

Fertilité des sols : la qualité par la vie

Par Luc ABBADIE

Professeur à Sorbonne Université

Le concept de « fertilité » correspond à une vision utilitariste du sol qui s'attache à un certain nombre de caractéristiques physiques, chimiques, biologiques et spatiales qui seraient explicatives de la production agricole et, par extension, de la bonne santé des écosystèmes. Il y aurait un contenant, le bon sol, et un contenu, les plantes. Mais les organismes vivants ne font pas que s'accommoder des propriétés de leur environnement. En adoptant un point de vue évolutif, nous montrons que les plantes prennent le contrôle du sol en adoptant certaines caractéristiques physiologiques et morphologiques ou d'interaction avec les micro-organismes qui les affranchissent d'un certain nombre de contraintes. Il n'y a pas un sol et des plantes, mais un système sol-plante. Ces connaissances incitent à revoir profondément certaines pratiques culturales et sylvicoles.

Du point de vue de l'écologie fonctionnelle, la fertilité peut se définir comme la capacité du sol à entretenir la vie, c'est-à-dire à fournir aux organismes l'énergie et les matériaux nécessaires à leur croissance, à leur entretien et à leur multiplication. Les organismes non photosynthétiques tirent leur énergie de l'oxydation de molécules organiques préexistantes : dans le sol, l'ensemble de ces dernières constitue ce que l'on appelle la matière organique du sol, l'humus, qui est, à la base, issu de l'activité photosynthétique des végétaux. Pour leur synthèse, ces organismes utilisent donc les molécules organiques qui sont présentes dans les débris végétaux reconnaissables en tant que tels ou qui sont fixés sur les argiles. Ils utilisent également un certain nombre d'éléments minéraux qui circulent dans l'eau du sol ou qui sont eux aussi adsorbés sur les argiles, au premier rang desquels l'azote minéral, le phosphore et le potassium.

Le sol est un milieu extrêmement riche en organismes vivants. Un gramme de sol contient au minimum plusieurs centaines de millions d'individus bactériens et d'archées, appartenant eux-mêmes à plusieurs milliers de groupes différents. Ce même gramme de sol peut contenir plusieurs centaines de mètres d'hyphes mycéliens. À côté de ces micro-organismes, on trouve également un grand nombre de protozoaires, d'amibes, de vers de terre, de larves de toutes sortes, d'invertébrés et, bien sûr, une énorme quantité de racines fines qui sont spécialisées dans l'absorption de l'eau et des nutriments qui y sont dissous. Tous sont entourés de particules minérales, de grains de sable ou de calcaire, de limon, d'argile, d'eau, de gaz et de matière organique, qui est, elle aussi, très abondante, puisqu'elle représente toujours entre 1 et 3 % du poids total du sol, voire parfois beaucoup plus. Cette matière organique est majoritairement très ancienne, puisque les datations donnent couramment des âges moyens qui sont toujours supérieurs à la centaine d'années et dépassent fréquemment le millier d'années.

Cette co-occurrence et cette coexistence d'organismes vivants et de matière organique peuvent apparaître paradoxales. En effet, la matière organique constitue le substrat nécessaire à la croissance des organismes : l'on pourrait donc s'attendre à ce qu'elle soit consommée rapidement ; or, elle subsiste pendant des centaines, voire des milliers d'années... Il est donc clair que l'essentiel de cette matière organique n'est pas utilisée par les micro-organismes du sol, ou qu'elle ne l'est que très lentement. Pourquoi en est-il ainsi ?

Pour le comprendre, il faut regarder ce qui se passe dans le cas d'une bactérie. Une bactérie est généralement immobile, ce qui signifie qu'elle n'a donc pas un accès direct aux composés organiques convoités. C'est pour cette raison qu'elle relâche dans l'eau du sol une partie des enzymes nécessaires à son métabolisme. Ceux-ci rencontrent ou ne rencontrent pas les molécules qu'ils sont censés dépolymériser : quand rencontre il y a, leur activité se traduit par la libération dans l'eau du sol de molécules solubles de plus petite taille. Ces monomères sont ensuite absorbés ou non par la bactérie qui les utilise dans son métabolisme pour produire l'énergie et assurer les biosynthèses qui lui sont nécessaires. En d'autres termes, il n'est pas certain que le bilan coût-bénéfice du métabolisme bactérien soit positif, d'où un premier facteur explicatif de la lenteur de la dégradation de la matière organique du sol.

Le second facteur est de nature physique. Lorsqu'une molécule organique, qui est une structure à trois dimensions, s'attache à un minéral argileux qui, lui, est une structure plane, elle se déforme plus ou moins, rendant ainsi inopérants les sites susceptibles d'accueillir des enzymes. La dépolymérisation est dès lors impossible, la molécule peut persister sur le très long terme. C'est pour cette raison que les sols argileux sont beaucoup plus riches en matière organique que les sols sableux, ce qui revient à

dire que les sols argileux présentent une capacité physique bien plus élevée d'accumulation de la matière organique, c'est-à-dire de l'énergie et d'éléments biogènes.

Le troisième facteur explicatif est purement chimique. Les débris végétaux morts sont, comme les organes vivants, constitués d'un grand nombre de molécules, allant des plus simples, comme les sucres, aux plus complexes, comme les polyphénols. Les premiers sont facilement métabolisés par les micro-organismes du sol et constituent donc des substrats à fort potentiel énergétique. Les derniers sont, au contraire, difficiles à dégrader, car leur métabolisation nécessite une grande quantité et une grande diversité d'enzymes, ils constituent donc des substrats faiblement énergétiques. Au cours du processus de décomposition d'une particule de matière végétale morte, les molécules les plus simples disparaissent rapidement, étant, pour l'essentiel, transformées en dioxyde de carbone, alors que les plus complexes ne sont métabolisées que très lentement. De ce fait, toute particule de matière organique tend à s'enrichir relativement en composés complexes : au fur et à mesure que la décomposition avance, la matière organique restante devient de moins en moins biodégradable et sa vitesse de disparition se réduit de plus en plus. Il en résulte que la matière organique du sol est ainsi constituée majoritairement de molécules complexes, au rendement énergétique de métabolisation allant de faible à très faible, ce qui explique leur persistance sur le long terme. Ce qui revient à dire que le sol contient une grande quantité de chaînes carbonées qui sont source potentielle d'énergie, mais qu'elles sont très majoritairement inaccessibles aux micro-organismes.

Cette matière organique contient évidemment des éléments autres que le carbone : il s'agit de l'azote, du phosphore et de nombreux autres éléments biogènes. Si la minéralisation du carbone organique dans le sol en CO_2 est irréversible, ce n'est pas le cas de la transformation de l'azote organique en azote minéral, sous forme d'ammonium (NH_4^+). En effet, l'ammonium produit par des communautés microbiennes peut être assimilé par d'autres communautés qui le retransforment en azote organique. Une partie de cet azote organique peut alors rejoindre le stock de la matière morte du sol *via* les sécrétions et les déchets produits par les micro-organismes et par la décomposition de ces derniers. Au cours de la dégradation d'une particule de matière organique, le carbone est donc perdu plus rapidement que l'azote et les autres éléments, la concentration relative en azote de cette particule augmente donc avec le temps.

Ainsi, une matière organique jeune est riche en énergie, mais pauvre en azote et en autres nutriments ; à l'inverse, si une matière organique ancienne est peu énergétique, elle est en revanche riche en azote et en nutriments. Or, un organisme vivant a besoin à la fois d'énergie, d'azote, de phosphore, etc. Alors comment débloquent la situation ? La meilleure solution est d'être présent partout à la fois. C'est ce que font les champignons : grâce à leur structure filamenteuse, ils peuvent être présents en même temps sur les matières organiques jeunes et sur les matières organiques anciennes. Ils ont ainsi accès à l'énergie et aux nutriments, ils ne sont limités ni dans leur activité ni dans

leur multiplication, et c'est sans doute pour cette raison qu'ils sont responsables de 70 à 80 % de la dégradation de la matière organique des sols. De leur côté, les bactéries, qui sont peu mobiles, n'ont donc accès qu'à un seul type de matière organique, leur salut réside dans l'eau du sol. En effet, l'eau joue le rôle de transporteur : une bactérie présente sur un substrat organique riche en azote rejette sous forme d'ammonium l'excédent d'azote dans le milieu extérieur, c'est-à-dire dans l'eau du sol. Cet azote devient dès lors accessible à une bactérie n'ayant accès qu'à un substrat pauvre en azote. Les bactéries sont donc en situation à la fois de compétition pour l'accès aux monomères solubilisés et de synergie pour la dépolymérisation des molécules sources.

La question de l'azote et des autres nutriments est donc réglée. Pourtant, à la base, l'azote et les autres nutriments s'insèrent dans un réseau carboné extrêmement difficile à dégrader. La matière organique du sol est en quelque sorte un coffre-fort à azote, à phosphore et autres éléments, et, comme tout coffre-fort, elle est difficile à ouvrir. Si le problème est celui du faible rendement énergétique associé à la dégradation de la matière organique, alors la solution est dans l'apport d'énergie supplémentaire. Le déblocage du processus de dégradation par un apport d'énergie a été nommé *priming effect*, c'est-à-dire un effet de stimulation de la dégradation de la matière organique ancienne du sol par un apport de molécules à haut rendement énergétique, comme le sucre et, plus généralement, les glucides simples.

Le *priming effect* est massivement mis en œuvre par les plantes, qui consacraient en moyenne 20 à 30 % des produits de leur photosynthèse nette à l'exsudation racinaire de polysaccharides de faible poids moléculaire. Il en résulte une minéralisation accélérée de la matière organique qui se traduit par une libération d'azote minéral : les plantes améliorent donc leur environnement nutritionnel immédiat, synchronisant notamment la production des éléments minéraux avec leurs besoins. Il est à noter que les polysaccharides produits par certains animaux du sol, notamment les vers de terre, engendrent aussi un *priming effect* : on peut, par exemple, suivre à la trace la progression d'un ver à travers la ligne d'activité respiratoire des micro-organismes qu'elle provoque et l'augmentation de la concentration relative du sol en azote minéral. On peut même parfois observer que les racines de certaines plantes dotées de la capacité de proliférer rapidement lorsqu'elles rencontrent un micro-site enrichi en nutriments, empruntent quelques heures plus tard les galeries creusées par des vers...

L'azote et le phosphore sont deux éléments très différents l'un de l'autre en raison de leur origine. L'azote, qui est issu à la base de l'atmosphère, entre dans l'écosystème *via* la fixation biologique : l'azote de l'air N_2 est converti en NH_3 (ammoniac) par des bactéries libres, mais bien plus souvent par des bactéries symbiotiques des racines des plantes, notamment celles des légumineuses. Cette fixation est un processus coûteux en énergie : les plantes y consacrent en effet une part significative des molécules organiques qu'elles produisent au cours du processus de photosynthèse. L'entrée de l'azote dans l'écosystème est

donc avant tout la résultante d'un processus biologique. Il n'en est pas de même pour le phosphore : celui-ci provient en effet de l'altération physico-chimique des minéraux des roches, un processus sur lequel le vivant n'a qu'une influence faible. Cette altération est principalement localisée à l'interface se situant entre le sol et la roche sous-jacente : les minéraux solubles qui y sont libérés sont hors de portée des plantes herbacées aux racines trop courtes. Dans la nature, les arbres jouent le rôle d'ascenseurs à phosphore, mais aussi à potassium, etc. Les racines profondes assurent l'alimentation des arbres en phosphore et autres éléments, dont une partie se retrouve dans les feuilles qui, après leur chute et leur décomposition, libèrent ces précieux nutriments qui deviennent ainsi accessibles aux plantes qui ne disposent que de racines superficielles. Ce phénomène est d'ailleurs favorisé par l'agroforesterie, ce qui en fait l'un des intérêts majeurs de ce mode d'exploitation : c'est pour cela que l'on conseille aujourd'hui aux agriculteurs de replanter des arbres dans leurs parcelles...

L'azote existe sous deux formes dans le sol : la plus commune est l'ammonium, qui peut être transformé, par oxydation, en nitrate (NO_3^-), sous l'action de bactéries spécialisées qui en tirent de l'énergie. Les sols présentent en général une charge électrique négative : l'ammonium, chargé positivement, est donc bien conservé dans le sol, alors que le nitrate, chargé négativement, a tendance à en être repoussé. Pour les plantes, cela signifie que l'ammonium est une forme conservative de l'azote, alors que le nitrate est une forme labile. Dans ces conditions, toute plante qui, par un mécanisme ou un autre, arriverait à déplacer l'équilibre ammonium-nitrate vers le pôle ammonium obtiendrait un avantage en améliorant la conservation de cette ressource rare qu'est l'azote et améliorerait, par voie de conséquence, sa nutrition minérale. Cette hypothèse a été validée dans les savanes humides pré-forestières qui couvrent des millions de kilomètres carrés en Afrique, là où l'azote du sol n'est présent que sous forme d'ammonium : dans ces régions, les racines des graminées les plus courantes sécrètent des inhibiteurs des micro-organismes nitrifiants, ces graminées qui supportent le coût de la synthèse de ces inhibiteurs poussent plus rapidement et présentent un niveau de biomasse plus élevé en raison de l'amélioration de la disponibilité de l'azote. Lorsque ces espèces sont expérimentalement mélangées avec des plantes incapables de bloquer la nitrification, elles éliminent ces dernières en quelques années seulement...

Comme beaucoup d'autres plantes poussant sur des sols pauvres en matière organique, ces graminées améliorent encore la conservation des éléments minéraux dans leur sphère d'influence grâce à une autre propriété : la concentration de leurs racines dans un espace réduit. Cette caractéristique peut surprendre, car, dans des sols pauvres en nutriments, on pourrait s'attendre à ce que les racines explorent le sol au maximum ; en fait, c'est tout le contraire, elles se concentrent sur 10 à 20 % du sol disponible. Ces graminées sont des plantes pérennes, elles subsistent donc pendant une centaine d'années. De ce fait, les racines mortes, dont la décomposition libèrent des éléments minéraux, sont proches des racines

vivantes qui prélèvent l'eau et les sels minéraux : le temps de résidence des éléments minéraux dans le sol est donc très court et le taux de récupération, c'est-à-dire de recyclage, est très élevé. Il est d'ailleurs probable que les racines fines superficielles des arbres viennent, en quelque sorte, parasiter ce système en venant y prélever des éléments minéraux. Serait-ce un échange de bons procédés au regard du cycle du phosphore ? C'est ce qui semble être. Du fait de la mortalité de leurs racines fines et donc de leur décomposition, il est en effet très probable que les arbres procurent aux graminées les éléments qu'ils sont allés prélever en profondeur grâce à leur système racinaire, en particulier le phosphore, faisant ainsi passer la relation herbe-arbre à une forme de coopération. Des phénomènes analogues se produisent en ce qui concerne l'eau : lorsqu'une partie du profil du sol se dessèche, les racines profondes des arbres remontent de l'eau jusqu'à la surface, permettant aux plantes superficielles de s'alimenter en eau et, évidemment, en éléments minéraux.

La coopération dans le monde végétal est sans doute beaucoup plus développée qu'on ne le croit, notamment en ce qui concerne la nutrition minérale. Les micro-organismes sont souvent de la partie : ils peuvent utiliser le carbone exsudé par les racines pour compléter leur apport en énergie, et ce quelle que soit leur nature, bactérienne ou fongique. Ces derniers, en étroite association avec les racines, sous la forme de mycorhizes, décuplent la capacité exploratoire de la plante. Dans les faits, l'alimentation en eau et en éléments nutritifs des plantes est moins assurée par leurs racines que par ces champignons symbiotiques qui parfois connectent entre eux des individus d'espèces différentes. Il a ainsi été démontré expérimentalement que lorsque l'un d'entre eux est placé à l'ombre et connaît donc une photosynthèse amoindrie, un autre, qui lui est placé en pleine lumière, lui transfère du carbone *via* les mycorhizes. Et il y a fort à parier que, dans l'autre sens, c'est de l'azote qui est transféré : les deux individus peuvent ainsi maintenir au mieux leur rapport carbone-azote, en tirant tous les deux de cette coopération un gain en matière de performance et de compétitivité. En d'autres termes, deux individus appartenant à deux espèces différentes peuvent être, dans le même temps, en compétition, par exemple, pour la lumière, et en coopération, par exemple, pour l'accès au carbone et aux éléments minéraux.

En conclusion, considérer un sol comme une simple réserve de carbone et d'éléments nutritifs, plus ou moins bien dotée originellement, dans laquelle des plantes en compétition les unes avec les autres viendraient puiser et qu'il conviendrait d'enrichir chimiquement pour en pérenniser la fertilité, est une vision largement fautive. Le sol est un monde hétérogène qui n'existe que par l'activité des micro- et macro-organismes qui le transforment sans cesse, dans des rapports étroits et indissociables de coopération et de compétition. Ces faits, observés sous toutes les latitudes, incitent à revoir totalement les pratiques agricoles et sylvicoles conventionnelles, notamment pour assurer la pérennité des productions et reconstituer le stock de carbone dans les sols, et ce dans un contexte où l'adaptation au changement climatique devient de plus en plus urgente.