au seuil de probabilité de 5% ($P < 0,05$), deux lettres minuscules différentes expriment une différence significative entre les traitements (sol sans apport de fumier ou avec apport de fumier, noté F), et deux lettres majuscules différentes expriment la différence entre temps d'incubation pour un même traitement ($P < 0,05$).

KABETE

L'apport de fumier au champ n'a pas eu un effet significatif sur la respiration basale du sol de Kabete mesurée pendant 30 jours d'incubation au laboratoire (figure 8). Contrairement au sol de Saria, les quantités de CO₂ émises par le sol de Kabete ne varient pas de façon significative en fonction du temps que le sol ait ou non reçu du fumier.

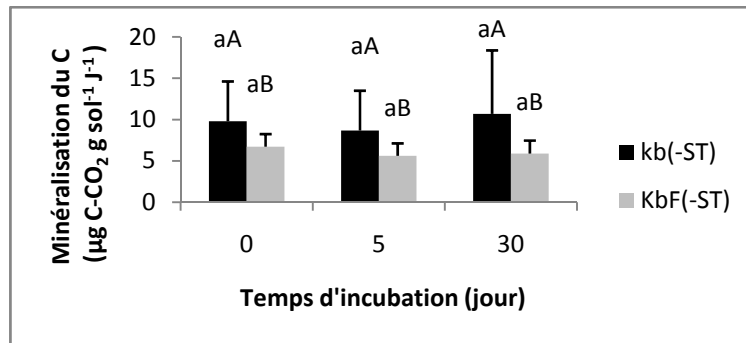


Figure 8 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) du sol de Kabete (Kb), sans application de stress (-ST).

3.1.2 Respiration induite par un substrat (SIR)

La respiration induite par un substrat (SIR, *Substrate Induced Respiration*) est utilisée comme un indicateur de la biomasse microbienne active du sol. Elle est basée sur la respiration initiale des microorganismes hétérotrophes suite à l'ajout d'une substance facilement dégradable. Ainsi, nos résultats montrent que les flux de CO_2 dégagés après l'ajout du substrat sont dans l'intervalle $0,6 - 2,0 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$ pour le sol de Saria tandis que pour le sol de Kabete elles varient de $2,1$ à $2,9 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

SARIA

La figure 3 montre que les quantités de CO_2 produites après addition d'un substrat facilement assimilable par les microorganismes sont significativement plus élevées pour le sol amendé (SaF) que pour le sol non amendé (Sa) (respectivement $1,4-1,9$ vs. $0,6-0,9 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Il n'y aucune variation de la SIR au cours de l'incubation ; les valeurs pour un traitement (Sa ou SaF) n'étant pas significativement différentes à 0, 5 ou 30 jours d'incubation ($P < 0,05$).

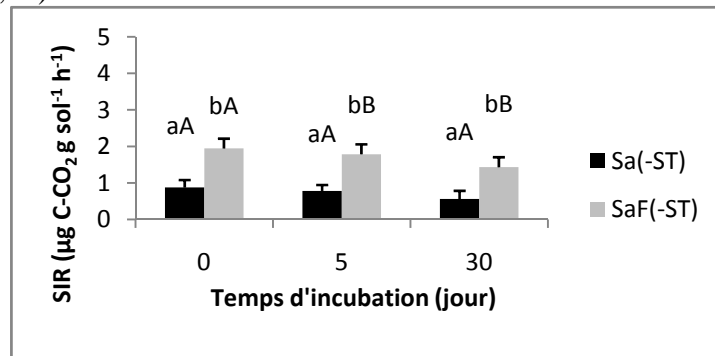


Figure 9 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la respiration du sol induite par un substrat (SIR ; $\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour le sol de Saria (Sa), sans application de stress (-ST).

KABETE

La réponse respiratoire induite par un substrat dans les sols de Kabete ne varie pas quelque soit le temps d'incubation. La respiration potentielle pour le sol amendé (KbF) n'est pas significativement différente de celle du sol non amendé (Kb) à 0, 5 ou 30 jours d'incubation ($P < 0,05$) (figure 10).

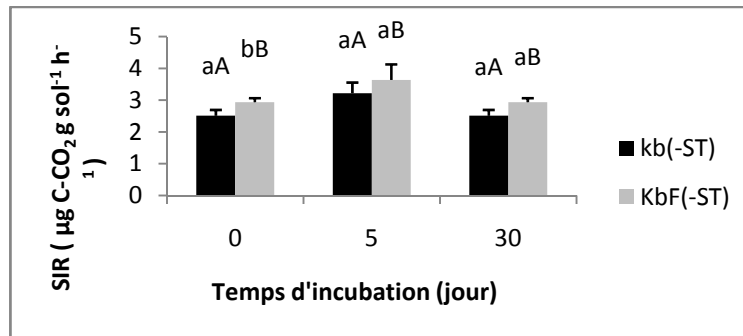


Figure 10: Effet de l'amendement en fumier (F) sur la respiration du sol induite par un substrat (SIR ; $\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour le sol de Kabete (Kb), sans application de stress (-ST).

3.1.3 Dénitrification potentielle

Pour la dénitrification potentielle (ou potentiel de dénitrification), les flux de N_2O émis varient de 0,11 à 0,44 $\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$ pour les sols de Saria et de 0,02 à 0,09 $\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$ pour Kabete.

SARIA

Le traitement a eu un effet au premier et au cinquième jour d'incubation sur la dénitrification potentielle (figure 5). Ainsi, à 0 jour et 5 jour on note une différence significative entre les flux de N_2O libérés par le sol amendé et non amendé (0 jour : 0,35 vs. 0,11 $\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$; 5 jours : 0,44 vs. 0,13 $\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$ respectivement pour SaF et Sa). Cependant, au trentième jour, même si le flux reste toujours plus élevé sur le sol amendé, la différence n'est plus significative entre les deux sols du fait d'une variabilité importante dans la mesure.

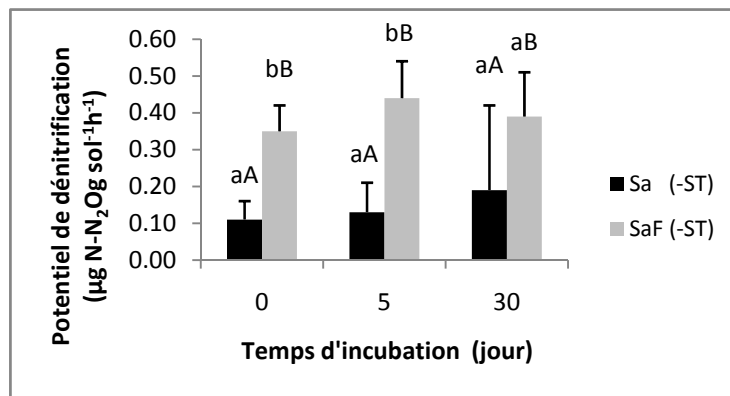


Figure 11 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la dénitrification potentielle ($\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour le sol de Saria (Sa), sans application de stress (-ST).

KABETE

L'effet traitement (apport de fumier, F) n'a pas d'effet significatif ($P < 0,05$) sur le potentiel de dénitrification (figure 12). De même, les valeurs sont statistiquement inchangées quelque soit le temps de mesure (0, 5 ou 30 jours). Notons cependant que les quantités de N_2O émises sont très faibles ($< 0,1 \mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

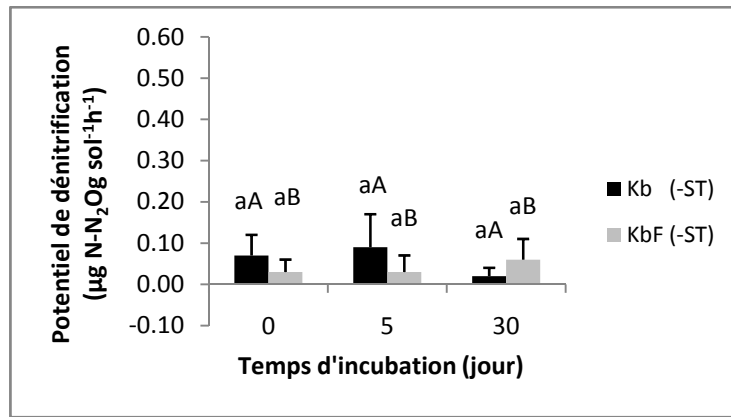


Figure 12 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur la dénitrification potentielle ($\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{h}^{-1}$) pour le sol Kabete (Kb), sans application de stress (-ST).

3.1.4 Activité déshydrogénase

Pour l'activité déshydrogénase, les mesures n'ont été effectuées qu'en début et fin d'incubation. Nos résultats montrent que l'activité varie de 0,12 à 0,44 $\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{h}^{-1}$ dans le sol de Saria alors que dans le sol de Kabete elle se situe dans l'intervalle 0,03 - 0,26 $\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{h}^{-1}$.

SARIA

Les résultats montrent qu'il n'y a pas de différence significative de l'activité déshydrogénase entre les deux traitements à 0 et à 30 jours (figure 13). Par ailleurs, pour SaF, l'activité varie en fonction du temps ($P < 0,05$) ; elle est plus intense au premier jour d'incubation (SaF (-ST) : 0,44 $\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{h}^{-1}$) comparée au trentième jour (SaF (-ST) : 0,16 $\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{h}^{-1}$). Pour Sa, on observe aussi une tendance à la diminution avec le temps.

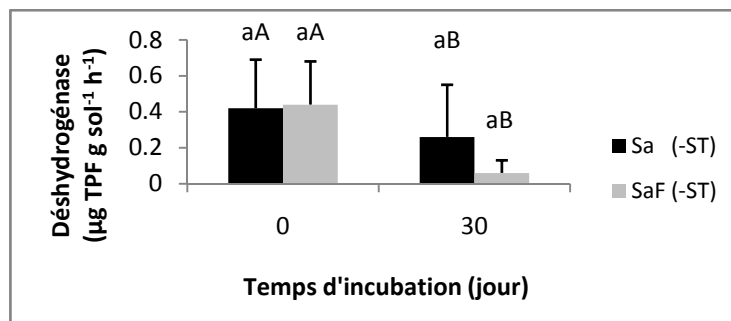


Figure 13 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur l'activité de la déshydrogénase ($\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{h}^{-1}$) pour le sol de Saria (Sa), sans application de stress (-ST).

KABETE

La gestion différentielle de la matière organique (apport et sans apport de fumier) n'a pas eu d'effet significatif sur l'activité de cette fonction enzymatique (figure 14) quel que soit le temps de mesure (J0 et J30).

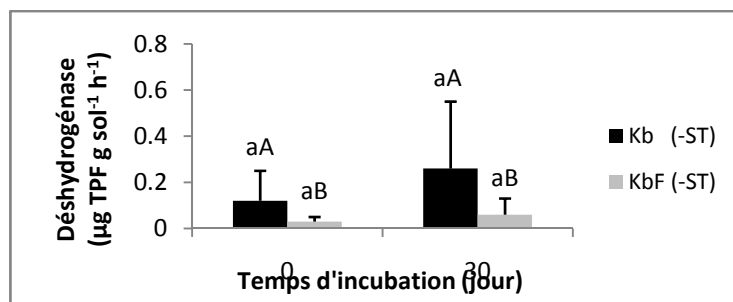


Figure 14 : Effet de l'amendement en fumier (F) sur l'activité de la déshydrogénase ($\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{h}^{-1}$) pour le sol de Kabete (Kb), sans application de stress (-ST).

3.2 EFFET DU STRESS HYDRIQUE SUR LES FONCTIONS MICROBIENNES

Pour chercher l'effet du stress hydrique sur la résistance des différentes fonctions remplies par le sol, les comparaisons sont faites sur les échantillons stressés (+ST) et non stressés (-ST) au temps 0 jour. L'effet de la résilience est recherché en comparant l'état des échantillons stressés et non stressés au temps 5 jours et 30 jours après stress.

3.2.1 Minéralisation du carbone

3.2.1.1 Effet sur la résistance

SARIA

En début d'incubation (J0), pour le sol non amendé (Sa), la respiration n'est pas significativement différente entre le sol stressé [Sa (+ST)] et non-stressé [Sa (-ST)] ($11,5$ vs. $11,4 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) (Tableau III) ; dans ce cas, on peut dire que la fonction de respiration du sol a résisté au stress. Par contre, pour le sol amendé (SaF), les quantités de CO_2 produites par respiration sont significativement plus élevées après application du stress ($12,4$ pour [SaF (+ST)] contre $5,8 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour [SaF (-ST)]). Dans ce cas on constate une différence significative dans la réponse entre les deux traitements. L'interaction traitement x stress n'est cependant pas significative à 0 jour ($P < 0,05$).

Tableau III: Minéralisation du carbone ($\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) des sols de Saria et Kabete (sols témoins Sa et Kb *versus* sols amendés en fumier, SaF et KbF) mesurée à 0, 5 ou 30 jours après application ou non d'un stress hydrique (+ST vs. -ST, respectivement)

Temps (jour)		Saria		Kabete	
		Sa	SaF	Kb	KbF
0	-ST	11,4aA*	5,8aA	9,8aA	6,7aA
	+ST	11,6aA	12,5bA	8,6aA	6,0aA
5	-ST	3,1bA	10,2bcB	8,7aBC	5,6aABC
	+ST	2,9bAB	8,7acC	6,0aAC	4,0aAB
30	-ST	1,5bA	6,5acBC	10,7aBC	5,9aAC
	+ST	1,1bA	4,9aA	5,0aA	3,6aA

* Pour chaque sol, les données qui sont dans la même colonne et qui ont la même lettre minuscule ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$). Pour les deux sites, les données qui sont sur la même ligne et qui ont la même lettre majuscule ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

KABETE

Pour le sol de Kabete non amendé (Kb), les flux de CO₂ libérés au premier jour d'incubation (J0) par la respiration du sol ne sont pas significativement différentes que le sol ait été stressé ou non (respectivement 8,6 µg C-CO₂ g sol⁻¹ j⁻¹ pour [Kb (-ST)] et 9,8 µg C-CO₂ g sol⁻¹ j⁻¹ pour [Kb (+ST)]). On observe la même situation pour le sol amendé (KbF) ; le stress n'a pas induit une différence significative entre le flux de CO₂ libéré par KbF (-ST) et celui libéré par KbF (+ST) (tableau 1). L'interaction entre le traitement et le stress n'a pas eu un effet significatif sur la fonction minéralisatrice (P < 0,05).

Dans le cas de Kabete, la respiration basale du sol se maintient malgré l'application du stress.

3.2.1.2 Effet sur la résilience

SARIA

Nous avons vu dans le paragraphe précédent que pour le sol non amendé (Sa) la fonction de respiration du sol a résisté au stress en maintenant son niveau ; il n'y a donc pas lieu d'appréhender la résilience. Par contre, pour le sol amendé SaF, la fonction de minéralisation a été suffisamment affectée par le stress pour que la différence -ST et +ST soit significative ; les résultats de suivi de la résilience indiquent que, l'effet du stress a disparu dès le cinquième jour puisque le sol présente alors des émissions non significativement différentes entre SaF-ST et SaF+ST (9,0 vs 7,7 µg C-CO₂ g sol⁻¹ j⁻¹ respectivement ; tableau III), montrant ainsi un recouvrement rapide de la fonction.

KABETE

A l'observation des données brutes, cette fonction semble avoir résisté au stress, on ne peut donc parler de résilience.

3.2.2 SIR

3.2.2.1 Effet sur la résistance

SARIA

L'ajout d'un substrat facilement assimilable (glucose) n'a pas induit une réponse respiratoire significativement différente après application du stress que ce soit pour le sol non amendé (0,9-1,3 µg C-CO₂ g sol⁻¹ h⁻¹ pour Sa -ST et Sa +ST) ou pour le sol amendé (1,9-2,0 µg C-CO₂ g sol⁻¹ h⁻¹ pour SaF -ST et SaF +ST ; tableau IV). Donc, que le sol de Saria soit amendé ou non, le stress n'a pas eu un effet significatif sur la respiration potentielle, indicatrice de la biomasse microbienne du sol, qui peut être considérée comme résistante à ce stress. Cependant, l'interaction entre le traitement (témoin ou apport de Fumier) et le stress est significative à toutes les dates (P < 0,05).

KABETE

Pour le sol non amendé, la SIR n'est pas significativement différente entre le sol non stressé et stressé (2,5-2,6 µg C-CO₂ g sol⁻¹ h⁻¹ pour Kb -ST et Kb +ST ; tableau 2). Par contre, pour le sol ayant reçu du fumier (KbF), la respiration potentielle du sol non stressé (KbF -ST) est significativement plus élevée que pour le sol stressé (Kb + ST) (2,9 vs. 2,1 µg C-CO₂ g sol⁻¹ h⁻¹ respectivement ; tableau IV).

Tableau IV: Respiration induite par un substrat SIR ($\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) des sols de Saria et Kabete (Sols témoins Sa et Kb *versus* sols amendés en fumier, SaF et KbF) mesurée à 0, 5 ou 30 jours après l'application ou non d'un stress hydrique (+ST vs. -ST, respectivement).

Temps (jour)		Saria		Kabete	
		Sa	SaF	Kb	KbF
0	-ST	0,9aA	1,9aB	2,5aBC	2,9aC
	+ST	1,3aA	2,0aB	2,6aC	2,1bcBC
5	-ST	0,8aA	1,8abcB	3,2bC	3,6dC
	+ST	0,8aA	1,5abcB	2,6abC	2,2acC
30	-ST	0,6aA	1,4abcB	2,5aC	2,9aC
	+ST	0,8aA	1,4bcA	2,2aB	2,1cB

* Pour chaque sol, les données qui sont dans la même colonne et qui ont la même lettre minuscule ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$). Pour les deux sites, les données qui sont sur la même ligne et qui ont la même lettre majuscule ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

3.2.2.2 Effet sur la résilience

SARIA

Suite à l'examen direct des résultats, pour ce sol, il n'y a pas lieu de parler de résilience puisque la fonction SIR n'a pas été modifiée par le stress que le sol ait reçu ou non du fumier au champ.

KABETE

Pour le sol témoin sans apport de fumier (Kb), on peut dire également à l'examen des données brutes qu'il y a eu résistance de la fonction au stress appliqué (tableau IV), donc on ne peut parler de résilience dans ce cas. Par contre, pour le sol amendé (KbF), suite au changement intervenu dans la respiration potentielle juste après le stress (J0 ; tableau IV), on constate que le sol ne retrouve pas en fin d'incubation la valeur du potentiel de respiration d'avant stress (tableau IV) ; on n'a donc pas de résilience de cette fonction dans un intervalle de 30 jours.

3.2.3 DENITRIFICATION POTENTIELLE

3.2.3.1 Effet sur la résistance

SARIA

Les résultats montrent qu'entre [Sa -ST] et [Sa +ST], l'activité potentielle de dénitrification n'est pas significativement différente juste après le stress (J0 ; 0,11-0,13 $\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1}\text{h}^{-1}$; tableau). De même, pour le sol amendé (SaF), la dénitrification potentielle n'a pas variée de manière significative suite au stress (0,32-0,35 $\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1}\text{h}^{-1}$). Cette fonction peut donc être considérée comme résistante au stress appliqué.

KABETE

Comme pour Saria, l'application du stress n'a pas eu d'action significative sur les émissions potentielles de N_2O par dénitrification pour le sol de Kabete qu'il ait été ou non amendé (tableau V). Notons que les flux libérés sont faibles dans tous les cas (0,03-0,07 $\mu\text{g N-N}_2\text{O g}^{-1} \text{ sol h}^{-1}$). On peut ici encore parler de résistance au stress appliqué.

Tableau V: Dénitrification potentielle ($\mu\text{g N-N}_2\text{O g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) des sols de Saria et Kabete (Sols témoins Sa et Kb *versus* sols amendés en fumier, SaF et KbF) mesurée à 0, 5 ou 30 jours après l'application ou non d'un stress hydrique (+ST vs. -ST, respectivement).

Temps (jour)		Saria		Kabete	
		Sa	SaF	Kb	KbF
0	-ST	0,11aA	0,35aB	0,07aA	0,03aA
	+ST	0,13aA	0,32aB	0,07aAC	0,03aC
5	-ST	0,13aA	0,44aB	0,09aA	0,03aA
	+ST	0,14aA	0,37aB	0,07aA	0,03aA
30	-ST	0,19aA	0,39aB	0,10aA	0,03aA
	+ST	0,16aAB	0,31aA	0,06aB	0,02aB

* Pour chaque sol, les données qui sont dans la même colonne et qui ont la même lettre minuscule ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$). Pour les deux sites, les données qui sont sur la même ligne et qui ont la même lettre majuscule ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

3.2.3.2 Effet sur la résilience

Suite à l'application du stress, la fonction dénitrifiante a été résistante (tableau 3) pour les 2 sites, Saria et Kabete, donc pas de résilience à considérer dans ce cas.

L'interaction entre le traitement et le stress n'est significative à aucune des dates ($P < 0,05$).

3.2.4 L'ACTIVITE DESHYDROGENASE

3.2.4.1 Effet sur la résistance

Pour chacun des sites (Saria et Kabete), malgré une diminution relevée dans certains cas, l'activité déshydrogénase mesurée pour le sol amendé ou non amendé n'est statistiquement différente de celle observée avant stress (tableau VI).

Tableau VI: Activité déshydrogénase ($\mu\text{g TPF g sol}^{-1} \text{ j}^{-1}$) des sols de Saria et Kabete (Sols témoins Sa et Kb *versus* sols amendés en fumier, SaF et KbF) mesurée à 0 ou 30 jours après l'application ou non d'un stress hydrique (+ST vs. -ST, respectivement).

Temps (jour)		Saria		Kabete	
		Sa	SaF	Kb	KbF
0	-ST	0,42aA	0,44aA	0,12aB	0,03aB
	+ST	0,31aA	0,31aA	0,07aAB	0,03aB
30	-ST	0,12bA	0,16bA	0,26aA	0,06aA
	+ST	0,18abA	0,25abA	0,13aA	0,06aA

* Pour chaque sol, les données qui sont dans la même colonne et qui ont la même lettre minuscule ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$). Pour les deux sites, les données qui sont sur la même ligne et qui ont la même lettre majuscule ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

Cette fonction enzymatique a été résistante pour les deux sols quel que soit le traitement (sol amendé et sol non amendé).

3.2.4.2 Effet sur la résilience

SARIA & KABETE

Les résultats du tableau VI montrent qu'il y a résistance (J0) quels que soient le sol (Sa et Kb) et le traitement (témoin ou Fumier), donc pour cette fonction également il n'y a pas lieu de parler de résilience.

3.2.5 INDICES DE RESISTANCE ET DE RESILIENCE

3.2.5.1 Indices de résistance (RS)

L'indice de résistance calculé selon la méthode d'Orwin & Wardle (2004) varie entre -1 et +1 avec une valeur de +1 montrant que le stress n'a eu aucun effet (résistance maximale) et des valeurs allant de +1 vers 0 montrant un effet de plus en plus important du stress appliqué.

Le calcul de cet indice permet donc de mettre en valeur des effets modérés sur la fonction qui ne pouvaient être soulignés précédemment par le simple examen statistique des résultats (valeurs absolues). Ainsi, pour Saria, les indices calculées à partir des mesures de la minéralisation du carbone montre que le sol amendé a été perturbé (-0,06) alors que sur le non amendé il y a eu résistance pratiquement complète (0,97). La SIR a un RS proche de 1 dans le traitement SaF montrant que le stress n'a pas perturbé cette fonction alors qu'elle semble avoir été affectée par le stress dans le traitement Sa (RS = 0,38 ; tableau 5). La dénitrification a relativement bien résisté au stress (RS = 0,71-0,80) alors que l'activité déshydrogénase semble avoir été modérément affectée (RS = 0,55-0,59), ce que nous n'avions pas pu voir avec les données brutes.

Pour le sol de Kabete, les indices varient de 0,39 et 1, montrant ainsi une résistance plus ou moins élevée des fonctions. Pour le sol non amendé (Kb), l'activité déshydrogénase présente un indice de résistance de 0,39 et semble être la seule fonction à avoir été sensiblement perturbée, les autres ayant des RS > 0,75. Pour le traitement avec apport de fumier (KbF), les fonctions se sont relativement bien maintenues (RS > 0,75) sauf pour la SIR qui présente un RS de 0,54 (tableau VII).

Tableau VII: Indices de résistance des sols de Saria et Kabete amendés (SaF & KbF) et non amendés (SA & Kb)

	SARIA		KABETE	
	Sa	SaF	Kb	KbF
Minéralisation C	0,97	-0,06	0,78	0,81
SIR	0,38	0,93	0,96	0,54
Dénitrification	0,71	0,80	1,00	0,78
Déshydrogénase	0,59	0,55	0,39	0,77

3.2.5.2 Indices de résilience (RL)

L'indice de résilience, comme celui de la résistance, a été aussi calculé selon la méthode d'Orwin & Wardle (2004). Il varie entre -1 et +1 avec une valeur de +1 montrant que le recouvrement est maximal et des valeurs allant de +1 vers 0 montrant un effet de recouvrement moins important. Lorsque l'indice est négatif, cela veut dire que la valeur absolue de la différence Dx (valeur de la variable au temps Tx entre l'échantillon non stressé et l'échantillon stressé) est plus grande que la différence D0 (valeur de la variable entre ces 2 échantillons en début d'incubation, à T0). Cela est possible lorsque la perturbation réduit la réponse de la variable au temps 0 mais aussi lorsqu'elle crée des conditions qui permettent ensuite une réponse plus importante de la variable. Le calcul de cet indice à différentes dates permet de suivre la dynamique du recouvrement. Le traitement SaF était celui pour lequel la fonction de minéralisation n'avait pas résisté du tout (RS = -0,06 ; tableau VII), l'indice de résilience à 5 jours est de 0,63 montrant que la fonction a été en partie rapidement récupérée. Le RL reste aux environs de 0,6 à 30 jours (tableau VIII) montrant que la fonction ne récupère pas plus après 30 jours que ce qu'elle avait déjà récupéré à 5 jours. Par contre pour KbF où la SIR était également perturbée par le stress (RS = 0,54 ; tableau VII), la fonction ne récupère pas (RL = -0,23 et -0,01 à 5 et 30 jours ; tableau VIII).

Tableau VIII: Indices de résilience des sols amendés et non amendés des sites de Saria et Kabete, calculés 5 et 30 jours après le stress

	SARIA		KABETE	
	Sa	SaF	Kb	KbF
5 Jours				
Minéralisation C	-0,05	0,63	-0,38	-0,39
SIR	0,97	-0,63	-0,83	-0,23
Dénitrification	0,68	-0,23	-1	-0,02
30 Jours				
Minéralisation C	-0,41	0,61	-0,65	-0,54
SIR	0,23	0,24	-0,66	-0,01
Dénitrification	-0,26	-0,38	-1	-0,33
Déshydrogénase	0,25	0,21	-0,45	0,36

4 DISCUSSION

4.1 EFFETS DE L'AMENDEMENT EN FUMIER SUR LA BIOMASSE ET LES ACTIVITES MICROBIENNES

L'application de fumier au champ est une pratique agronomique traditionnelle visant notamment à fournir à la plante plus d'éléments nutritifs pour sa croissance et à améliorer les propriétés physiques du sol. L'examen des échantillons non stressés nous permet de faire quelques commentaires sur les effets de cette pratique sur les variables que nous avons étudiées. Les variables ont été mesurées sur un sol sableux (Saria) et sur un sol argileux (Kabete) ; ce dernier ayant une teneur en C plus élevée (Kabete 1,8 *vs.* Saria 0,2 % C). Les teneurs en carbone sont dans les deux cas augmentées par l'apport de fumier (0,2 % et 0,7% C pour Sa & SaF, respectivement, et 1,8 % et 2,1 % C pour Kb & KbF) ; cependant, concernant les fonctions étudiées, les réponses des communautés microbiennes peuvent varier d'un sol à un autre (Saria *vs.* Kabete).

La mesure de la réponse respiratoire induite par l'addition d'un substrat (SIR) permet d'estimer la biomasse microbienne et, à ce titre, est un bon indicateur de la réponse des communautés microbiennes vis-à-vis des pratiques agricoles (apport de matière organique) (Chaussod, 1992). Une augmentation significative de la SIR sur le sol sableux de Saria amendé par rapport au témoin est notée à tous les temps de prélèvement, ce qui n'est pas le cas pour le sol argileux de Kabete. Pour Saria, cette augmentation peut s'expliquer par le fait que la mise à disposition de substrats carbonés (via l'apport de fumier) entraîne un gain important de carbone et d'azote minéralisable qui stimule l'activité et le développement des microorganismes du sol (Niane, 1983) dans un sol où les teneurs en carbone sont extrêmement faibles. Nos résultats corroborent notamment ceux observés par Fardoux et al (2000) qui montrent que la biomasse microbienne peut augmenter considérablement avec l'apport de matière organique dans un sol tropical sableux. Pour Kabete, aucune différence significative n'a été trouvée entre le sol amendé et non amendé en termes de SIR ; ceci dit la biomasse microbienne dans ce sol est initialement plus élevée, sans doute parce que le sol est plus riche en carbone (1.8 % contre 0.2% dans les sols témoins de Kabete et Saria, respectivement), d'où l'apport de matière organique n'a pas eu un effet stimulateur significative sur la croissance des microorganismes. En outre, à Saria, les quantités de fumier apportées sont plus élevées qu'à Kabete. Par ailleurs, le sol de Kabete présente des teneurs en argiles et en C permettant la formation de complexe argilo-humique et d'agrégats protégeant la matière organique de la minéralisation et rendant inaccessibles les substrats organiques pour les organismes. L'effet protecteur exercé par l'argile sur la matière organique est confirmé par plusieurs auteurs (Baladane, 1996 ; Zeraoui et Ramdane, 2001). Une augmentation de la biomasse microbienne peut induire une augmentation des activités notamment celles liées à la minéralisation du carbone. (Xiang et al, 2008 ; Annabi et al, 2009). Cependant, au premier jour d'incubation, le flux de CO₂ émis par la respiration basale n'est pas significativement différent entre Sa et SaF. Il est toutefois significativement plus élevé dans le sol amendé au cinquième et trentième jour d'incubation, comparé au sol non amendé. La différence dans la respiration basale du sol entre Sa et SaF (induite par l'apport de fumier) au 5^e et 30^e jour d'incubation peut s'expliquer par i) une diminution sous l'effet de la minéralisation dans le sol non amendé de la teneur de matière organique soluble (Trinsoutrot et al. 2000), ii) une augmentation du flux de CO₂ émis suite à l'apport de fumier. En effet, l'addition de résidus organiques est connue pour stimuler la minéralisation (« priming effect ») comme cela a été reporté pour un autre sol sableux du Sénégal (Sall et al, 2007). Pour le sol argileux de Kabete, l'apport de fumier n'a aucun effet significatif sur la respiration

basale du sol tout comme il n'en avait pas eu sur la SIR (indicateur de la biomasse microbienne). Dans ce sol argileux, il est probable que la matière organique soit protégée par les argiles ou dans les agrégats, empêchant ainsi l'accessibilité du substrat organique aux microorganismes. Par ailleurs, dans le cas de l'activité déshydrogénase, nos résultats ne montrent pas de différence significative entre le sol amendé et le sol non amendé pour les deux sites (Saria et Kabete). Or pour Saria, l'augmentation constatée de la SIR, indicatrice d'une augmentation de la biomasse microbienne aurait dû conduire à une augmentation de l'activité déshydrogénase, puisque cette enzyme est intracellulaire (Skujins, 1976). De même, le sol de Kabete ayant une respiration induite par un substrat (SIR) plus élevée que le sol de Saria, laissant supposer une biomasse microbienne plus importante, nous attendions à une activité déshydrogénase plus élevée à Kabete ; ce qui n'est pas le cas. L'activité déshydrogénase est souvent considérée comme un indicateur de l'activité métabolique du sol (Nannipieri et al, 1990) mais il a été montré que ce paramètre peut aussi être affecté par d'autres nombreux facteurs, intimement liés au type de sol et qui n'ont rien à voir avec l'activité biologique, rendant son utilisation comme indicateur parfois difficile (Beyer et al, 1993 ; Stark et al, 2007). Pour la dénitrification potentielle, la mesure des flux de N_2O dans le sol de Saria indique des variations significatives entre le sol amendé et le sol non amendé au cours de l'incubation. Ils sont plus élevés sur le sol ayant reçu du fumier comparé au témoin (sans apport). Ces résultats sont à mettre en parallèle avec ceux de la littérature (McCarty et Bremer, 1993 ; Brye et al, 2001) qui indiquent l'effet positif de la matière organique sur la dénitrification. Ces résultats peuvent aussi être rapprochés de ceux de certains auteurs qui montrent l'influence positive de la matière organique sur l'activité et/ou la composition des communautés dénitrifiantes (Deiglmayr et al, 2004 ; Bremer et al, 2007). A l'inverse du sol de Saria, l'apport du fumier sur le sol de Kabete n'a pas entraîné une augmentation significative du potentiel de dénitrification de ce sol.

Ainsi, d'une manière générale nos résultats ont montré que, suite à l'apport de matière organique exogène, la réponse est variable sur les deux sols (Saria et Kabete). A l'inverse du sol de Saria, l'apport du fumier sur le sol de Kabete n'a pas entraîné une augmentation des activités microbiennes. Ceci pourrait s'expliquer par les situations de départ au niveau de ces deux sols, à Saria on dispose d'un sol sableux aux teneurs en C faibles, par contre, à Kabete le sol est argileux avec plus de C. Par ailleurs, les quantités de fumier apportées à la parcelle sont différentes sur les deux sites ; le sol de Saria recevant plus de fumier.

4.2 EFFET DU STRESS HYDRIQUE

4.2.1 *Sur la résistance des microorganismes et leurs fonctions*

Lorsque le sol non amendé est soumis aux cycles de séchage et humidification, l'examen de nos résultats bruts montre que la comparaison des activités (respiration, dénitrification, déshydrogénase) avant et après stress ne donne aucune différence significative statistiquement. Cela suggère une absence de perturbation des fonctions étudiées, c'est-à-dire une résistance des fonctions microbiennes étudiées.

Est ce que l'absence de différence significative entre le témoin (non stressé) et l'échantillon stressé veut toujours dire absence de perturbation ou résistance totale de la fonction ? Le calcul des indices apporte quelques éléments de réponse à cette question. Contrairement à une comparaison des données brutes, les indices permettent de mettre en évidence des perturbations modérées. C'est ainsi, la perturbation de la SIR au niveau du Sa n'est pas mise en évidence par la méthode de comparaison directe des différences $-ST$ vs. $+ST$ mais plutôt par le calcul des indices de résistance. D'où l'intérêt d'utiliser à la fois la méthode de comparaison et le calcul des indices de résistance pour mieux appréhender les

perturbations aux niveaux des fonctions étudiées. Les indices de résistance montrent que l'absence de différence significative entre -ST et +ST ne veut pas dire absence complète de perturbation ; elle signifie simplement que la différence n'est pas suffisamment importante et/ou les écart-types des valeurs trop importants pour que cette différence soit significative.

Pour le sol non amendé, la comparaison directe des résultats ne montre donc pas de différence significative, et les indices RS sont élevés. Pour ce sol, à l'exception de la SIR, les fonctions microbiennes ne sont que modérément perturbées. Pour la SIR, le faible indice de résistance (0,38) montre une perturbation qui se manifeste par une légère augmentation de la respiration potentielle sur le sol stressé. Cette augmentation des quantités de CO₂ libéré semble indiquer un effet flush.

Dans le cas du sol amendé de Saria (SaF), l'application du stress n'a pas affecté la biomasse microbienne (SIR), ou les activités (dénitrification potentielle, déshydrogénase). Cependant, pour la fonction de minéralisation du carbone ; nos résultats montrent une différence significative après le stress. La quantité de CO₂ dégagé est significativement plus élevée sur le sol stressé comparé au sol non stressé et l'indice de résistance de -0,06 confirme ce résultat. Cela ressemble à un effet flush signalé dans la littérature (Kief et al 1987 ; Fierer et shimel 2002 ; Fierer et al 2003 ; Xiang et al 2008). Cet effet flush est le résultat d'une forte minéralisation du C présent dans le sol. Ce carbone proviendrait des substrats libérés par la fragmentation des agrégats (Denef et al 2001), de molécules organiques résorbées (Van Gestel et al 1993), de cellules microbiennes tuées par le stress (Fierer et Shimel, 2003), des osmorégulateurs libérés par les microorganismes (Halverson et al. 2000). En effet, lors du stress hydrique, les variations du potentiel hydrique au niveau du sol séparent les agrégats libérant ainsi la matière organique qui y était piégée (Denef et al 2001 ; Miller et al, 2005). Ce processus mécanique contribue ainsi à la disponibilité de la matière organique. Une des conséquences est que le stress hydrique, avec ses cycles de séchage et d'humidification, affecte indirectement l'activité de minéralisation du C par la disponibilité des substrats organiques (Jenkinson et Powlson, 1976). Ainsi, pour les sols sableux à faible teneur d'argile, ce phénomène peut entraîner le déstockage de la matière organique par sa minéralisation intense (et les quantités de CO₂ dégagées peuvent contribuer à l'effet de serre). Cependant, des études complémentaires, notamment le dosage du carbone soluble avant et après stress, seront nécessaires pour vérifier l'effet du stress sur le phénomène du déstockage de la matière organique, ou son impact sur l'agrégation.

Pour Sa et SaF, les indices RS de la déshydrogénase semblent montrer une perturbation de l'activité. Par ailleurs, cette activité étant beaucoup influencée par des facteurs autres que biologiques (par exemple le facteur sol), ces variations restent difficiles à commenter et doivent être prises avec précaution. Sur le sol de Saria les résultats suggèrent une capacité de résistance plus ou moins élevée des communautés microbiennes de ce sol. Cette capacité de résistance peut être expliquée dans le cas des milieux sableux tropicaux par une fréquente exposition de ces sols à des cycles de séchage-humidification due au climat de cette zone (type nord-soudanien), caractérisé par deux saisons contrastées. Et cela est confirmé par les travaux de Fierer et Schimel (2002) qui ont montré que l'effet du stress hydrique était moins prononcé dans les sols exposés à des cycles naturels de dessiccation et de réhumectation. Dans le cas du sol de Kabete, les résultats bruts montrent que sur Kb il n'y a pas de perturbation significative des fonctions par contre pour KbF on observe une diminution de la biomasse mais les autres fonctions restent non perturbées. Cette absence de perturbation semble indiquer une résistance de ces fonctions. Dans des sols tropicaux argileux cette capacité de résistance peut être expliquée par le fait que les argiles ont un pouvoir tampon qui évite aux microorganismes de subir trop fortement l'effet de dessiccation. Ce pouvoir tampon est dû à la capacité d'hydratation élevée chez certaines argiles. Et cela est confirmé par les travaux de Bushby et Marshall, 1977 (cité par Davet, 1996) qui montrent que l'argile peut

améliorer la résistance à la dessiccation en assurant une déshydratation plus régulière du contenu cellulaire ; l'hypothèse de la présence de ce type d'argile serait à vérifier pour Kabete. Les microorganismes peuvent aussi trouver refuge dans les agrégats. Cette résistance peut être aussi expliquée par les capacités intrinsèques des microorganismes. Considérant que l'anoxie est un des facteurs centraux de contrôle de la dénitrification, le fait d'avoir des cycles de dessiccation provoque une baisse importante de la dénitrification voir son arrêt (Venterink *et al.*, 2002). Cependant durant ces conditions extrêmes, les microorganismes dénitrifiants sont capables de préserver physiologiquement leur capacité fonctionnelle et lorsque les conditions d'humidité sont de nouveau favorables (réhumectation) et ils recouvrent rapidement cette fonction (Fromin *et al.*, 2010). Cependant, pour le sol amendé de Kabete, les résultats ont montré une diminution de la biomasse. Ceci est à mettre en parallèle avec les résultats de la littérature qui indiquent que les cycles d'humidification et de séchage sont un stress significatif (Halverson *et al.*, 2000 ; Fierer et Schimel 2003) pouvant conduire à la mort des microorganismes (Tuner *et al.* 2003). Van Gestel *et al.* (1993) ont montré que jusqu'à 58% de la biomasse microbienne totale peut être tuée par le stress hydrique. Par ailleurs, des travaux récents (Shimel *et al.*, 2007) se sont focalisés sur la réponse physiologique des microorganismes suite à l'application d'un stress hydrique. Selon ces travaux, les microorganismes, qui ne sont ni immortels, ni imperméables au stress doivent avoir des mécanismes d'acclimatation physiologiques pour survivre et rester actifs face au stress ou ils mourront. La perte de résistance ou la sensibilité de cette biomasse au stress peut s'expliquer par le fait qu'elle a une activité intense (due à la présence de substrat organique associé à la fraction argileuse). En effet, selon Van Gestel *et al.* (1993) les cellules actives sont plus sensibles au stress que les cellules moins actives.

Nos résultats montrent que les fonctions microbiennes sont en générale résistantes au stress hydrique. Et que le contenu organique des sols n'a pas eu un effet important sur la résistance de ces fonctions (sol non amendé vs. amendé). Cependant, cette résistance semble plutôt être liée aux propriétés intrinsèques des communautés fonctionnelles et/ou aux sols. Ainsi, les microorganismes exposés le plus souvent à des cycles naturels de dessiccation et de réhumectation, ont pu développer une résistance inhérente à ce stress.

4.2.2 Sur la résilience des microorganismes et leurs fonctions

Pour le sol de Saria, l'effet flush observé au premier jour d'incubation, a disparu dès le cinquième jour. Indiquant ainsi une disparition rapide de l'effet. Au cinquième jour d'incubation, nos résultats montrent que le flux de CO₂ libéré n'est plus significativement différent entre le sol stressé et non stressé. Et les RS qui étaient à -0,06 (faible résistance) en début d'incubation pour la minéralisation du carbone de SaF et à 0,38 pour la SIR de Sa donnent respectivement des indices RL (résilience) de 0,69 et 0,97 à 5 jours confirmant ainsi l'effet de recouvrement. Fierer et Schimel (2002) et Fierer *et al.* (2003) ont montré que cet effet ne dure pas dans le temps. Cette capacité de recouvrement rapide peut aussi être expliquée dans le cas des milieux sableux tropicaux par une fréquente exposition de ces sols à des cycles de séchage-humidification. Par contre pour Kabete, nos résultats montrent qu'il n'y a pas de recouvrement de la biomasse durant les 30 jours d'incubation. Cela peut être dû à l'absence de ressources pour une reprise de la multiplication cellulaire. Car selon les travaux Orwin *et al.* (2006) l'absence de ressources peut affecter la résilience des microorganismes. Mais aussi, par une réorientation des ressources pour le maintien de la communauté plutôt que pour sa multiplication comme relaté par Schimel *et al.*(2007). Comme pour la résistance, nos résultats montrent que là aussi, la matière organique n'a clairement pas permis une meilleure résilience des fonctions microbiennes.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les travaux menés dans cette étude ont permis, d'abord de souligner l'impact de l'apport du fumier sur les activités des communautés fonctionnelles de deux sols différents (texture et teneurs en C), ensuite de mettre en exergue l'impact de ces apports sur la stabilité des fonctions de ces communautés.

Il ressort de cette étude que la situation de départ des sols (texture, teneurs en C...) est un déterminant essentiel de la réponse des microorganismes suite à l'ajout de substrats carbonés exogènes. Ainsi, nos résultats montrent que, pour le sol sableux à faible teneur en C (Saria), l'apport de fumier a induit une augmentation significative des activités biologiques, par contre pour le sol argileux à teneur plus élevée en C, l'apport n'a pas induit une différence significative des activités.

Par ailleurs, dans l'étude du stress hydrique, les résultats de nos travaux indiquent qu'il n'y a pas eu un effet significatif de l'apport de la matière organique sur la résistance et la résilience des fonctions microbiennes. La comparaison des activités avant et après stress ont mis en évidence une perturbation de la respiration potentielle (SIR) du sol de Kabete et un effet flush sur le sol de Saria. Cependant, le calcul des RS et de RL nous a permis de voir les limites de déterminer le stress par une simple comparaison des activités avant et après stress. Ces indices nous permettent de voir des perturbations qui n'ont pas été révélées par la comparaison des valeurs brutes des fonctions, mais aussi de mieux suivre la dynamique de recouvrement des fonctions microbiennes dans le temps.

Pour mieux appréhender l'effet du stress sur les fonctions des microorganismes du sol et dégager des outils d'aide aux décideurs, des études supplémentaires devraient être réalisées :

- Pour le sol de Saria, il serait nécessaire d'intensifier le stress afin de voir à quel seuil les microorganismes pourraient perdre leur résistance.
- Il serait judicieux, d'effectuer un dosage du carbone soluble pour mieux appréhender l'impact des cycles dessiccation/humectation sur la fourniture de ressources organiques.
- Pour le sol de Kabete, la poursuite de l'incubation au-delà de 30 jours permettrait de voir s'il y a recouvrement ou pas et quand celui-ci s'effectue.
- L'utilisation des techniques de biologie moléculaires nous auraient permis de voir l'impact de la diversité organisme sur la stabilité des fonctions.

BIBLIOGRAPHIE

- Annabi M, Haithem B et Kawther L, 2009.** *Statut organique et respiration microbienne des sols du nord de la Tunisie. Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement, 13, 3 : 401-408.*
- Baki A A, Teasdale J R, Korcak R F, Chitwood D J, Huettel R N, 1996.** *Fresh-market tomato production in a low-input alternative system using cover-crop mulch. Journal of the American Society of Horticultural Science, 31: 65-69.*
- Baladane M, 1996.** *Turnover of clay associated organic nitrogen in the different aggregate-size classes of a cultivate sity loam. European journal of soil science, 47: 285-291*
- Balesdent J, Chenu C, Balabane M, 2000.** *Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. Soil and Tillage Research, 53: 215–220.*
- Bayer C, Mielniczuk J, Amado TJC, Martin-Neto L, Fernandes SV, 2000.** *Organic matter storage in a sandy clay loam Acrisol affected by tillage and cropping systems in southern Brazil. Soil and Tillage Research, 54:101–109.*
- Beyer L, Waehendorf C, Eisner DC, Knabe R, 1993.** *Suitability of dehydrogenase activity assay as an index of soil biological activity. Biology and Fertility of Soils, 16:52-56*
- Bilgo A, Masse D, Sall S, Serpantie G, Chotte JL , Hien V, 2007.** *Chemical and microbial properties of semiarid tropical soils of short-trm fallows in Burkina Fasso, West Africa. Biology and Fertility of soils, 43: 313-320*
- Bilgo A, Serpantie G, Masse D, Fournier J, Hien V, 2006.** *Carbone, Nitrogen, and fine particules removed by water erosion on crops, fallow and mixed plots in Sudanese Savane (Burkina fasso). In : Roose E. J., Lal R., Feller C., Barthés B., Stewart B. A. (éds), Soil erosion and carbon dynamics. CRC Press, Advances in soil science, 11: 125-142*
- Borken W, Matzner E, 2009.** *Reappraisal of drying and wetting effects on C and Nmineralization and fluxes in soils. Global Change Biology. doi:10.1111/j.1365e2486.2008.01681.x.*
- Bottner P, 1985.** *Response of microbial biomass to alternate moist and dry conditions in a soil incubated with C-14-labeled and N-15-labelled plant material. Soil Biology and Biochemistry, 1: 329–337*
- Bremer G, Braker D, Matthies A, Reuter C, Engels , Conrad R, 2007.** *Impact of plant functional group, plant species, and sampling time on the composition of nirK type denitrifier communities in soil, Applied and Environmental Microbiology, 73: 6876–6884.*
- Bristow KL, Abrecht D G , 1989.** *The physical environment of two semi-arid tropical soils with partial surface mulch cover. Australian Journal Soil Research 27: 577–587.*
- Brye KR, Norman JM, Bundy L G, Gower ST, 2001.** *Nitrogen and carbon leaching in agroecosystems and their role in denitrification potential. Journal of Environmental Quality, 30:58-70.*
- Burns RG, 1982.** *Enzyme activity in soil: location and a possible role in microbial ecology. Soil Biology and Biochemistry, 14: 423-428.*
- Cattin BM, 1991.** *In: Piéri C. (ed.). Savanes d'Afrique, terres fertiles? = [African savannahs, fertile lands ?]. Paris : Ministère de la coopération, p.75-84. Rencontres internationales savanes d'Afrique, terres fertiles ?, 1990-12-10/1990-12-14, (Montpellier, France).*
- Chaussod R, 1996.** *La qualité biologique des sols : évaluation et implications. Etude et. Gestion des Sols, 3 : 261-277.*
- Chaussod R, Zuvia M, Breuil MC, Hétier JM, 1992.** *Biomasse microbienne et statut organique des sols tropicaux : exemple d'un sol vénézuélien des Llanos sous différents systèmes de culture. Cahier de l'Orstom, série Pédologie, 27, 1 : 59-67*
- Davet P, 1996.** *Vie microbienne du sol et production végétale. INRA Paris, 1996, 383 p.*
- Deiglmayr L, Philippot U , Hartwig A, Kandeler E, 2004.** *Structure and activity of the nitrate-reducing community in the rhizosphere of Lolium perenne and Trifolium repens under long-term elevated atmospheric pCO₂. FEMS Microbiology Ecology, 49: 445–454.*
- De Nobili M, Contin M, Brookes P C, 2006.** *Microbial biomass dynamics in recently air-dried and rewetted soils compared to others stored air-dry for up to 103 years. Soil Biology and Biochemistry 38: 2871-2881*
- Duchaufour PH, 1991.** *Sol, végétation, environnement. Abrégé de pédologie, Paris, Masson, 3^{ème} édition : 35-101.*
- FAO-UNESCO, 1994.** *Soil map of the world. Revisid legend. Tech. Paper No.20. FAO/Rome and ISRC/Wageningen, the Nertherlands*
- Fardoux J, Fernandes P, Niane-Badiane A, Chotte JL, 2000.** *Effet du séchage d'échantillons d'un sol ferrugineux tropical sur la détermination de la biomasse microbienne : comparaison de deux méthodes biocidales de référence. Etude et gestion des sols, 7, 4: 385-394.*

- Fierer N, Schimel J P, 2002.** *Effects of drying rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. Soil Biology and Biochemistry* 34: 777-787.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 2007.** *The State of Food and Agriculture* <http://www.fao.org/> (Avril 2010)
- Fromin N, Pinay G, Montuelle B, Landais D, Ourcival JM, Joffre R, Lensi R, 2010.** *Impact of seasonal sediment desiccation and rewetting on microbial processes involved in greenhouse gas emissions. Ecohydrology*, 3: 339-348
- GIEC 2007:** *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation, and Vulnerability . Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Parry, Martin L., Canziani, Osvaldo F., Palutikof, Jean P., van der Linden, Paul J., and Hanson, Clair E. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 1000 .*
- GIEC, 2001 :** *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, J.J. McCarthy, O.F. Canziani, N.A. Leary, D.J. Dokken and K.S. White, Eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1032.*
- Gorissen A, Tietema A, Joosten NN, Estiarte M, Peñuelas J, Sowerby A, Emmett BA, Beier C, 2004.** *Climate change affects Carbon allocation to the soil in shrublands. Ecosystems*, 7: 650-661.
- Griffiths RI, Whiteley AS, O'Donnell AG, Bailey MJ, 2003.** *Physiological and community responses of established grassland bacterial populations to water stress. Applied and Environmental Microbiology* 69, 12: 6961–6968.
- Grimm V, Wissel C, 1997.** *Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. Oecologia (Berlin,)* 109 323–334.
- Halverson L J, Jones TM, Firestone M K, 2000.** *Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. Soil Science Society of America Journal*, 64: 1630-1637.
- Herrick J E, Wander MM, 1998.** *Relationships between soil organic carbon and soil quality in cropped and rangeland soils: the importance of distribution, composition, and soil biological activity. In : Lal R, Kimble J M, Follet RF, Stewart B A, Eds. Soil Processes and the Carbon Cycle : Boca Raton, CRC Press Inc. pp. 405-425.*
- Hooper D U, Chapin III FS, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J , Wardle D A, 2005 .** *Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs*, 75: 3–35.
- Jenkinson DS, Powlson DS, 1976.** *The effect of biocidal treatments on metabolism in soil: VA method for measuring soil biomass. Soil Biology and Biochemistry*, 8: 209–213.
- Kieft TL, Soroker E, Firestone MK, 1987.** *Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. Soil Biology and Biochemistry*, 19: 119–126.
- Küsel K, Drake HL, 1999.** *Microbial turnover of low molecular weight organic acids during leaf litter decomposition. Soil Biology and Biochemistry*, 31: 107–118.
- Lafolie F, 2009.** *Le sol et la ressource en eau. INRA mensuel 2009 : le sol*, pp 22-33
- Lal R, 2004.** *Soil carbon sequestration to mitigate climate change. Geoderma*, 133: 1-22.
- Lensi R, Clays-Josserand A, Jocteur Monrozier L, 1995.** *Denitrifiers and denitrifying in size fractions of a mollisol under permanent pasture or continuous cultivation. Soil Biology and Biochemistry*, 27: 61-69.
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer M J, Marchetti M, 2010.** *Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management*, 259: 698-709.
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer M J, Marchetti M, 2010.** *Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management*, 259: 698-709.
- Luers A, Lobell D, Sklar L S, Addams C L, Matson P M, 2003.** *A method for quantifying vulnerability, applied to the Yaqui Valley, Mexico, Global Environmental Change*, 13: 255–267.
- Lundquist EJ, Scow K M, Jackson LE, Uesugi SL, Johnson CR, 1999b.** *Rapid response of soil microbial communities from conventional, low input, and organic farming systems to a wet/dry cycle. Soil Biology and Biochemistry*, 31 : 1661–1675
- Maldague M, 2006.** *Traité de gestion de l'environnement tropical. Tome I: Développement intégré des régions tropicales. Approche systémiques - Notions - Concepts - Méthodes. École régionale postuniversitaire d'aménagement et de gestion intégrés des forêts et territoires tropicaux (ÉRAIFT), Université de Kinshasa, République démocratique du Congo, 2004. 350 pages Édition revue et mise à jour par l'auteur pour Les Classiques des sciences sociales, le 20 juillet 2006.*
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA), 2005** <http://www.millenniumassessment.org/fr/Index.aspx> (septembre 2010).
- Miller AE, Schimel JP, Meixner T, Sickman JO, Melack JM, 2005.** *Episodic rewetting enhances carbon and nitrogen release from chaparral soils. Soil Biology & Biochemistry*, 37: 2195–2204.

- Morel R, 1989.** *Les sols cultivés. Lavoisier, France, 373 p.*
- Nannipieri P, Grego S, Ceccanti B, 1990.** *Ecological significance of the biological activity in soil. In: Bollag J-M, Stotzky G (eds) Soil biochemistry, vol 6. Marcel Dekker, New York, pp 293-355*
- Nielsen MN, Winding A, 2002.** *Microorganisms as indicators of soil health. NERI Technical Report 388. National Environmental Research Institute, Denmark, 83 p.*
- Noah Fierer, Josha Schimel, 2002.** *Effects of drying-rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. Soil Biology and Biochemistry, 3: 777-787*
- Orwin KH, Wardle DA, Greenfield LG, 2006.** *Ecological consequences of carbon substrate identity and diversity in a laboratory study, Ecology, 8: 580-593.*
- Orwin K, Wardle D, 2004.** *New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances. Soil Biology and Biochemistry, 36 : 1907-1912.*
- Pimm S, 1984.** *The complexity and the stability of ecosystems. Nature, 30 : 321-326.*
- Quilchano C, Maranon T, 2002.** *Dehydrogenase activity in Mediterranean forest soils. Biology and Fertility of Soils, 35: 102-107*
- Richard G, Roger-Estrade, 2009.** *La structure des couches de sol travaillées. INRA mensuel 2009 : le sol, pp 18-21*
- Salinger MJ, Sivakumar MVK, Motha R, 2005b.** *Reducing vulnerability of agriculture and forestry to climate variability and change: workshop summary and recommendations. Climatic Change, 70: 341-362.*
- Sall SN, Masse D, Ndour NYB, Chotte JL, 2006.** *Does cropping modify the decomposition function and the diversity of the soil microbial community of tropical fallow soil? Applied Soil Ecology, 31: 211-219.*
- Schimel J, Balser TC, Wallenstein M, 2007.** *Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. Ecology, 88: 1386-1394.*
- Schloter M, Dilly O, Munch JC, 2003.** *Indicators for evaluating soil quality. Agriculture Ecosystems Environment, 98 : 255-262*
- Scopel E, Muller B, Arreolla-Tostado JM, Chavez-Guerra E, Mareaux F, 1998.** *Quantifying and modelling the effects of a light crop residue mulch on the water balance : an application to rain fed maize in western Mexico. Proceedings of the 16 th Congress of Soil Science, 20-26 Aug 1998, Agropolis, Montpellier, France.*
- Skujins J, 1976.** *Enzymes in soil. In: Mc Laren A.D., Peterson, G.H. (Eds.). Soil Biochemistry, Marcel Dekker, Inc. New York, USA. pp 371-414*
- Stark C, Condron LM, Stewart A, Di HJ, O'Callaghan M, 2007.** *Influence of organic and mineral amendments on microbial soil properties and processes. Applied Soil Ecology, 35:79-93.*
- Steiner J, 1989.** *Tillage and residue effects on evaporation from soils. Soil Science Society of America Journal, 53:911-916.*
- Stevenson FJ, 1994.** *Humus chemistry. Genesis, Composition, Reactions. New York, USA: John Wiley & Sons Inc.*
- Swift MJ, Heal W, Anderson JM, 1979.** *Decomposition in terrestrial ecosystems». Studies in ecology, volume 5, University of California Press, Berkeley, 372 p.*
- Swift MJ, Izac AMN, van Noordwijk M, 2004.** *Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes - are we asking the right questions? Agriculture, Ecosystems & Environment, 104: 113-134.*
- Szott LT, Palm CA, Davey CB, 1994.** *Biomass and litter accumulation under managed and natural tropical fallows. Forest Ecology and Management, 67: 177-190.*
- Thalman A, 1968.** *Zur Methodik der Bestimmung der Dehydrogenaseaktivität im boden mittels Triphenyltetraliumchlorid (TTC). Landwirtsch forsch, 21: 249-258*
- Theng G, 1987.** *Clay-humic interactions and soil aggregate stability. In : P. Rengasamy (ed), Soil structure and aggregate stability. Seminar Proceedings. Institute of Irrigation and Salinity Research, Tatura, Australia. pp. 32-37.*
- Traore K, Hien F, Hien V, 2003.** *Durabilité du système zaï dans la zone nord du Burkina Fasso : Etude des flux de matières organiques dans la production agricole. Symposium «Sustainable dry and agriculture systems ». Niamey du 2 au 5 décembre 2003*
- Trinsoutrot I, Recous S, Bentz B, Linéres M, Chéneby D, Nicolardot B, 2000.** *Biochemical quality of crop residues and carbon and nitrogen mineralization kinetics under nonlimiting nitrogen conditions. Soil Science Society of America Journal, 64: 918-926.*
- Turner B, Driessen J, Haygarth P, McKelvie I, 2003a.** *Potential contribution of lysed bacterial cells to phosphorous solubilisation in two rewetted Australian pasture soils. Soil Biology and Biochemistry, 35: 187-189.*
- Turner BL, Kasperson RE, Matson PA, McCarthy JJ, Corell RW, Christensen L, Eckley N, Kasperson J X, Luers A, Martello M L, Polsky C, Pulsipher A, Schiller A, 2003b.** *A framework for vulnerability analysis in sustainability science. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 100, 14, 8: 8074-8079.*

- Turner BL, Matson PA, McCarthy JJ, Corell RW, Christensen L, Eckley N, Hovelsrud-Broda G, Kasperson JX, Kasperson RE, Luers A, Martello ML, Mathiesen S, Naylor R, Polsky C, Pulsipher A, Schiller A, Selin H, Tyler N, 2003.** *Illustrating the coupled human–environment system for vulnerability analysis: three case studies. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100 (14) (8 July), 8080–8085.
- Van Gestel M, Merckx R, Vlassak K, 1993.** *Soil drying and rewetting and the turnover of ¹⁴C-labelled plant residues. First order decay rates of biomass and non-biomass ¹⁴C. Soil Biology and Biochemistry*, 2: 125–134.
- Venterink HO, Davidsson TE, Kiehl K, Leonardson L, 2002.** *Impact of drying and re-wetting on N, P and K dynamics in a wetland soil. Plant & Soil*, 243: 119–130.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH, 2004.** *Ecological linkages between aboveground and belowground biota. Science*, 304: 1634–1637.
- Wardle D, 1998.** *Controls of temporal variability of the soil microbial biomass: A global-scale synthesis. Soil Biology and Biochemistry* 30, 1627-1637.
- Weil R R, Magdoff F, 2004.** *Significance of soil organicmatter to soil quality and health. In: Soil organic matter in sustainable agriculture. CRC Press. Boca Raton, FL, USA.*
- Williams L R R, Kapustka L A, 2000.** *Ecosystem vulnerability: a complex interface with technical components, Environmental Toxicology and Chemistry*, 19: 1055–1058.
- Williams M A, Rice CW, 2007.** *Seven years of enhanced water availability influences the physiological, structural, and functional attributes of a soil microbial community. Applied Soil Ecology*, 35: 535–545.
- Xiang S R, Doyle A, Holden P A, Schimel J P, 2008.** *Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial activity in surface and subsurface California grassland soils. Soil Biology and Biochemistry*, 40 : 2281-2289.
- Zeraouli M, Ramdane R, 2001.** *Impact des amendements d'argile sur la minéralisation de la matière organique dans un sol sableux de la zone côtière marocaine. Revue H.T.E*, 118: 57-62
- Zumf WG, 1997.** *Cell biology and molecular basis of denitrification. Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 61: 533-616.