

Biogéosciences

BG-A-2

Le cycle de l'azote

BG-A-2 Le cycle de l'azote	
Savoirs visés	Capacités exigibles
<p>L'azote existe sous des formes organiques et minérales. Il se trouve sous différentes formes minérales en solution (dont l'ammonium NH_4^+, le nitrate NO_3^-) et dans l'atmosphère (dont l'oxyde nitreux N_2O, le diazote N_2).</p> <p>Les flux biotiques ont une place prépondérante dans le cycle de l'azote. De nombreuses étapes du cycle de l'azote sont purement microbiennes.</p> <p>L'oxyde nitreux (N_2O) est un gaz à effet de serre qui est produit par les processus microbiens de nitrification et de dénitrification.</p> <p>La matière organique comporte du carbone et de l'azote, sa minéralisation implique un couplage entre le cycle du carbone et le cycle de l'azote.</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Identifier les flux entre les différentes formes azotées (parmi lesquels l'ammonification, la nitrification, la dénitrification, la fixation du N_2 atmosphérique et l'assimilation de l'azote). - Représenter schématiquement le cycle biogéochimique de l'azote. - Réaliser une préparation microscopique de nodosités et expliquer leur rôle dans le cycle de l'azote. - Expliquer le couplage entre le cycle du carbone et celui de l'azote dans le cas de la minéralisation de la matière organique dans les sols, par l'étude du rapport C/N de la matière organique, du type d'humus (mull et moder) et des caractéristiques abiotiques et biotiques du sol.
<p>Précisions et limites : <i>Seuls les flux précisés dans la colonne capacités exigibles doivent être connus.</i></p>	
<p>Liens : Chimolithotrophe des bactéries nitrifiantes (SV-E-1) Fixation d'azote par les Fabacées (SV-B-2) Minéralisation et humification dans les sols (BG-B-1) Réchauffement climatique (BG-C-3)</p>	
BG-A-3 Impacts des activités humaines sur les cycles biogéochimiques	
<p>Les activités humaines modifient le fonctionnement des cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote. Les émissions anthropiques de CO_2 conduisent à une perturbation du cycle du carbone.</p> <p>Les activités humaines conduisent à une accumulation de composés azotés réactifs dans l'environnement.</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Identifier l'origine et le devenir du CO_2 émis par les activités humaines. - Identifier le devenir des engrais azotés, agents de fertilisation et d'eutrophisation des écosystèmes.
<p>Précisions et limites : <i>L'eutrophisation des écosystèmes aquatiques permet de présenter les couplages entre écosystèmes terrestres et aquatiques, elle est illustrée à partir de l'exemple des marées vertes sans entrer dans le détail des processus impliqués.</i></p>	
<p>Liens : Azote, facteur limitant de la nutrition minérale des Angiospermes (SV-B-2) Impact des activités anthropiques sur les sols (BG-B-2) Réchauffement climatique et gaz à effet de serre (BG-C-3)</p>	

La vie sur terre influence profondément la composition de l'atmosphère en produisant du dioxyde de carbone CO_2 et du méthane CH_4 à travers les processus de la respiration et la fermentation reliés au recyclage du carbone.

La vie a aussi influencé la composition de l'atmosphère à travers le recyclage d'un autre élément, l'azote (N).

Premier en importance dans l'atmosphère terrestre (78%).

Diazote = forme moléculaire normale diatomique N_2 , relativement inerte.

Nécessité d'azote pour fabriquer protéines et acides nucléiques mais la plupart des organismes ne peuvent utiliser la molécule N_2 → Besoin de l'azote fixé comme l'ammoniac NH_3 ou les ions nitrates NO_3^- .

Comme pour l'élément carbone, un cycle de l'azote (N) peut être modélisé, mettant en jeu des échanges entre des réservoirs d'azote minéral et un réservoir d'azote organique constitué par des molécules azotées de la biosphère et la nécrosphère.

Dans quels réservoirs, sous quelles formes et en quelles quantités l'azote est-il présent dans le système Terre ?

Quels sont les flux d'azote entre les différents réservoirs ?

Quelle place tient la biosphère dans ces flux ?

Beaucoup de biomolécules (fondamentalement carbonées) contiennent de l'azote : acides aminés, nucléotides (éléments structuraux fondamentaux des protéines et acides nucléiques), excréments azotés des animaux (urée, acide urique ...). La présence de ces atomes dans la biosphère et la nécrosphère suggère l'existence de liens entre les cycles du carbone et de l'azote.

Comment les cycles du carbone et de l'azote sont-ils connectés ?

Le cycle de l'azote repose essentiellement sur des mécanismes d'oxydoréduction : la réduction de l'azote minéral (diazote N_2 , nitrates NO_3^- et nitrites NO_2^-) est indispensable à la **synthèse des acides aminés** et donc à la **synthèse des protéines** tout comme l'oxydation en retour qui permet la régénération de certains réservoirs (nitrites et nitrates).

Les micro-organismes chimio-synthétiques en sont un maillon essentiel.

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

I.1- L'azote minéral

I.2- L'azote organique

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

II.2- L'hétérotrophie à l'azote

II.3- La minéralisation de l'azote : ammonification (ou ammonisation) et nitrification

II.4- La dénitrification et les bactéries dénitrifiantes

II.5- Le lessivage des nitrates des sols et les apports atmosphériques

II.6- La quantification des flux

III- LES FLUX BIOTIQUES ONT UNE PLACE PREPONDERANTE DANS LE CYCLE DE L'AZOTE

IV- LES COUPLAGES AVEC LE CYCLE DU CARBONE REDUIT

III.1 Les acteurs du couplage

III.2- Le rapport C/N de la matière organique et l'efficacité du couplage

V L'ACTION DE L'HOMME SUR LE CYCLE DE L'AZOTE

IV.1- Des actions positives

IV. 2 Des effets négatifs

IV.3 Les perspectives

Cycle N1 : La diversité des formes de l'azote terrestre (d'après Tout-En-Un, Dunod, 2022).

Forme moléculaire		État et masse d'azote dans les réservoirs (Mégatonnes de N)	Nombre d'oxydation de l'azote
Molécules inorganiques	NO₃⁻ Ion nitrate	Dissous (hydrosphère, sols, êtres vivants-symplasma et apoplasme des végétaux)	+ 5
	NO₂⁻ Ion nitrite		+ 3
	NO Monoxyde d'azote	Gazeux (atmosphère) Dissous (liquides biologiques- rôle vasodilatateur chez les mammifères)	+ 2
	N₂O Protoxyde d'azote ou acide nitreux	Gazeux (atmosphère, sols) Dissous	+ 1
	N₂ Diazote		0
	NH₃/NH₄⁺ Ammoniac/ammonium	Dissous (hydrosphère, solution aqueuse du sol, symplasma et apoplasme des végétaux, excréta des animaux ammonotéliques)	- 3
Molécules organiques	Biomolécules des êtres vivants (Acides aminés et dérivés, nucléotides et dérivés, certains glucides et lipides...)	Les petites molécules polaires sont dissoutes dans les liquides biologiques. Les polymères sont dans un état particulaire ou constituent des solutions colloïdales intégrées aux tissus biologiques.	N.0 variable ex : fonction amine : - 3

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

I.1- L'azote minéral

I.2- L'azote organique

Cycle N2 : Les réservoirs d'azote terrestre (d'après Tout-En-Un, Dunod, 2022).

Réservoir	Formes de l'azote	Masse d'azote (MtN)
Biosphère	Azote organique	$49 \cdot 10^3$
Atmosphère	N_2, N_2O	$3,9 \cdot 10^9$
Sols	NO_2^-, NO_3^-, NH_4^+	$95 \cdot 10^3$
Hydrosphère	$N_2, N_2O, NO_2^-, NO_3^-, NH_4^+$	$28 \cdot 10^6$

$$1 \text{ MtN} = 10^6 \text{ T}$$

Electronégativité de l'azote = établissement de liaisons chimiques

À la différence du carbone, il n'existe pas de réservoir d'azote fossile

Azote organique = azote réduit : biomasse, nécromasse (98-99% N org)

Formule	Nom	Type d'azote	Nombre d'oxydation
- NH ₂	Fonction amine	aminé	-3
NH ₃ ou NH ₄ ⁺	Ammoniac ou ion ammonium	ammoniacal	-3
N ₂	Diazote	moléculaire	0
N ₂ O	Oxyde nitreux		+1
NO	Monoxyde d'azote		+2
NO ₂ ⁻	Ion nitrite	nitreux	+3
NO ₃ ⁻	Ion nitrate	nitrique	+5

Azote minéral = NO₃⁻ = 80% du N min contenu dans le sol

Azote terrestre essentiellement minéral.

Réservoir azoté principal = atmosphère (78 % de N₂ en volume). En masse, l'atmosphère contient environ 5 000 fois plus d'azote que de carbone (39.10⁵ GtN vs 850 GtC) mais forme inutilisable pour la majorité des êtres vivants

Azote organique = azote associé à du carbone réduit : biomasse (MO vivante) et nécromasse (MO morte).

Azote organique est pour l'essentiel (98-99 %) localisé dans la nécrosphère, donc dans les sols et les boues marines.

Le nombre d'oxydation

On peut quantifier l'oxydation, ou la réduction d'un élément par le calcul du nombre d'oxydation (no). C'est une valeur algébrique attribuée à un élément. **Plus elle est élevée, plus l'élément est oxydé** (donc moins il est réduit). Quelques règles simples de calcul de no

- la somme des nombres d'oxydation Σno de chaque élément dans une molécule neutre est nulle. $\Sigma no \text{ glucose} = 0$.

Pour un ion, elle est égale à la charge de celui-ci. $\Sigma no \text{ nitrates (NO}_3^-) = -1$, $\Sigma no \text{ H}^+ = +1$, $\Sigma no \text{ O}_2 = 0$.

- dans un composé la valeur attribuée à l'élément O est de -2 et celui attribué à H est de +1. Deux exceptions à cela: no O dans l'eau oxygénée est égal à -1; dans un corps pur simple, no de l'élément est égal à 0 (no O dans O₂, no H dans H₂).

- dans un groupement alkyle, no de l'élément considéré est de +1

Exemple 1: le glucose:

Soit x le no du carbone dans le glucose; $\Sigma no \text{ glucose} = 0 = x + [12x(+1)] + [6x(-2)]$ d'où $x = 0$

Soit y le no du carbone dans le dioxyde de carbone; $\Sigma no \text{ CO}_2 = 0 = y + [2x(-2)]$; d'où $y = +4$

En comparant x et y, on peut dire que l'élément carbone est plus oxydé dans le dioxyde de carbone que dans le glucose.

La transformation cellulaire du glucose se traduit donc par une oxydation du carbone qui perd 4 électrons. C'est un **processus exergonique**.

Exemple 2: l'azote:

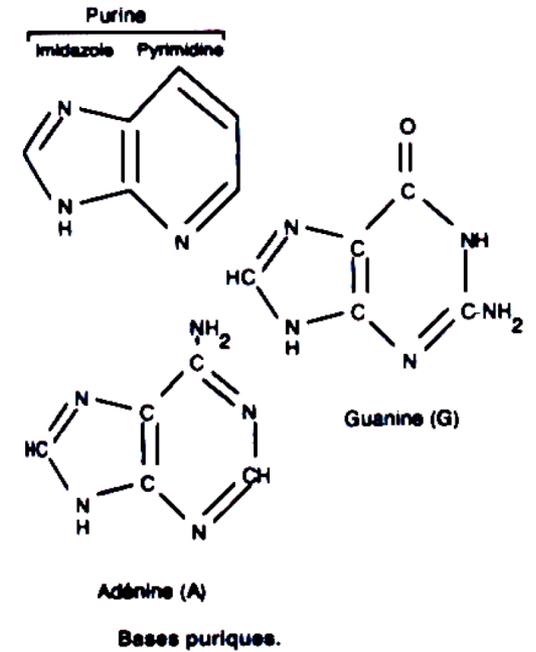
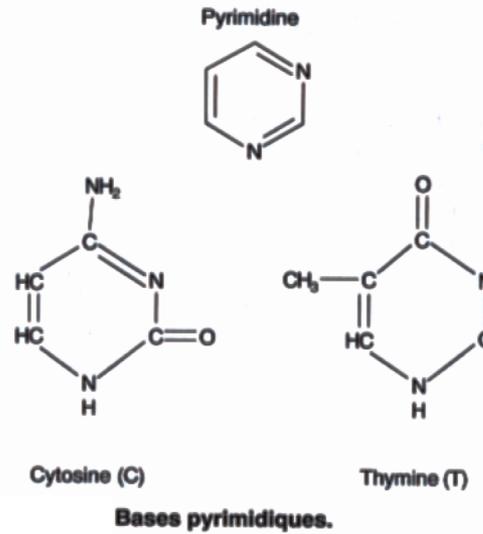
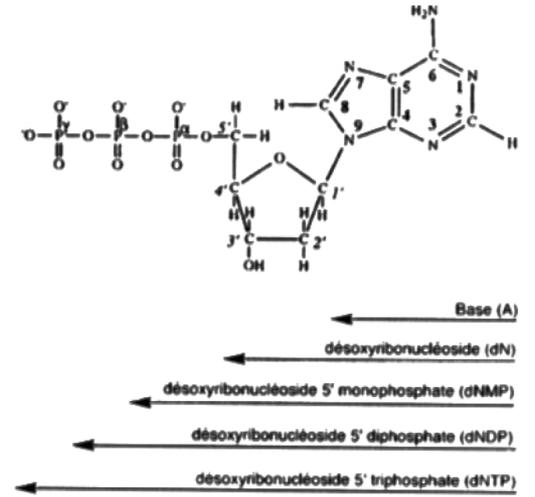
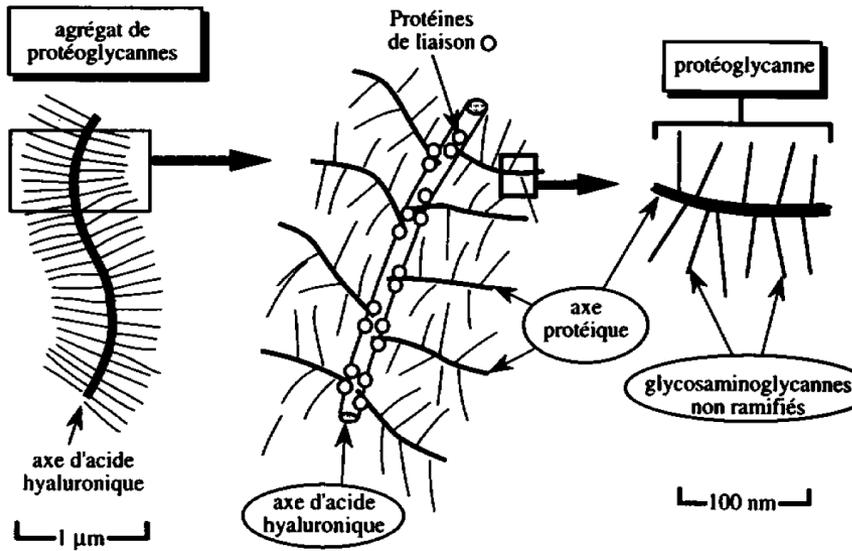
Soit a le no de l'azote dans NO₃⁻; $\Sigma no \text{ NO}_3^- = -1 = a + [3x(-2)]$ d'où $a = +5$

Soit b le no de l'azote dans R-NH₂⁻; $\Sigma no \text{ R-NH}_2^- = 0 = 1+b + [2x(+1)]$ d'où $b = -3$

En comparant a et b, on peut dire que l'élément azote est plus oxydé sous forme de nitrates que dans la fonction amine. La transformation cellulaire de nitrate en fonction amine se traduit donc par une réduction de l'azote. C'est un **processus endergonique**.

L'azote est un constituant essentiel des molécules biologiques et son importance fonctionnelle est très importante.

- ✓ **Les acides aminés et les protéines** : Ce sont des composés quaternaires CHON (+ ou - S) formant 17% de la masse du corps et environ 50% des substances organiques présentes.
- ✓ **Les bases azotées et les acides nucléiques** : Ce sont de longs homopolymères non ramifiés, formés désoxyribonucléotides (ADN) et de ribonucléotides (ARN). Ils diffèrent entre eux par leur base azotée : Adénine (A), Guanine (G) dérivés de la purine (bases puriques) et Cytosine (C), Thymine (T) et Uracile (U) dérivés de la pyrimidine (bases pyrimidiques). L'ARN diffère de l'ADN par l'ose (ribose) et par l'uracile qui remplace la thymine. En outre les nucléotides libres remplissent des fonctions énergétiques essentielles pour la cellule (ATP, GTP, UTP, CTP) et sous forme cyclisée constituent des intermédiaires fondamentaux de la communication cellulaire (AMPc, GMPc).
- ✓ **Les glycosaminoglycanes et les protéoglycanes** : Les oses aminés portent une fonction amine en C2 (glucosamine), parfois acétylée (N acétyl glucosamine = NAG); la chitine est une polymère de NAG et la muréine des parois bactériennes en possède. La chitine est le principal constituant de l'exosquelette des arthropodes (crustacés, insectes, arachnides, myriapodes) et un composant de la paroi cellulaire des champignons. Citons aussi les molécules qui confèrent aussi à la matrice et au tissu conjonctif en général, sa résistance à la compression.
 - l'acide hyaluronique présent dans le tissu conjonctif (polymère β 1-3 d'acide β glucuronique et de NAG)
 - les glycosaminoglycanes, constituants importants des matrices animales
 - la chondroïtine sulfate qui est un polymère β 1-2 d'acide β glucuronique et de NAG sulfate .
 - les protéoglycanes, glycosaminoglycanes liés de manière covalente à des protéines
- ✓ **Les sphingolipides** : ils sont très abondants dans le tissu du système nerveux central (SNC). Leur cœur est constitué de sphingosine, un alcool non ramifié à 18 carbones. Un céramide, comporte un acide gras lié au C2 de la sphingosine par une liaison amide (CONH). Les céramides sont les précurseurs métaboliques des sphingolipides. Les sphingomyélines sont des phospholipides amphiphiles membranaires. Cérébrosides et gangliosides sont aussi des sphingolipides.
- ✓ **Noyaux tétrapyrroliques** : Constitués de 4 noyaux pyrroles azotés les porphyrines constituent les chromophores de divers pigments du fait de la présence à leur niveau de doubles liaisons conjuguées. Les électrons délocalisables de ces doubles liaisons permettent à ces molécules d'absorber des photons, voire d'en émettre (fluorescence). Les 4 azotes des pyrroles sont coordonnés avec atome métallique chargé positivement au centre de la porphyrine (Fe^{2+} de l'hème et des cytochromes, Mg^{2+} des chlorophylles, ...). Cet atome joue un rôle essentiel dans le transport de l' O_2 (Hémoglobine) ou les réactions d'oxydoréduction (cytochromes).



I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

II.1.1- La réduction des nitrates et la synthèse des acides aminés (AA)

II.1.2- Synthèse des acides aminés à partir de l'ammoniac

II.1.3- Synthèse des acides aminés à partir du diazote : la diazotrophie

II.2- L'hétérotrophie à l'azote

II.3- La minéralisation de l'azote : ammonification (ou ammonisation) et nitrification

II.3.1- L'ammonification ($AA \rightarrow NH_4^+$) réalisée selon deux voies

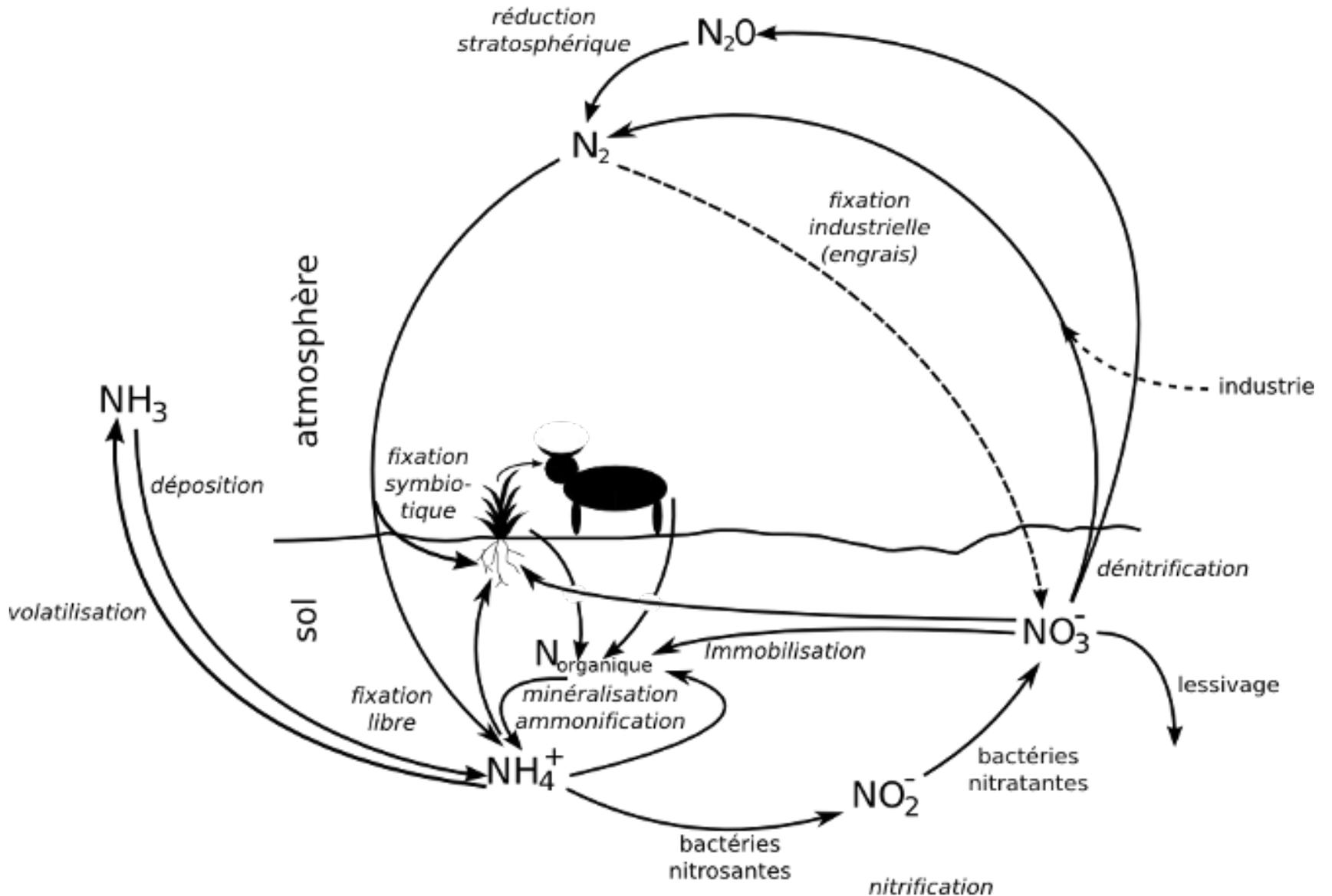
II.3.2- La nitrification ($NH_4^+ \rightarrow NO_3^-$)

II.4- La dénitrification et les bactéries dénitrifiantes

II.5- Le lessivage des nitrates des sols et les apports atmosphériques

II.6- La quantification des flux

Cycle N3 : Les flux entre réservoirs



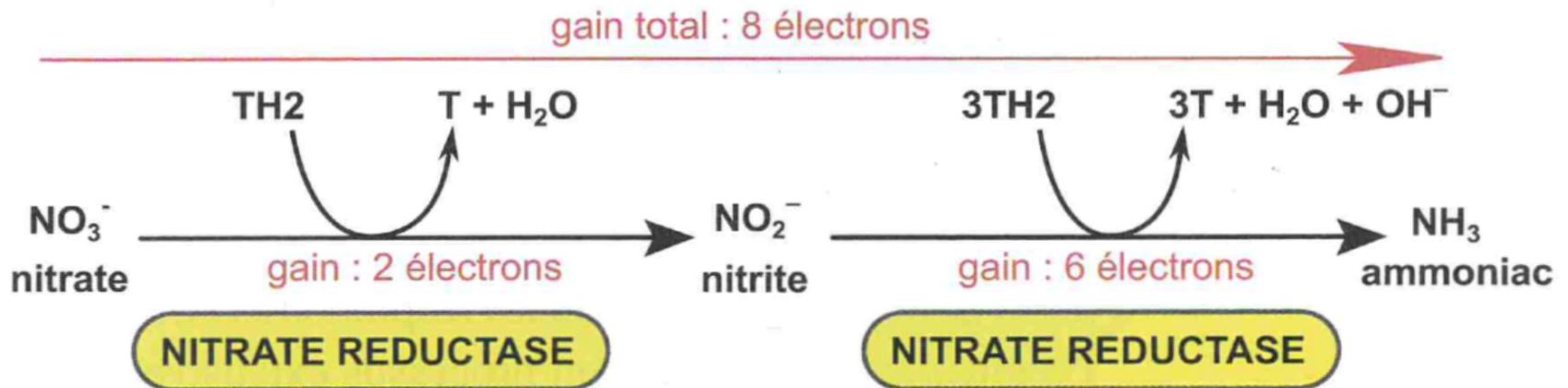
I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

Est autotrophe à l'azote **tout organisme apte à synthétiser sa matière organique azotée (acides aminés) à partir d'azote minéral**. Réduction du diazote réalisée par les **autotrophes** à l'azote (cas des **diazotrophes**) ou celle des nitrates. Elle aboutit à la synthèse de leurs acides aminés puis de leurs protéines.

II.1.1- La réduction des nitrates et la synthèse des acides aminés (AA)



Angiospermes: réduction des nitrates (no = +5) peut s'effectuer au niveau des racines et des cellules chlorophylliennes (nitrate réductase).

- ✓ Apport en nitrates faible: réduction essentiel racinaire.
- ✓ Apport en nitrates élevé, transfert vers les feuilles.

Réduction nitrates en nitrites (no = +3) s'effectue dans le cytosol des cellules chlorophylliennes.

Réduction nitrites en ion ammonium (no = -3) dans le stroma des chloroplastes (nitrite réductase).

Réductions dans le chloroplaste nécessitent du pouvoir réducteur produit par la phase photochimique de la photosynthèse → compétition métabolismes carboné et azoté.

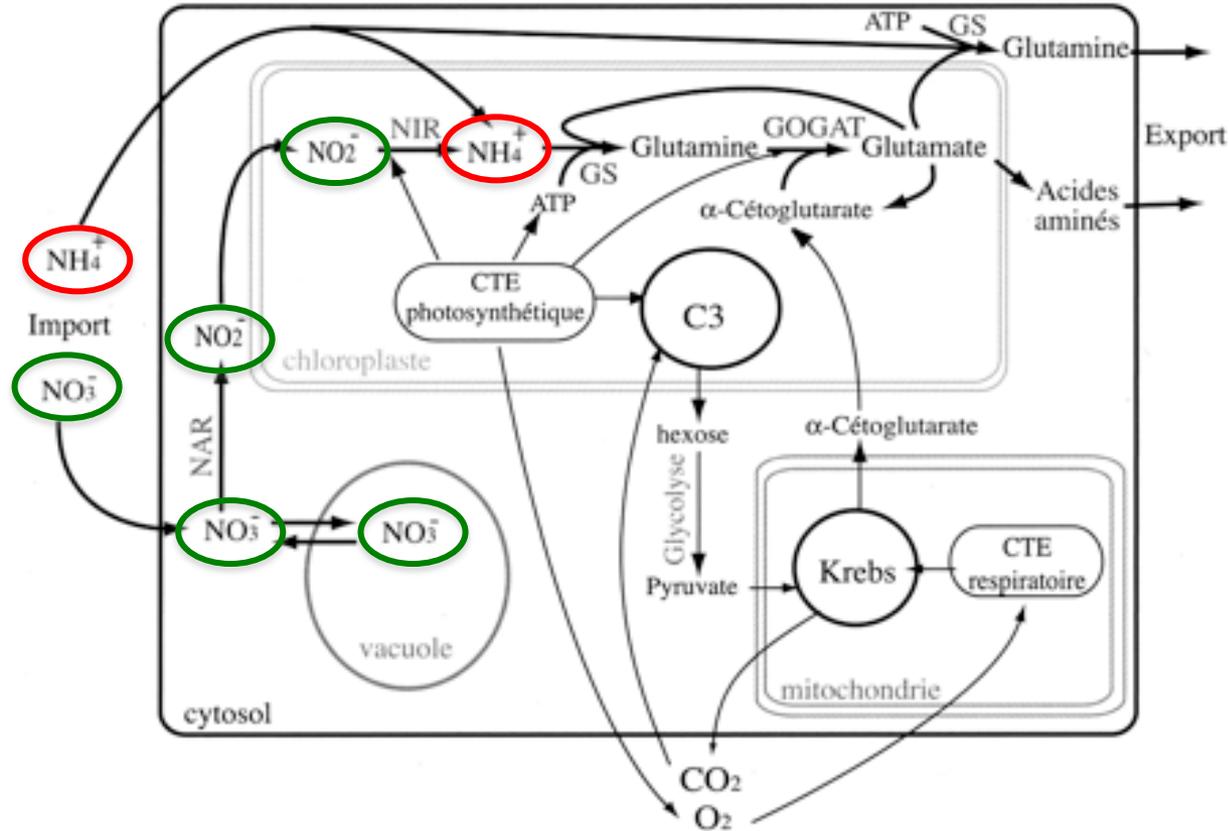
L'ammonium est ensuite engagé dans les chloroplastes dans la synthèse des acides aminés.

Elle met en jeu deux enzymes chloroplastiques telles que la glutamine synthétase (ou GS) et la glutamine- α -cétoglutarate aminotransférase (ou GOGAT).

Chez les végétaux ligneux, une grande partie des nitrates est réduite dans les racines et convertie en acides aminés avant d'atteindre les feuilles.

Chez les végétaux herbacés (circulation xylémienne est plus rapide), la réduction des nitrates et leur assimilation s'effectuent principalement dans les feuilles.

Cycle N4 : L'assimilation des nitrates et de l'ammonium dans une cellule photosynthétique (in Botanique Biologie et physiologie végétales S.Meyer & al Maloine 2004)



Relation entre les métabolismes carboné et azoté et compartimentation des réactions

Les produits de la photosynthèse dégradés au cours du métabolisme oxydatif fournissent les molécules carbonées comme l' α -cétoglutarate pour la synthèse d'acides aminés.

CTE : Chaîne de Transfert d'Electrons GOGAT : Glutamate synthase

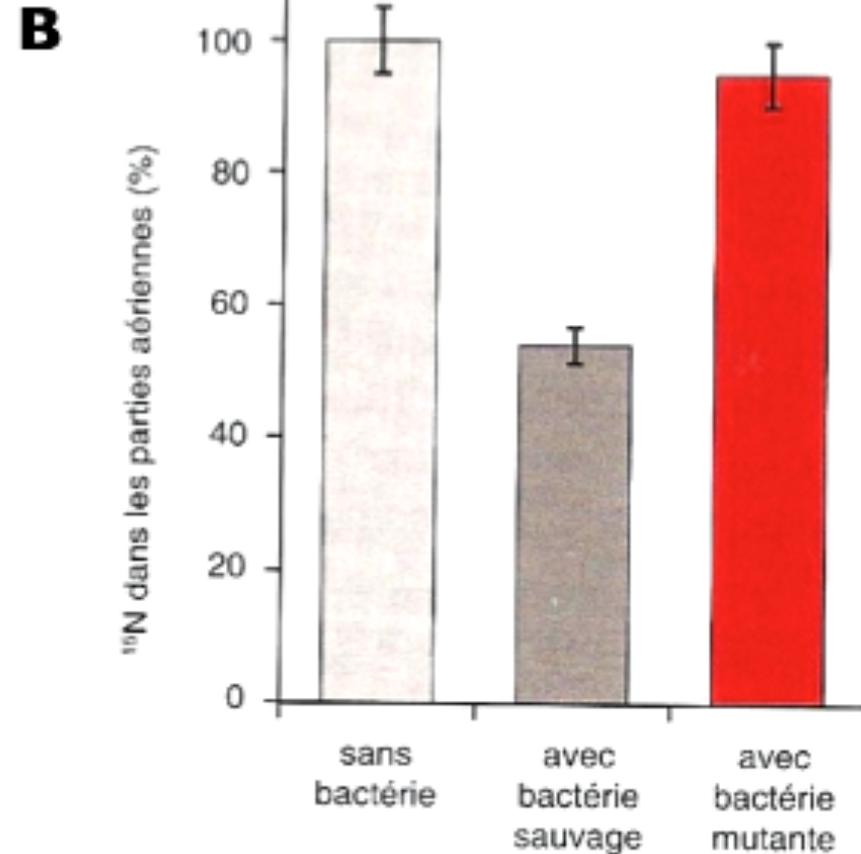
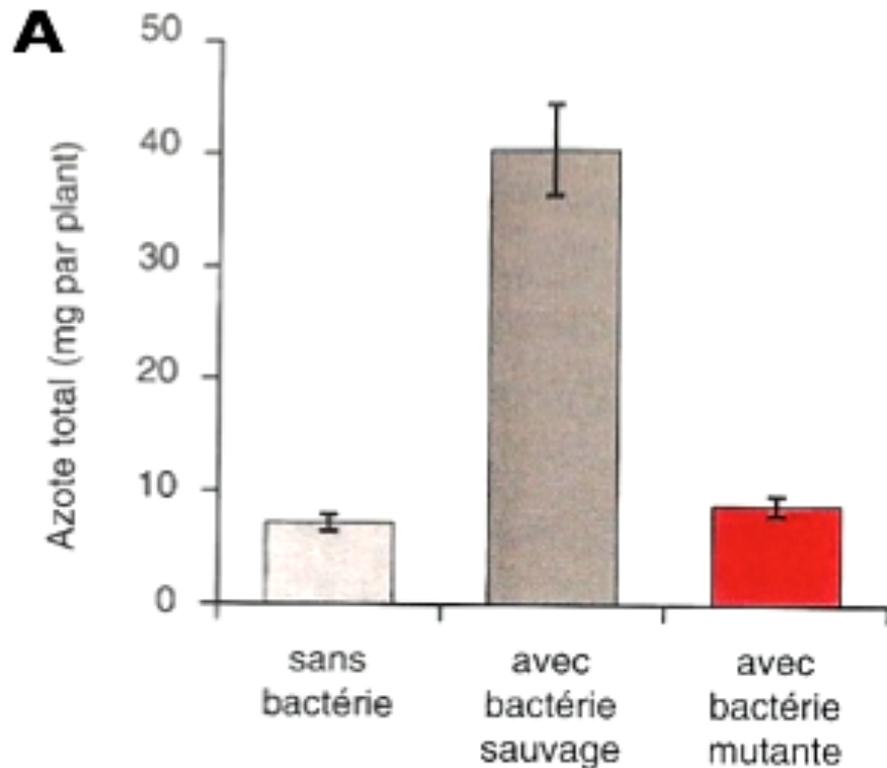
NAR : Nitrate Réductase

GS : Glutamine Synthétase

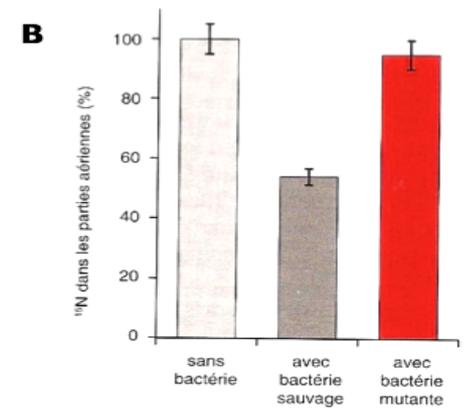
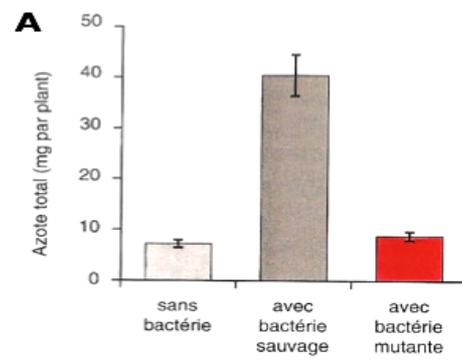
NIR : Nitrite Réductase

Cycle N5 : Étude documentaire : La fixation biologique de l'azote.

Des graines de blé sont mises à germer sur un milieu nutritif stérile (vermiculite), contenant 10 mg d'ions $^{15}\text{NO}_3^-$ par kg de milieu. Après 6 semaines de croissance, la quantité totale d'azote présente dans les plantes (A) et la part d'isotope lourd dans les parties aériennes sont mesurées (B). L'expérience est réalisée sans ajout de bactérie ou avec ajout de bactéries du sol *Klebsiella pneumoniae*, sauvages ou mutantes pour un gène codant une protéine du complexe nitrogénase.



En absence de bactérie, l'azote fixé dans la matière organique des plants de blé correspond uniquement à l'isotope lourd ^{15}N : les plantes ont synthétisé leurs molécules azotées à partir des ions $^{15}\text{NO}_3^-$ qu'elles ont absorbé par leurs racines.



En présence de bactéries sauvages, la quantité d'N fixée par les plants de blé est environ 5 fois plus importante. Par ailleurs, l'azote organique correspond pour 55 % à du ^{15}N , et pour 45 % à du ^{14}N . Les bactéries augmentent donc la capacité de fixation d'azote par la plante, et permettent en particulier l'approvisionnement en azote à partir du $^{14}\text{N}_2$ atmosphérique (en plus du $^{15}\text{NO}_3^-$ toujours absorbé par les racines).

Les résultats obtenus avec les bactéries mutantes pour la nitrogénase sont similaires au témoin sans bactéries. Les bactéries mutantes ont perdu la capacité à favoriser la fixation d'azote par le blé, suggérant donc que la protéine nitrogénase est l'enzyme bactérienne impliquée dans la fixation du N_2 atmosphérique.

Les plantes utilisent les ions NO_3^- du sol pour produire leurs molécules azotées, mais aussi le N_2 atmosphérique en cas d'association avec des bactéries du sol possédant une activité nitrogénase.

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

II.1.1- La réduction des nitrates et la synthèse des acides aminés (AA)

II.1.2- Synthèse des acides aminés à partir de l'ammoniac

Assimilation directe des ions ammonium par des organismes autotrophes à l'azote : voie de synthèse mineure chez mycètes, diverses eubactéries (ex. : colibacille) et jeunes semis (tomate, riz, pomme de terre).

Cette autotrophie à l'azote est réalisée par amination réductrice: un groupement NH_3 (absorbé à l'état NH_4^+) est fixé sur un acide α -cétonique, dans laquelle TH est un coenzyme d'oxydoréduction (NADH,H^+ ou NADPH,H^+ selon le cas).



Ainsi est synthétisé l'acide glutamique à partir de l'acide α -cétoglutarique (glutamate déshydrogénase mitochondriale ou GDH).

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

II.1.1- La réduction des nitrates et la synthèse des acides aminés (AA)

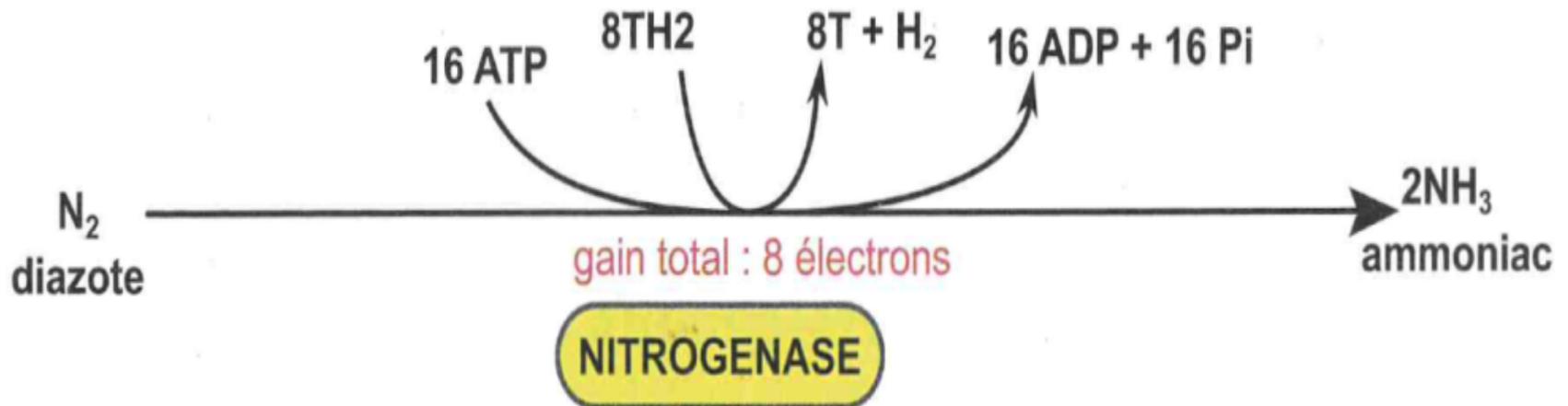
II.1.2- Synthèse des acides aminés à partir de l'ammoniac

II.1.3- Synthèse des acides aminés à partir du diazote : la diazotrophie

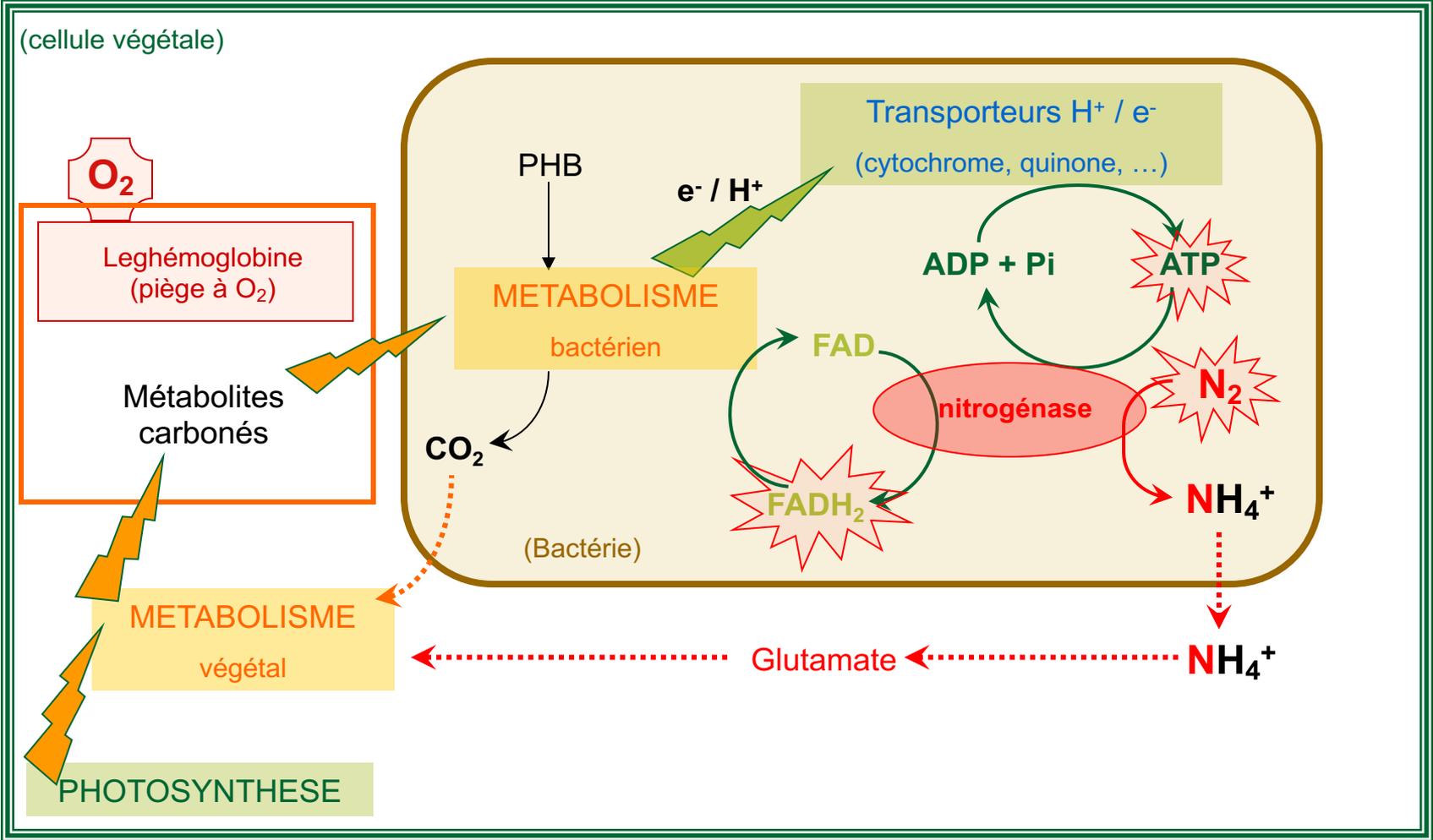
Réduction du diazote est réalisée par des micro-organismes diazotrophes capables d'utiliser le diazote atmosphérique et de le convertir en azote aminé:

- Bactéries libres dans les sols ou les eaux : diverses cyanobactéries (*Anabaena*, *Oscillatoria*, *Spirulina*...), des bacilles (*Bacillus*, *Clostridium*, *Azotobacter*...);
- Bactéries symbiotiques : principalement *Rhizobium* des nodosités de fabacées.

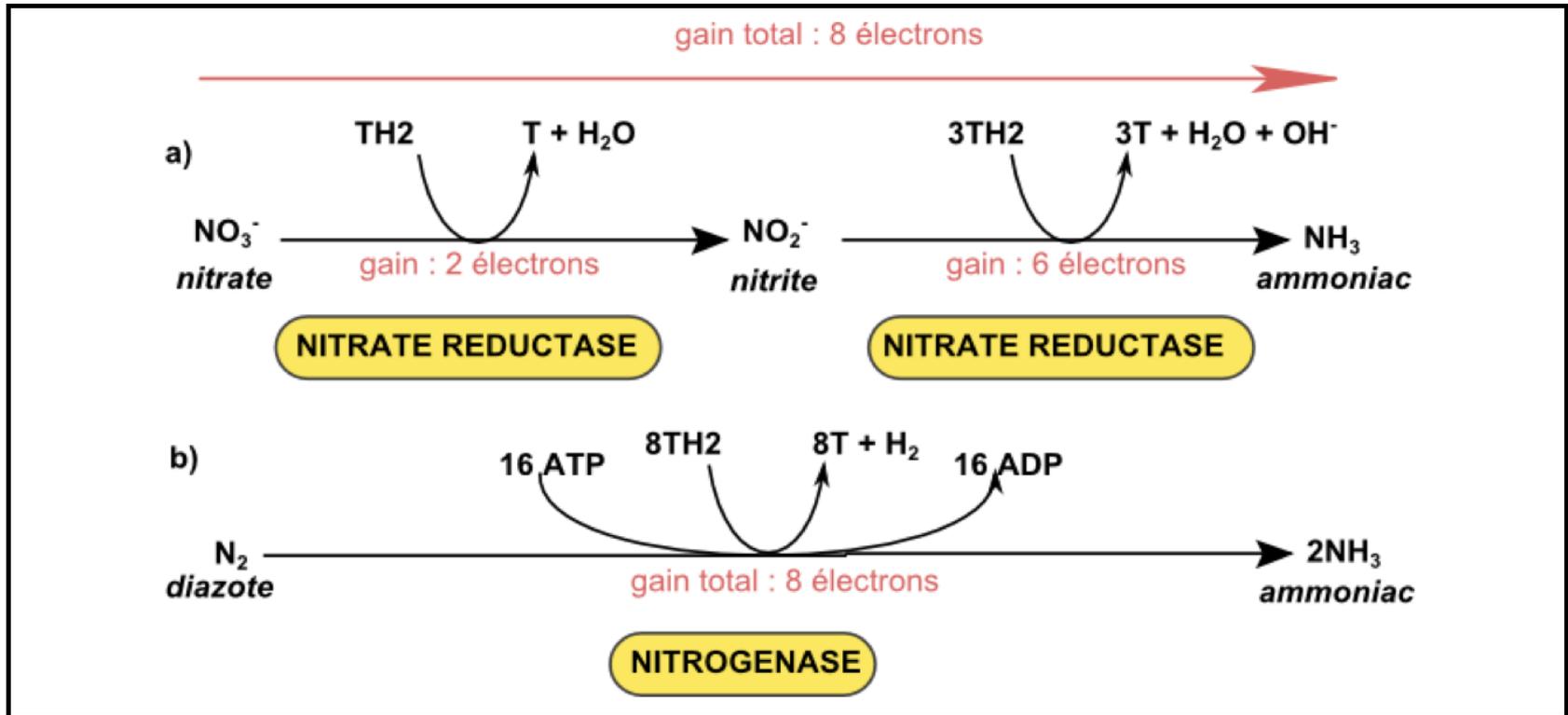
Ces micro-organismes possèdent tous une enzyme, la **nitrogénase**, capable de catalyser la réduction très endergonique du diazote atmosphérique.



Fixation de l'azote lors d'une relation symbiotique



Réductions assimilatrices des nitrates (a) et du diazote (b)



Il y a donc une dépendance entre l'assimilation du carbone et l'assimilation de l'azote au sein des cellules photosynthétiques.

Les végétaux sont donc autotrophes vis à vis de l'azote puisqu'ils peuvent assimiler de l'azote minéral.

Contrairement à l'autotrophie au carbone, l'autotrophie à l'azote se réalise grâce à des processus cataboliques qui abaissent le potentiel énergétique de la cellule.

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

II.1.1- La réduction des nitrates et la synthèse des acides aminés (AA)

II.1.2- Synthèse des acides aminés à partir de l'ammoniac

II.1.3- Synthèse des acides aminés à partir du diazote : la diazotrophie

II.2- L'hétérotrophie à l'azote

Les hétérotrophes à l'azote se nourrissent des précédents, en hydrolysent les protéines et utilisent les acides aminés obtenus pour leur protéosynthèse.

Transfert de l'azote aux producteurs secondaires (animaux), un exemple d'hétérotrophie.

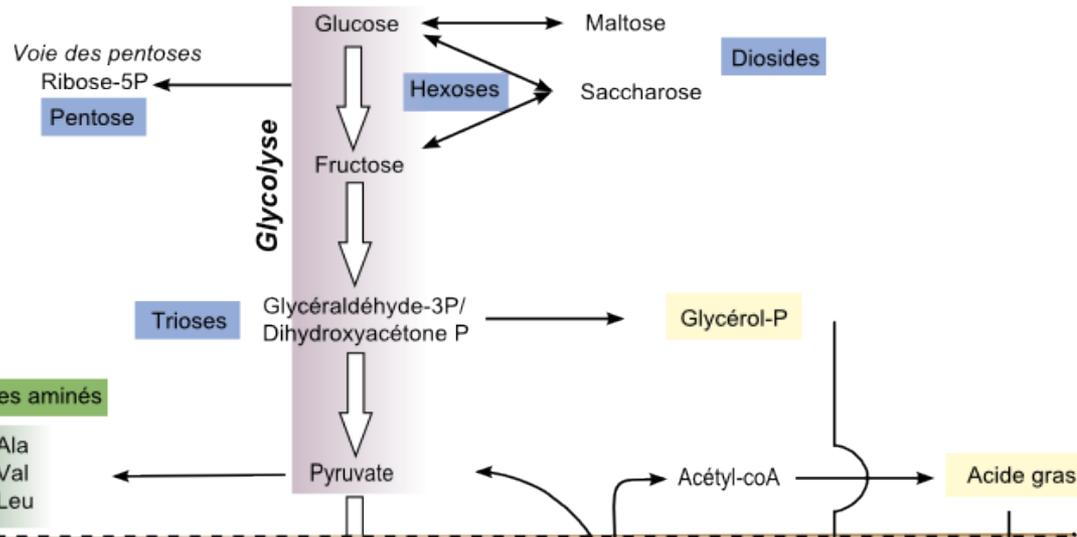
Majorité des acides aminés (AA) apportés par la digestion des protéines.

AA essentiels ne peuvent pas être synthétisés → apport unique par l'alimentation (**Leu, Tre, Phe, Lys, Try, Arg, Ile, Met, His**).

Certaines réactions du cycle de Krebs, sont des carrefours métaboliques, lien entre les réactions de l'anabolisme et du catabolisme. Elles sont qualifiées de **réactions amphiboliques**.

D'autres acides aminés contribuent à la **gluconéogenèse**: partie ou totalité de leur squelette carboné passe dans le cycle de l'acide citrique après désamination ou transamination. Les réactions pouvant fonctionner dans les deux sens permettent la synthèse de certains acides aminés.

CYTOSOL

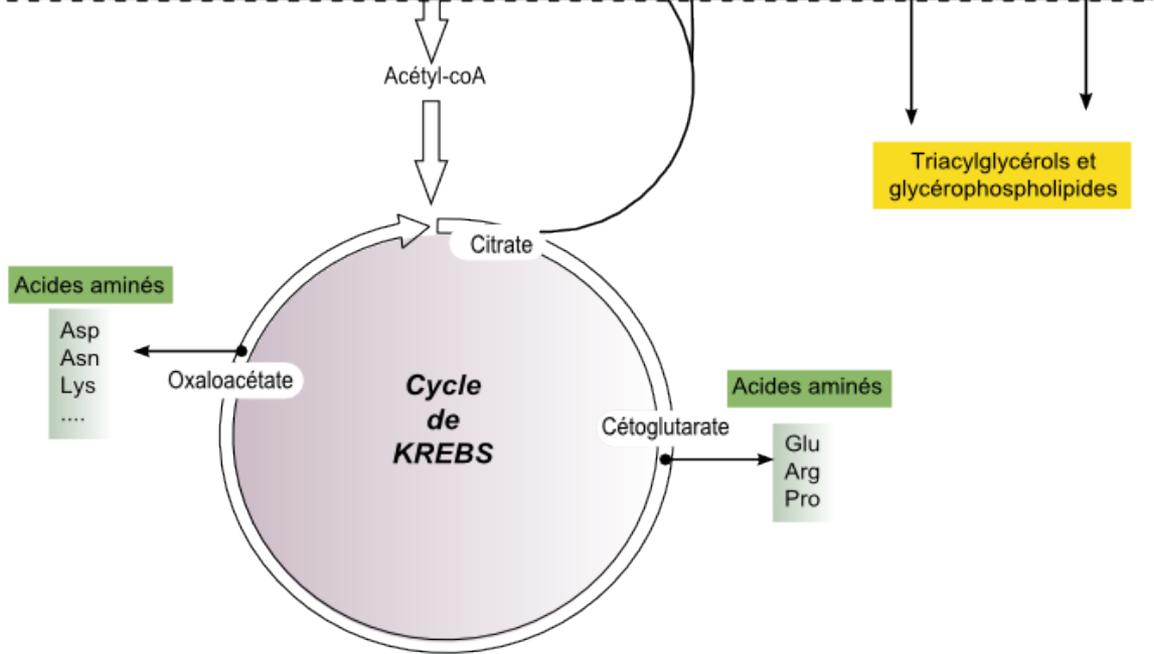


Les acides aminés non essentiels sont produits par **amination** à partir d'**acides cétoniques** issus de l'oxydation partielle du glucose.

Trois points d'entrée principaux permettent leur synthèse.

Le **pyruvate**, composé final de la glycolyse, est le précurseur de l'alanine, de la valine et de la leucine.

MITOCHONDRIE



Du cycle de Krebs, le **cétoglutarate** est le précurseur de la glutamine, de l'arginine et de la proline

l'**oxaloacétate** est à l'origine de l'acide aspartique, de l'asparagine, de la lysine

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

II.1.1- La réduction des nitrates et la synthèse des acides aminés (AA)

II.1.2- Synthèse des acides aminés à partir de l'ammoniac

II.1.3- Synthèse des acides aminés à partir du diazote : la diazotrophie

II.2- L'hétérotrophie à l'azote

II.3- La minéralisation de l'azote : ammonification (ou ammonisation) et nitrification

II.3.1- L'ammonification ($AA \rightarrow NH_4^+$) réalisée selon deux voies

II.3.2- La nitrification ($NH_4^+ \rightarrow NO_3^-$)

L'ammonification permet le retour de l'azote organique à l'état minéral ammoniacal (NH_4^+).

II.3.1- L'ammonification ($\text{aa} \rightarrow \text{NH}_4^+$) réalisée selon deux voies :

Voie des macro-organismes qui lors du renouvellement cellulaire et moléculaire dégradent leur matière organique azotée (protides et bases azotées) par leur catabolisme interne et rejettent sous forme d'ammoniac le produit final de cette dégradation ;

Voie des micro-organismes décomposeurs (eubactéries, eumycètes), hétérotrophes à l'azote, qui dégradent la fraction azotée de la nécromasse grâce à la **sécrétion d'exoenzymes** et à des désaminases qui coupent le radical amine des composés organiques azotés pour former l'ammoniac.

L'élimination azotée des animaux : une question de milieu de vie.

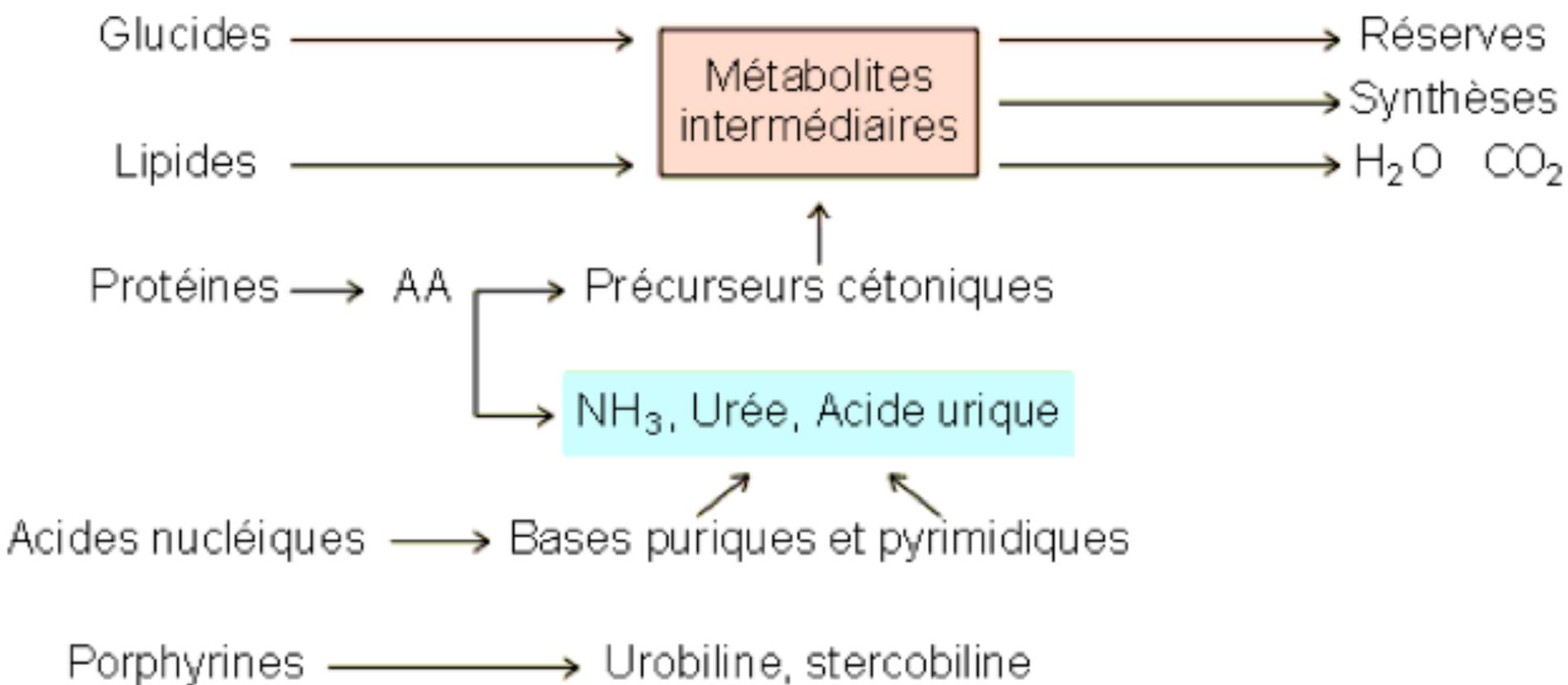
Composés azotés majeurs chez les organismes animaux sont protéines, acides nucléiques et les porphyrines (hème des hémoglobines).

Renouvellement continu des protéines, catégorie la plus importante quantitativement à partir d'AA dont la concentration est maintenue à des niveaux assez bas ; **il n'existe pas de forme de stockage.**

Les squelettes hydrocarbonés des AA rejoignent le pool des produits du métabolisme intermédiaire alors que les **groupements NH_2** se retrouvent essentiellement sous forme d'**ammoniac** que **les animaux tolèrent mal** et qui est éliminé sous différentes formes

Les bases puriques et pyrimidiques provenant des acides nucléiques peuvent également donner du NH_3 .

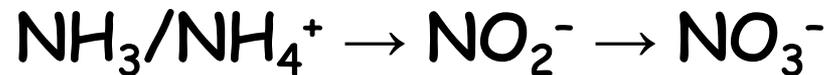
Les porphyrines sont éliminés essentiellement sous forme d'urobiline et de stercobiline.



II.3.2- La nitrification ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_3^-$)

Assurée par les bactéries nitrifiantes (= nitratantes) qui oxydent l'ammoniac en nitrite et nitrate pour en tirer l'énergie nécessaire à leurs synthèses. La nitrification transforme les produits de l'ammonisation (NH_4^+ , NH_3) en nitrite et nitrate.

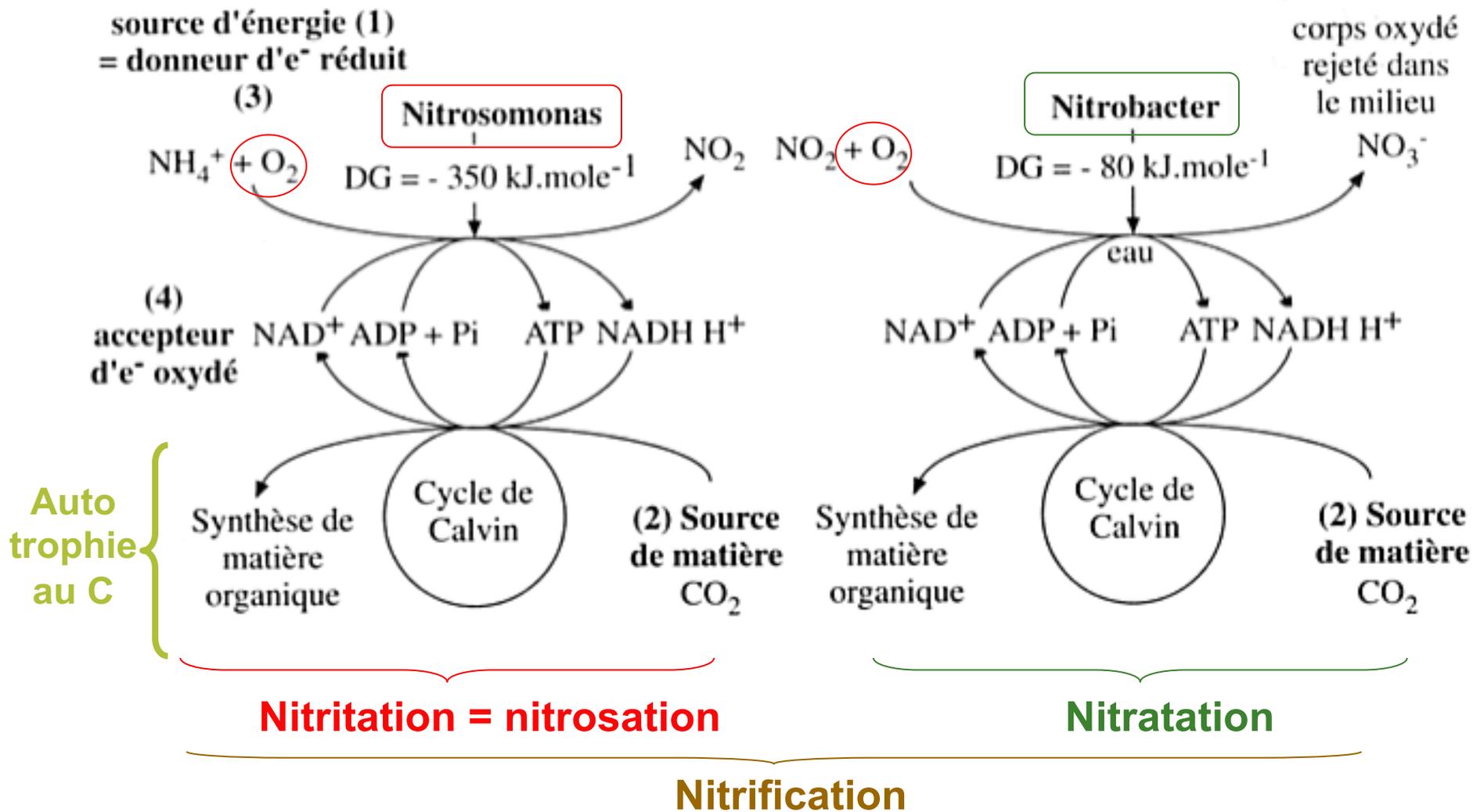
Cet ensemble de réactions d'oxydation est assuré par des bactéries chimiosynthétiques vivant dans les sols et dans l'eau (lacs et océans). La réaction en chaîne est de type :



Réactions d'oxydation : le nombre d'oxydation passe de -3 (N ammoniacal) à +3 (N du nitrite) puis +5 (N du nitrate) soit une perte totale de 8 électrons.

Les bactéries de la nitrification

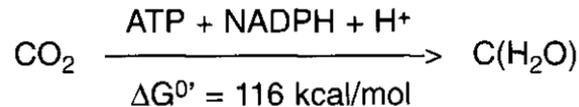
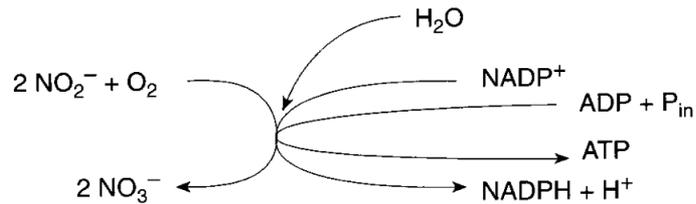
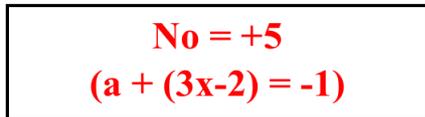
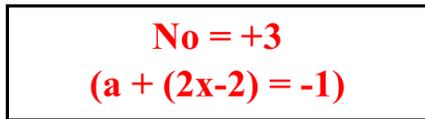
(in Les microorganismes dans la biosphère Y. Dupuy & P. Nougier. 20005. Ed ELLIPSES)



Nitrobacter ou bactérie de nitratisation

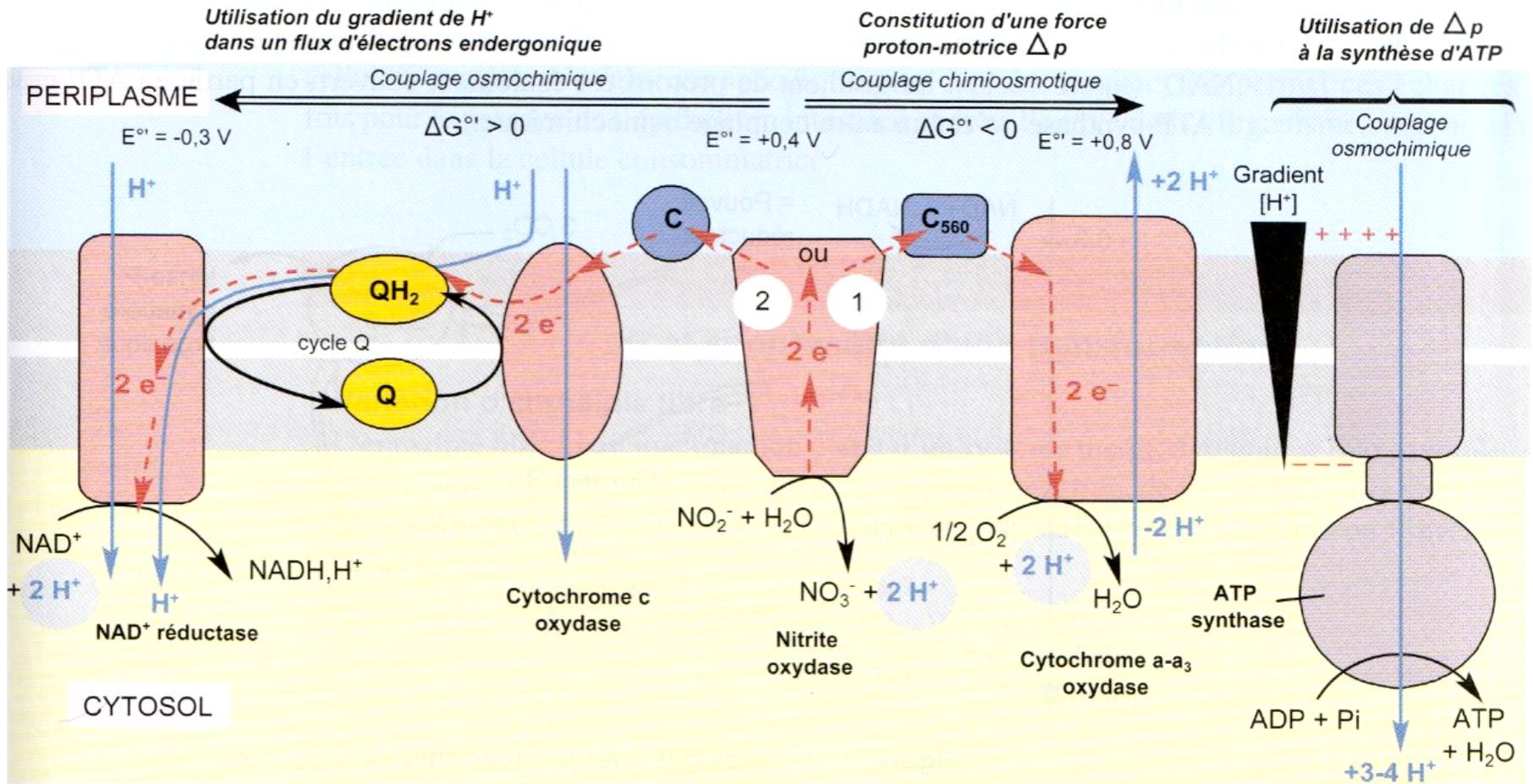
Le NO_2^- est enfin transformé en NO_3^- (nitrate) par les bactéries de la nitratisation ou bactéries nitriques

nitrate réductase
de-assimilatrice.



Bactéries chimiolithoautotrophes

Cycle N7 : La membrane de Nitrobacter (in Tout-En-Un, Dunod, 2021). Rappel BCPST 1



La nitrification est un processus exclusivement aérobie nécessitant des sols bien aérés (importance du labour).

La nitrification n'est possible que grâce à l'existence de bactéries aérobies dont l'autotrophie à l'azote est associée à une chimolithotrophe (chimiosynthèse).

Nitrosomonas et nitrobacter sont autotrophes au carbone

Ces bactéries (dans le sol, Nitrosomonas et Nitrobacter) sont indispensables pour constituer le modeste réservoir d'ion nitrate assimilable par les plantes, et qui constitue ainsi le principal facteur limitant de la productivité végétale après l'eau.

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

II.2- L'hétérotrophie à l'azote

II.3- La minéralisation de l'azote : ammonification (ou ammonisation) et nitrification

II.4- La dénitrification et les bactéries dénitrifiantes

II.5- Le lessivage des nitrates des sols et les apports atmosphériques

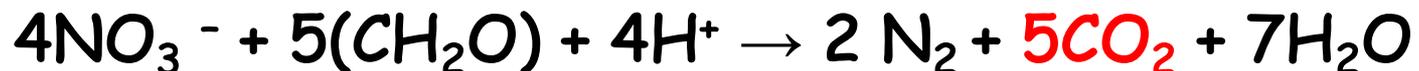
II.6- La quantification des flux

II.4- La dénitrification et les bactéries dénitrifiantes

De nombreuses bactéries dites dénitrifiantes (ex. : *Pseudomonas*, *Thiobacillus denitrificans*, *Paracoccus denitrificans*) réalisent en anaérobiose une respiration sur nitrates (ou sur nitrites). Elles possèdent une chaîne respiratoire supportée par la membrane plasmique ; l'ion **nitrate y joue le rôle d'accepteur terminal d'électrons**.

Ce processus qui transforme le nitrate en azote gazeux est appelé dénitrification ; il se produit dans les sols humides devenus anoxiques.

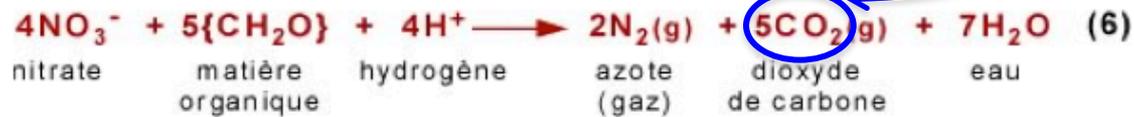
Il s'agit une réduction de l'azote nitrique (n.o = +5) en azote moléculaire N₂ (n.o = 0) non assimilable qui retourne à l'atmosphère ; (CH₂O) représente un radical glucidique.



Remarque: Fixat° de l'azote et dénitrificat° → augmentat° du CO2

II.1.3 La dénitrification

C'est le retour de l'azote à l'atmosphère sous sa forme moléculaire N₂, avec comme produit secondaire du CO₂ et de l'oxyde d'azote N₂O, un gaz à effet de serre qui contribue à détruire la couche d'ozone dans la stratosphère. Il s'agit d'une réaction de réduction de NO₃⁻ par l'intermédiaire de bactéries transformant la matière organique. La réaction est de type :



Lien avec cycle du C

L'activité humaine contribue à l'augmentation de la dénitrification, entre autres, par l'utilisation des engrais qui ajoutent aux sols des composés ammoniacés (NH₄⁺, NH₃) et des nitrates (NO₃⁻). L'utilisation des combustibles fossiles dans les moteurs ou les centrales thermiques transforme l'azote en oxyde d'azote N₂O. Avec N₂ et CO₂, la dénitrification émet dans l'atmosphère une faible quantité d'oxyde d'azote N₂O. La concentration de ce gaz est faible, 300 ppb (parties par billion = milliard). Cependant, il faut savoir qu'une molécule de N₂O est 200 fois plus efficace qu'une molécule de CO₂ pour créer un effet de serre. On évalue aujourd'hui que la concentration en N₂O atmosphérique augmente annuellement de 0.3% et que cette augmentation est pratiquement reliée entièrement aux émissions dues à la dénitrification des sols. Les études des carottes glaciaires de l'Antarctique ont montré que la concentration en N₂O atmosphérique était de 270 ppb à la fin du dernier âge glaciaire (il y a 10 000 ans) et que cette concentration s'est maintenue à ce niveau jusqu'à l'ère industrielle où elle a fait un bond pour atteindre son niveau actuel de 300 ppb; une augmentation de 11%.

Notion de PRG (Pouvoir de Réchauffement Global)

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

II.2- L'hétérotrophie à l'azote

II.3- La minéralisation de l'azote : ammonification (ou ammonisation) et nitrification

II.4- La dénitrification et les bactéries dénitrifiantes

II.5- Le lessivage des nitrates des sols et les apports atmosphériques

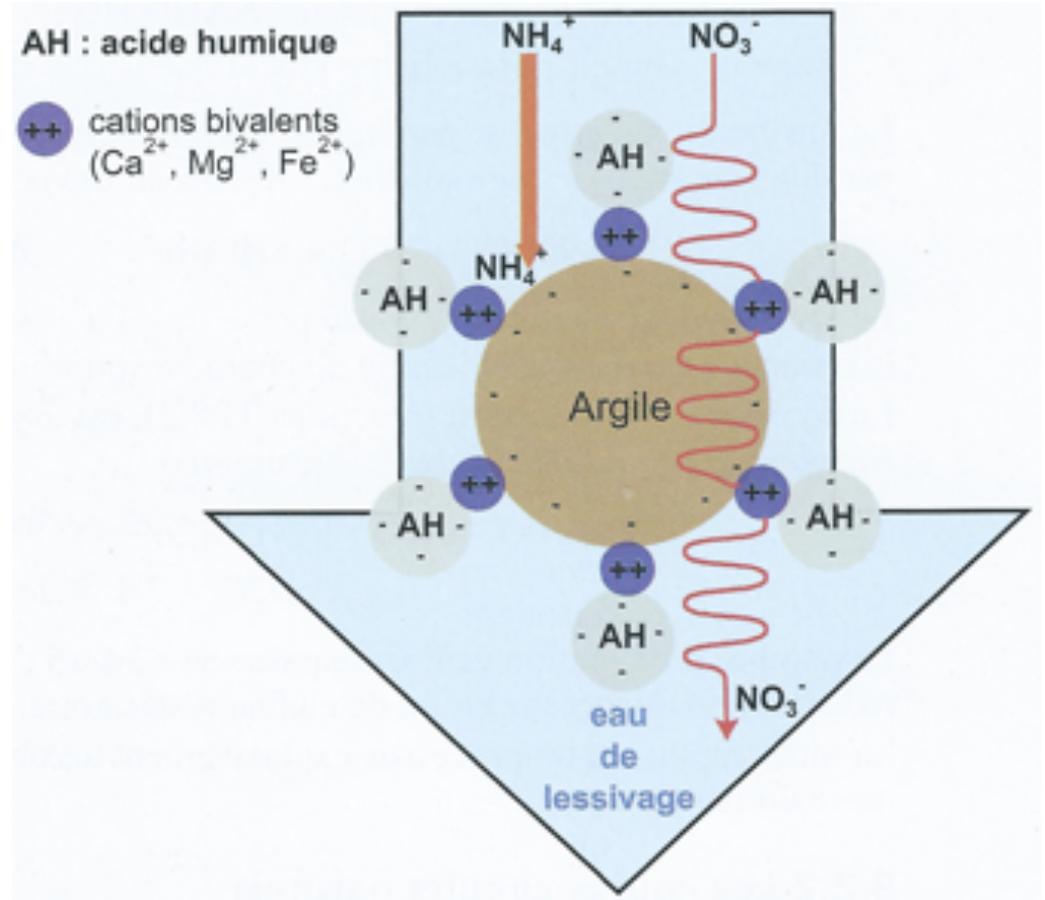
II.6- La quantification des flux

Cycle N7 : Le lessivage des nitrates

N minéral: NO_2^- et NO_3^-

Provient de la minéralisation de la MO

Anions peu retenus par le complexe argilo-humique → lessivage



-**Le lessivage des nitrates** : La fraction argilo-humique des sols est un complexe anionique stabilisé par des cations bivalents tels que Ca^{2+} et Mg^{2+} mais incapable de retenir des anions tels que les nitrates et les nitrites qui sont entraînés par les eaux de ruissellement.

-**Les apports atmosphériques** : Il s'agit de phénomènes physiques : l'oxydation de N_2 par les éclairs des orages forme des oxydes d'azote (N_2O , NO , NO_2^- , NO_3^-) ; la réduction de N par le rayonnement ultra-violet forme NH_3 .

-

Solubles dans l'eau, ces dérivés de N_2 sont ramenés à l'océan à partir du lessivage des sols par les eaux météoriques où ils constituent un apport annuel non négligeable.

VOIE ASSIMILATRICE (Réduction de l'azote)

CyanoB à hétérocystes (autotrophe au C)
Rhizobium (hétérotrophe au C)

N_2
(0)

Nitrogénase

NH_4
(-3)

Nitrate réductase
assimilatrice

Nitrite réductase
assimilatrice

NO_3^-
(+5)

NO_2^-
(+3)

Transamination

R-NH₂

NH_4^+
(-3)

Ammonification

Dénitrification

Nitrataion
(Nitrobacter)

Nitritation
(Nitrosomonas)

Nitrification

Chimiolithoautotrophes aérobies

Pseudomonas denitrificans
(Respiration des nitrates)
Chimiorganohétérotrophie
anaérobie

Micrococcus denitrificans
Chimiolithotrophe
anaérobie

VOIE DÉ-ASSIMILATRICE (Oxydation de l'azote)

BILAN DES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

Le cycle de l'azote repose sur la complémentarité des métabolismes et fonctionne en recyclage comme le montre la boucle « nitrate - acides aminés (des autotrophes puis des hétérotrophes) - ammonium - nitrate ».

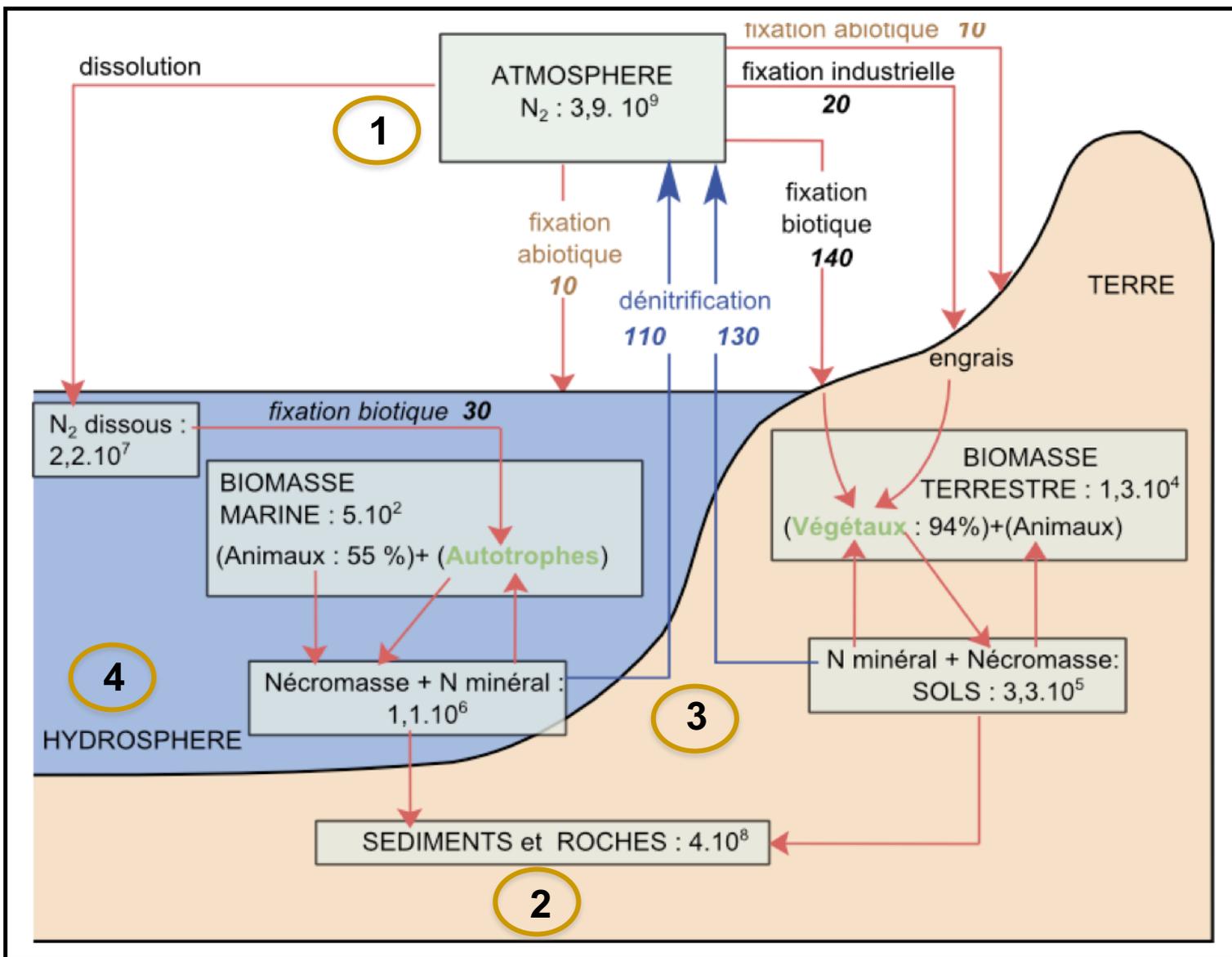
Cette boucle ne peut pas fonctionner sans les bactéries chimiosynthétiques de la nitrification qui permettent l'oxydation de $\text{NH}_3 / \text{NH}_4^+$ en nitrate assimilable dont la modestie du réservoir dans les sols est le principal facteur limitant à la productivité végétale après l'eau et le CO_2 .

Alors que les chimiosynthèses apparaissent accessoires dans le cycle du carbone, elles constituent ici un maillon incontournable du cycle.

D'autre part, le cycle de l'azote ne peut tourner dans le sens anabolisant que grâce aux autotrophes et en particulier aux diazotrophes.

Les réservoirs de l'azote en Mt et les flux annuels en Gt

1 Mt = 10⁶ Tonnes et 1 Gt = 10⁹ Tonnes



4 réservoirs:
Atm, Lith,
Biosph, Hydro,

Fixat° bio du
N₂ rare

Restitut° par
dénitriticat°

Atm = plus grd
réservoir
d'azote mais
non exploitable
directement

Pas de
réservoir
d'azote fossile
carbone

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

II.1- L'autotrophie à l'azote

II.2- L'hétérotrophie à l'azote

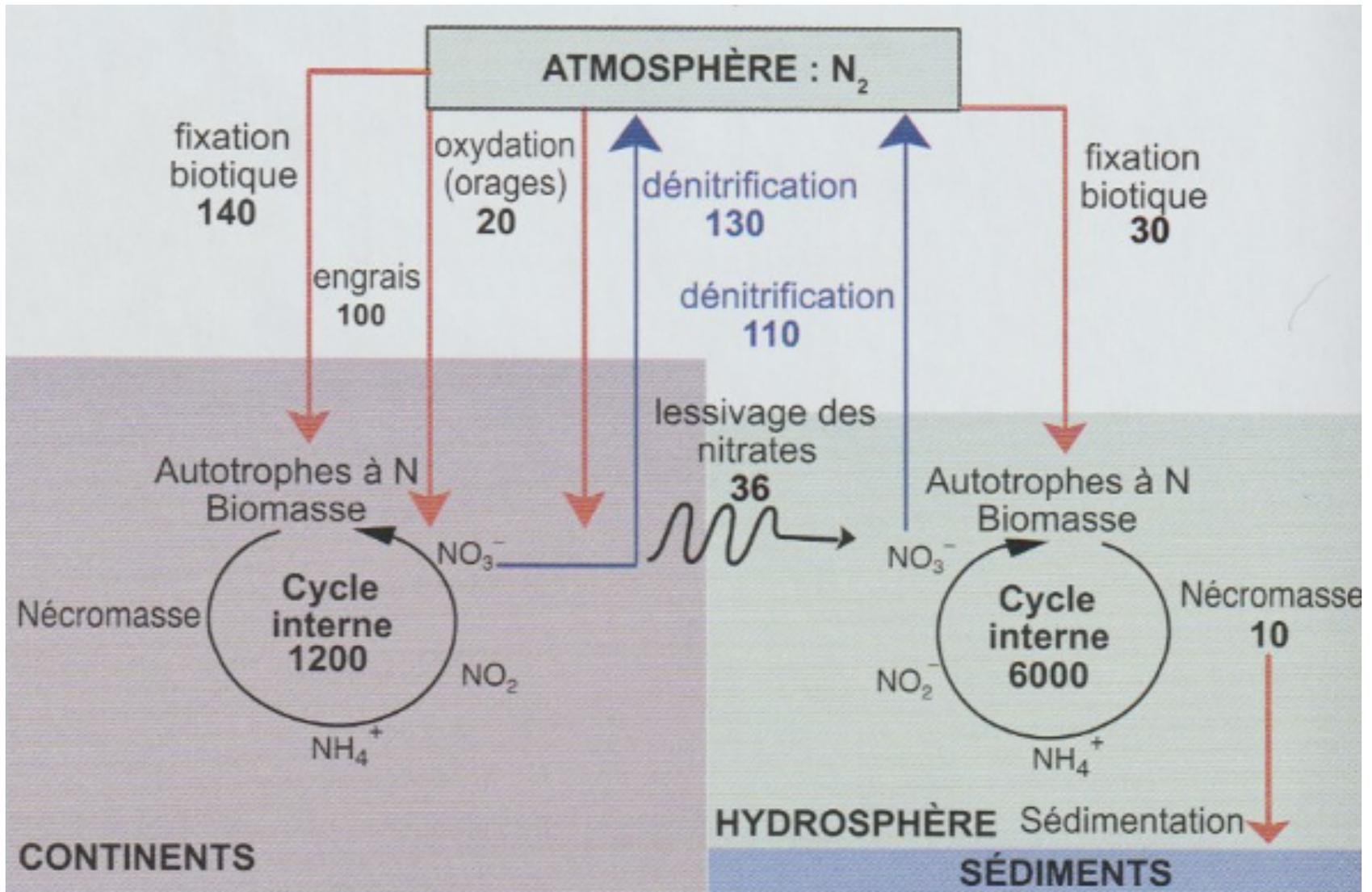
II.3- La minéralisation de l'azote : ammonification (ou ammonisation) et nitrification

II.4- La dénitrification et les bactéries dénitrifiantes

II.5- Le lessivage des nitrates des sols et les apports atmosphériques

II.6- La quantification des flux

Quantification des flux entre réservoirs d'azote (in Tout-En-Un, Dunod, 2022).



Valeurs de flux en MtN.a⁻¹ : millions de tonnes d'azote.

II.6- La quantification des flux

Les organismes impliqués dans le cycle de l'azote, les réservoirs et les flux sont **sensiblement différents sur les continents et les océans**, qui sont donc distingués sur l'illustration générale des flux.

Sur les continents et dans les océans, les autotrophes à l'azote génèrent la biomasse dans des activités d'assimilation d'azote minéral. À la mort des organismes, la nécromasse est d'abord minéralisée avec la formation d'ammonium puis oxydée en nitrites puis en nitrates.

Le cycle de l'azote met aussi en jeu des échanges avec le réservoir atmosphérique, via des flux de fixation de N_2 et des flux de dénitrification, l'ensemble de ces flux étant le fait des micro-organismes.

Le cycle global naturel de l'azote **n'est pas équilibré**.

Dans les agrosystèmes, l'apport d'engrais azotés compense ce déséquilibre. La fabrication des engrais azotés se fait à partir du N_2 atmosphérique.

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

III- LES FLUX BIOTIQUES ONT UNE PLACE PREPONDERANTE DANS LE CYCLE DE L'AZOTE.

IV- LES COUPLAGES AVEC LE CYCLE DU CARBONE REDUIT

IV.1 Les acteurs du couplage

IV.2- Le rapport C/N de la matière organique et l'efficacité du couplage

Cycle N8 : Étude documentaire : Propriétés et communautés microbiennes d'un sol selon différents traitements. Source : *Changes in soil microbial activity, bacterial community composition and function in a long-term continuous soybean cropping system after corn insertion and fertilization, Rao et al. (2021), Front. Microbiol., 12, 638326*

Les expériences suivantes ont été conduites à la station expérimentale de Gongzhuling à l'Académie des Sciences Agricoles de Jilin, en Chine, de 2012 à 2017. Pendant les dix années qui ont précédé les expériences, les champs ont été utilisés pour la culture de soja.

Le climat de la région est un climat continental tempéré avec régime de moussons. Les précipitations annuelles sont de 450 à 600 mm, 80 % des précipitations totales ont lieu durant la saison de croissance des plants entre Avril et Septembre. La température moyenne annuelle est de 5-6°C.

Un champ a été découpé en parcelles sur lesquelles il y a eu

- soit une culture de soja sur toute la durée de l'expérimentation,
- soit une culture de soja suivie d'un an de culture de maïs,
- soit une culture de soja suivie de deux ans de culture de maïs.

La moitié des parcelles a reçu des engrais chimiques pendant l'expérimentation, l'autre moitié servant de contrôle. Les engrais ont été ajoutés chaque année après la récolte. L'ajout d'engrais contenant de l'azote N, du phosphore P ou du potassium K a été réalisé aux concentrations respectives de 150, 75 et 75 kg ha⁻¹ an⁻¹.

Figure 1 : Production et propriétés de sols agricoles selon le traitement

Abréviations utilisées dans le document :

A VK, potassium disponible ; A VN, azote disponible ; A VP, phosphore disponible ;

CCS, soja suivi d'un système de maïs de 2 ans ;

CCSb, soja suivi d'un système de maïs de 2 ans sans fertilisation ;

CCSF, soja suivi d'un système de maïs de 2 ans avec fertilisation ;

CS, soja suivi d'un système de maïs de 1 an ;

CSb, soja suivi d'un système de maïs de 1 an sans fertilisation ;

CSF, soja suivi d'un système de maïs de 1 an avec fertilisation ;

DOC, carbone organique dissous ; MBC, carbone de la biomasse microbienne ;

NH₄⁺-N, azote ammoniacal ;

NO₃⁻-N, azote nitrique ;

Smb, culture continue de soja sans fertilisation ;

Sm, culture continue de soja ;

SmF, culture continue de soja avec fertilisation ;

SOC, carbone organique du sol ;

TN, azote total ;

WC, teneur en eau.

Figure 1 : Propriétés du sol et productivité en fonction des traitements antérieurs de maïs et de fertilisation

	Traitement	Sm : culture continue de soja	CS : soja suivi d'un système de maïs de 1 an	CCS : soja suivi d'un système de maïs de 2 ans
NH ₄ ⁺ (mg/kg)	Avec fertilisation	20.4(1.83)a	19.4(1.26)ab	19.3(2.34)ab
	Sans fertilisation	16.5(1.18)b	21.3(1.74)a	19.5(1.92)ab
AVP, phosphore disponible(mg/kg)	Avec fertilisation	40.9	36.2	34.9
	Sans fertilisation	20.1	17.7	16.8
	Moyenne	30.5(11.6)a	27.0(10.2)b	25.9(9.9)b
AVK, potassium disponible (mg/kg)	Avec fertilisation	142.8	134.5	127.8
	Sans fertilisation	123.6	126.2	120.9
	Moyenne	133.2(12.6)a	130.4(6.7)ab	124.3(4.7)b
NO ₃ ⁻ (mg/kg)	Avec fertilisation	3.6	4.63	4.48
	Sans fertilisation	2.87	3.27	3.56
	Moyenne	3.24(0.5)b	3.95(0.76)a	4.02(0.55)a
DOC, carbone organique dissous (mg/kg)	Avec fertilisation	157.3 ns	194.8	207.1
	Sans fertilisation	117.6	152.2	161
	Moyenne	137.4(23.4)b	173.5(25.7)a	184(25.7)a
SOC, carbone organique du sol (g/kg)	Avec fertilisation	13.5	15.5	15.8
	Sans fertilisation	11.3	12.7	12.8
	Moyenne	12.4(1.25)b	14.1(1.59)a	14.3(1.69)a
TN, azote total (g/kg)	Avec fertilisation	1.58	1.65	1.63
	Sans fertilisation	1.25	1.22	1.32
	Moyenne	1.42(0.21)a	1.44(0.26)a	1.48(0.19)a
C/N	Avec fertilisation	8.56	9.43	9.7
	Sans fertilisation	9.01	10.43	9.74
	Moyenne	8.79(0.79)b	9.93(0.76)a	9.72(0.52)a
pH	Avec fertilisation	6.13	6.09	6.15
	Sans fertilisation	6.48	6.39	6.42
	Moyenne	6.3(0.2)a	6.24(0.18)a	6.29(0.16)a
WC, teneur en eau %	Avec fertilisation	13.6	13.4	13.2
	Sans fertilisation	11.3	13.5	13.2
	Moyenne	12.5(1.4)a	13.5(0.8)a	13.2(1)a
Rendement (kg/ha)	Avec fertilisation	2509	2993	3264
	Sans fertilisation	2006	2733	3025
	Moyenne	2258(294)c	2863(190)b	3144(179)8
Biomasse (kg/ha)	Avec fertilisation	9396	10077	10516
	Sans fertilisation	7335	8966	9381
	Moyenne	8365(1177)b	9522(697)a	9948(704)a

NPK a induit une amélioration significative de la teneur en AVP du sol , AVK, NH_4^+ , NO_3^- , DOC , SOC et TN , sauf pour AVK, NH_4^+ et WC dans le cadre de certains traitements d'insertion du maïs (CS et CCS).

L'engrais NPK n'a pas affecté le rapport de C/N, mais a diminué la valeur du pH du sol.

La fertilisation NPK a permis d'obtenir un rendement en soja et une biomasse aérienne plus élevés que l'absence de fertilisation

Par rapport au Sm, le CS et le CCS ont augmenté le rendement du soja et la biomasse aérienne ; le CS et le CCS ont entraîné une réduction de de l'AVP.

Le CCS a entraîné une réduction de l'AVK.

Le CS et le CCS ont augmenté les teneurs en NO_3^- , DOC et SOC sous le traitement de fertilisation au NPK.

Les insertions de maïs (CS et CCS) ont montré des teneurs plus faibles en AVP des niveaux plus élevés de NH_4^+ , NO_3^- , DOC, SOC et WC contrairement à Sm lorsqu'il n'a pas été fertilisé.

Le niveau de NH_4^+ a été significativement affecté par l'insertion du maïs et le traitement de fertilisation.

Figure 2 : Richesse spécifique bactérienne des sols selon les traitements opérés.

	Traitement	Sm : culture continue de soja	CS : soja suivi d'un système de maïs de 1 an	CCS : soja suivi d'un système de maïs de 2 ans
Shannon	Avec fertilisation	9.48(0.11)c	9.42(0.00)cd	9.36(0.02)d
	Sans fertilisation	9.71(0.04)b	9.51(0.04)c	9.87(0.07)a

Data are means (n=3), values in parentheses represent standard deviation of the mean (n=3). Different lowercase letters after values represent significant differences among all treatments based on Duncan's test ($P < 0,05$). * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

L'indice de Shannon a été significativement affecté par l'insertion du maïs et le traitement de fertilisation

Comparé à l'absence de fertilisation, le NPK a significativement diminué la diversité de Shannon sauf dans le CS

Figure 2 : Richesse spécifique bactérienne des sols selon les traitements opérés.

	Traitement	Sm : culture continue de soja	CS : soja suivi d'un système de maïs de 1 an	CCS : soja suivi d'un système de maïs de 2 ans
Shannon	Avec fertilisation	9.48(0.11)c	9.42(0.00)cd	9.36(0.02)d
	Sans fertilisation	9.71(0.04)b	9.51(0.04)c	9.87(0.07)a

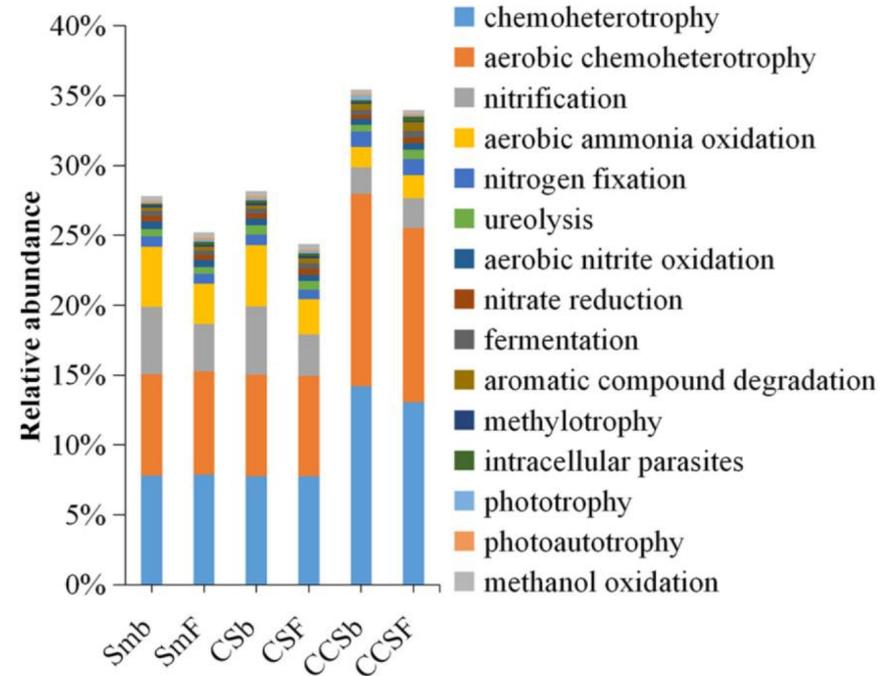
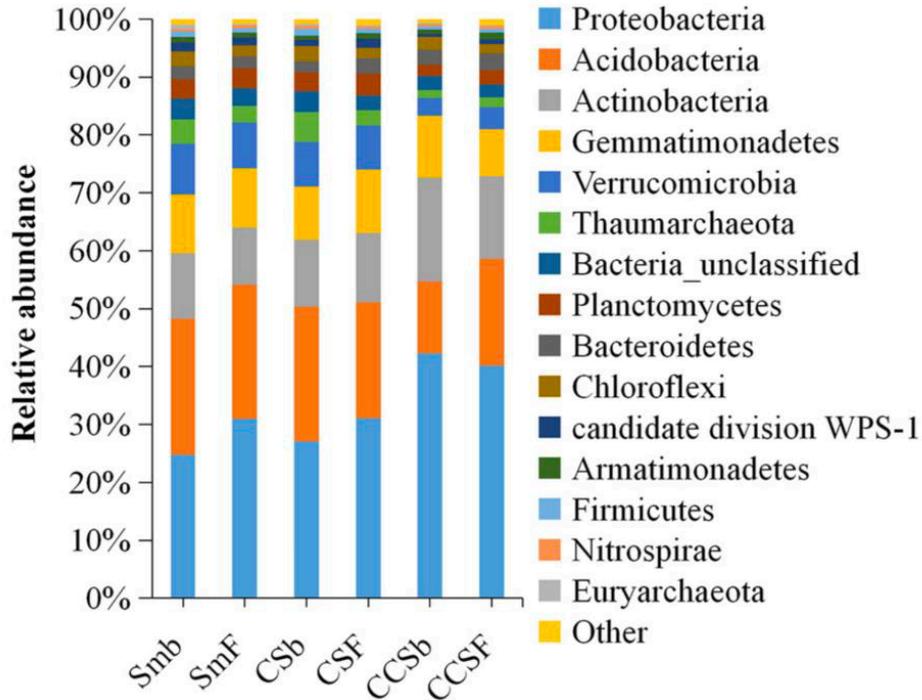
Data are means (n=3), values in parentheses represent standard deviation of the mean (n=3). Different lowercase letters after values represent significant differences among all treatments based on Duncan's test ($P < 0,05$). * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

Sans fertilisation : la valeur de l'indice de Shannon diminue avec la présence de maïs (Indice Sm > indice CS > indice CCS).

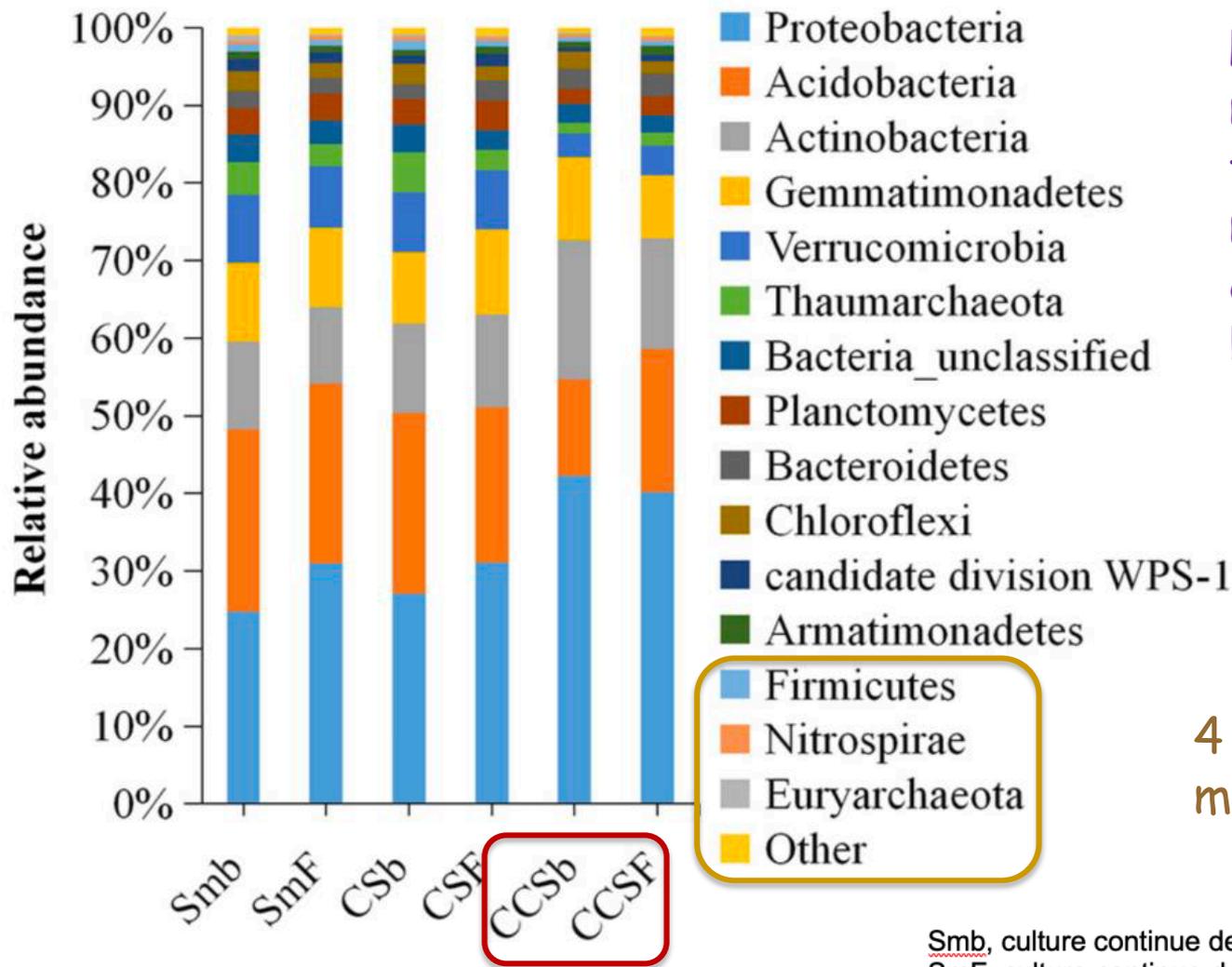
Figure 3 : Abondance relative des différents phylums et des différents groupes fonctionnels des sols selon les traitements.

Fig. 3a. Abondance relative des différents phylums selon les traitements.

Figure 3b. Abondance relative et diversité des groupes fonctionnels.



Smb, culture continue de soja sans fertilisation ;
 Sm, culture continue de soja ;
 SmF, culture continue de soja avec fertilisation ;
 CSb, soja suivi d'un système de maïs de 1 an sans fertilisation ;
 CSF, soja suivi d'un système de maïs de 1 an avec fertilisation ;
 CCSb, soja suivi d'un système de maïs de 2 ans sans fertilisation ;
 CCSF, soja suivi d'un système de maïs de 2 ans avec fertilisation ;

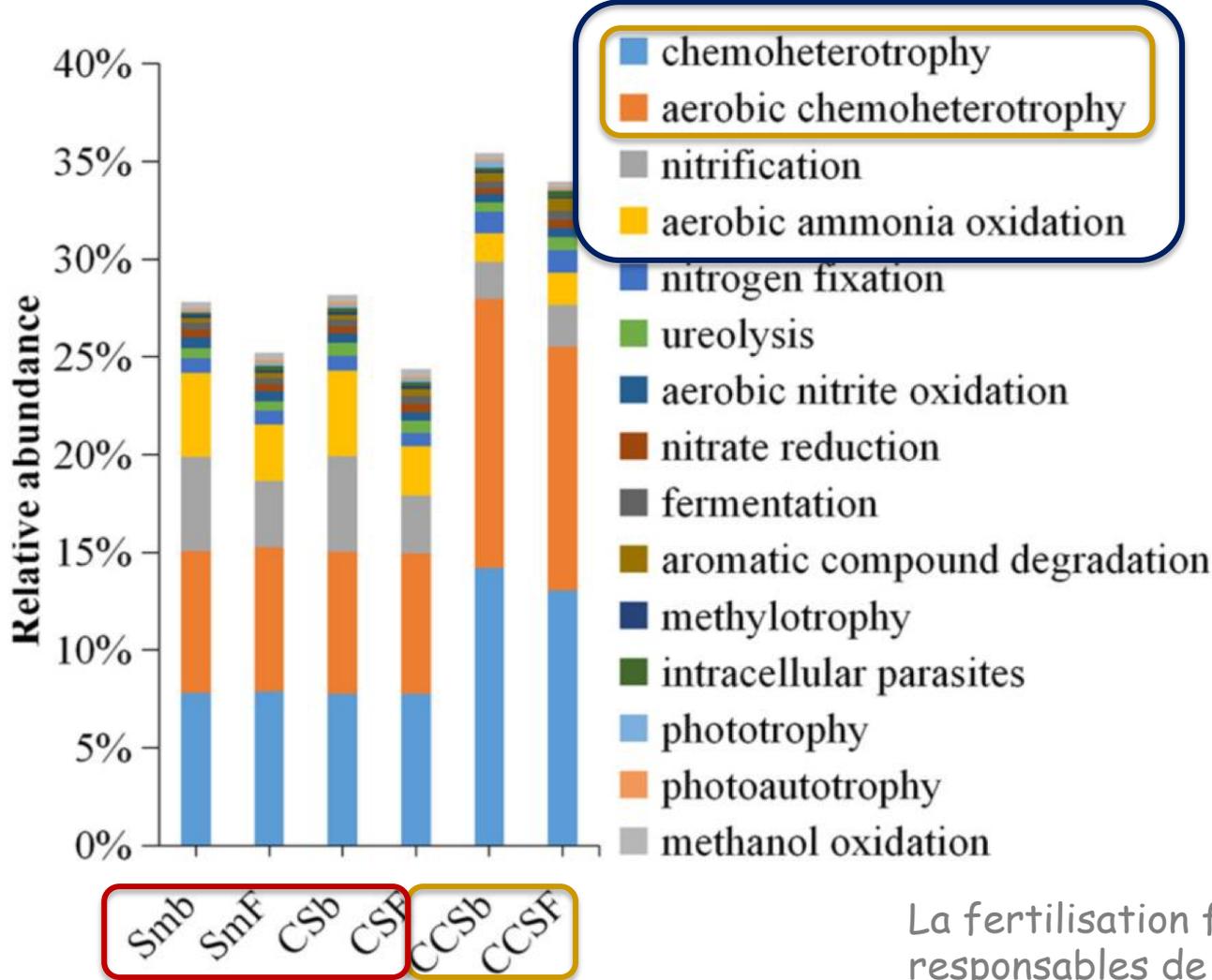


Les insertions de maïs et la fertilisation NPK ont modifié de la communauté bactérienne

4 taxons dominant le microbiote

Smb, culture continue de soja sans fertilisation
 SmF, culture continue de soja avec fertilisation
 CSb, soja suivi d'un système de maïs de 1 an sans fertilisation
 CSF, soja suivi d'un système de maïs de 1 an avec fertilisation
 CCSb, soja suivi d'un système de maïs de 2 ans sans fertilisation

Le traitement CCS a davantage modifié la communauté par rapport à Sm que le traitement CS, qu'il soit fertilisé ou non



4 groupes fonctionnels dominants quelles que soient les conditions: chimiohétérotrophie, chimiohétérotrophie aérobie, nitrification et oxydation aérobie de l'ammoniac

La culture de maïs pendant 2 ans favorise les groupes capables de chimiohétérotrophie chez CCSS

Groupes fonctionnels de Sm et CS peu modifiés par la fertilisation.

La fertilisation fait diminuer les bactéries responsables de l'oxydation et de la nitrification. (jaune et gris)

Smb, culture continue de soja sans fertilisation

SmF, culture continue de soja avec fertilisation

CSb, soja suivi d'un système de maïs de 1 an sans fertilisation

CSF, soja suivi d'un système de maïs de 1 an avec fertilisation

CCSb, soja suivi d'un système de maïs de 2 ans sans fertilisation

Insertions de maïs et fertilisation → modification significative la communauté bactérienne

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

III- LES COUPLAGES AVEC LE CYCLE DU CARBONE REDUIT

III.1 Les acteurs du couplage

III.2- Le rapport C/N de la matière organique et l'efficacité du couplage

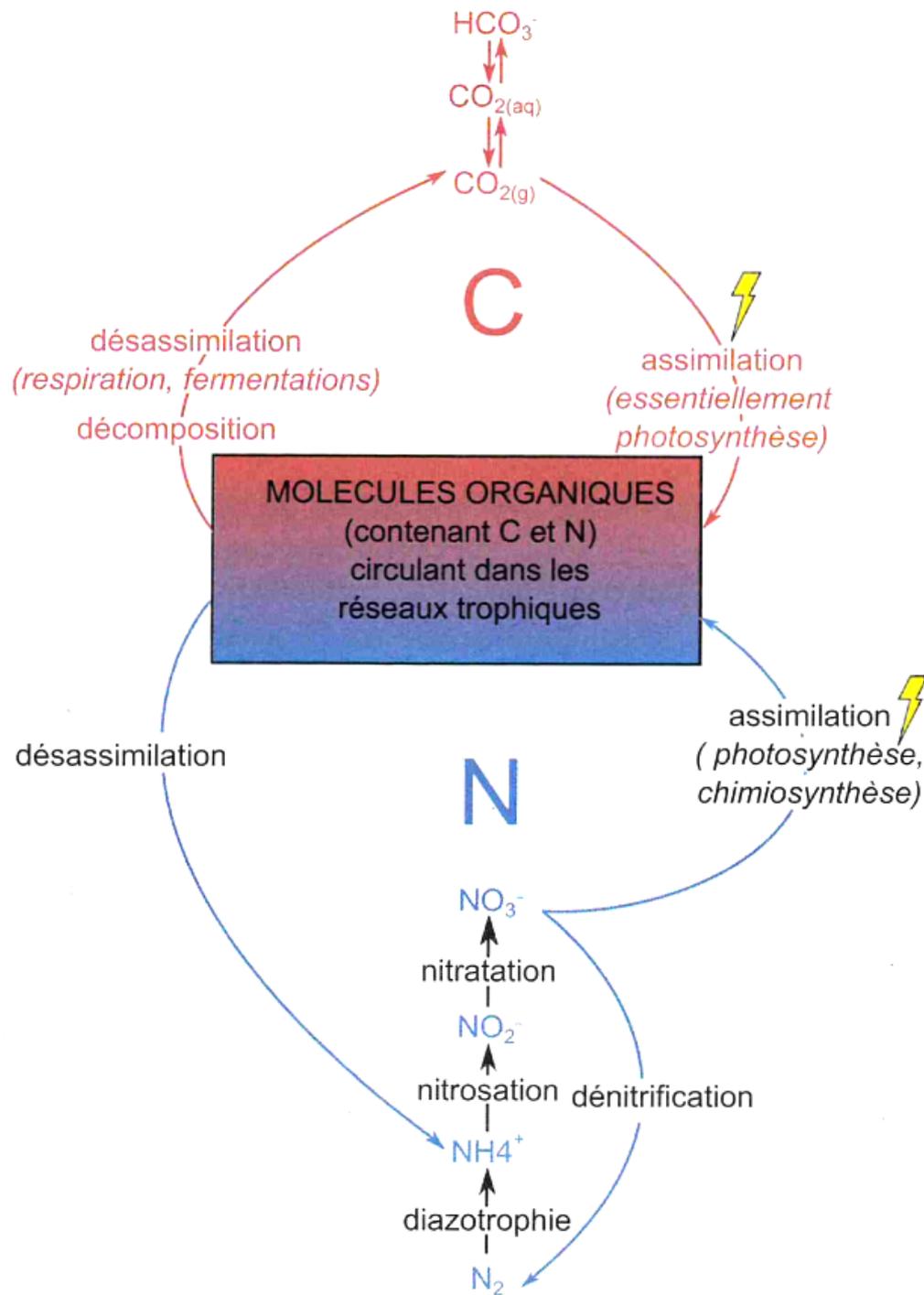
IV- LES COUPLAGES AVEC LE CYCLE DU CARBONE REDUIT

IV.1- Les acteurs du couplage

Cycle de l'azote et cycle du carbone réduit sont couplés au niveau du réservoir des molécules organiques constituant la biosphère et qui contiennent carbone et azote (protéines, acides nucléiques, etc.).

Cycle de l'azote et cycle du carbone réduit sont couplés au niveau du réservoir des molécules organiques constituant la biosphère et qui contiennent carbone et azote (protéines, acides nucléiques, etc.).

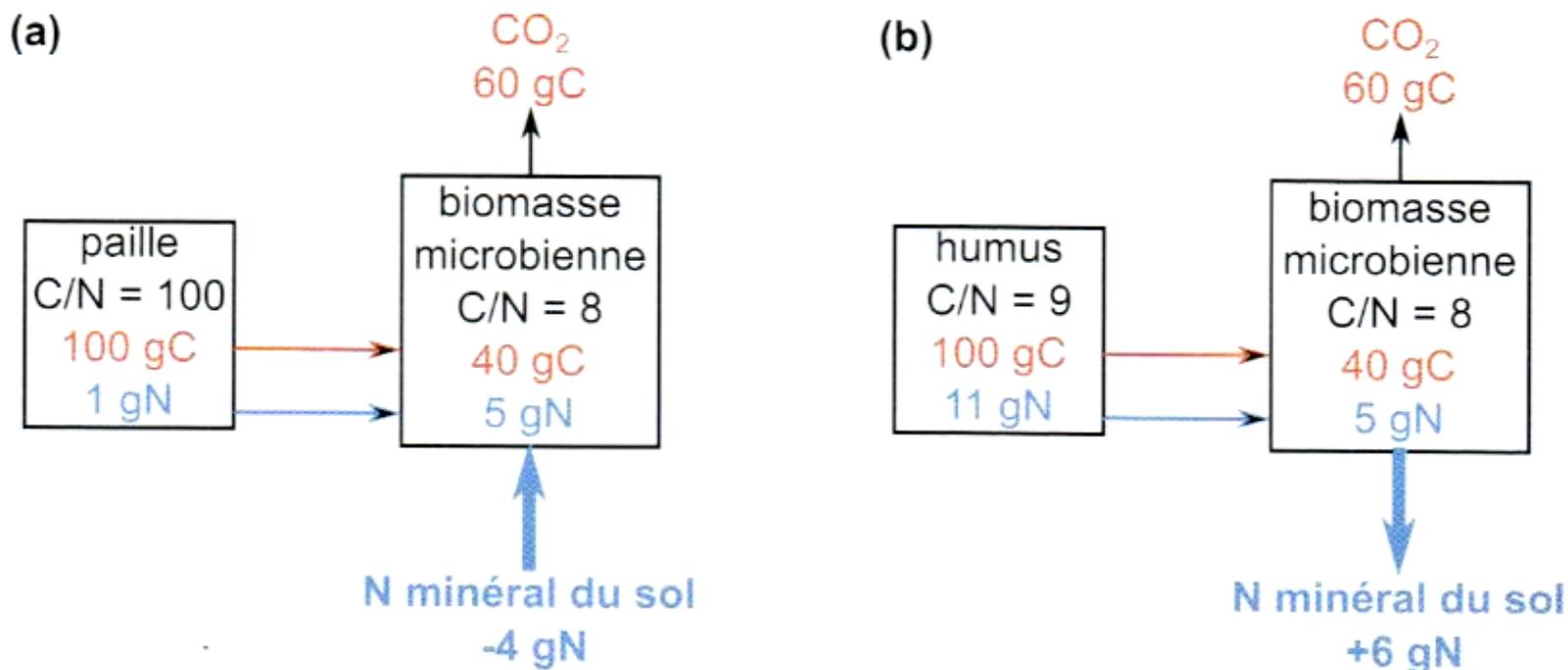
Cycle N9 : Cycle du carbone réduit et cycle de l'azote : deux cycles biogéochimiques couplés.

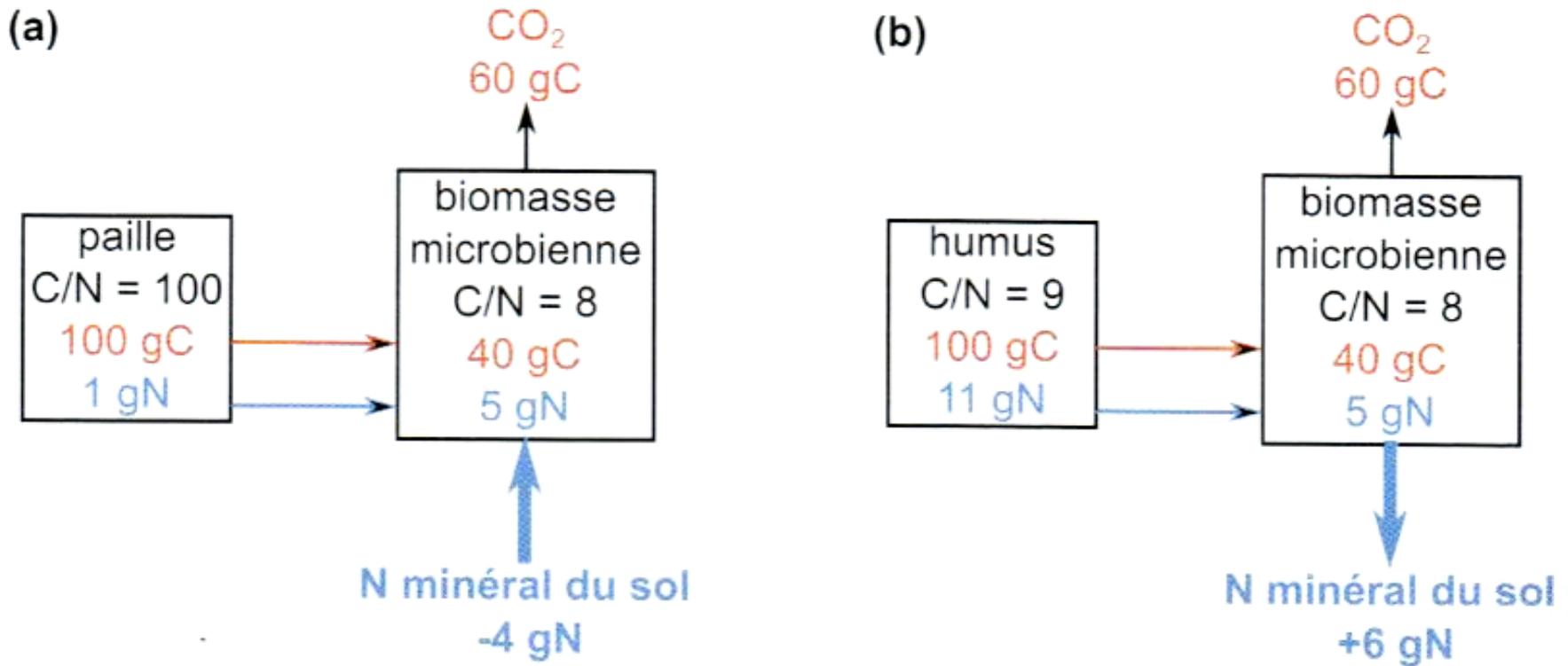


IV.2- Le rapport C/N de la matière organique et l'efficacité du couplage

Le rapport C/N de la matière organique du sol est un indicateur de l'efficacité potentielle du couplage entre les deux cycles. Si ce rapport est très différent du rapport C/N des micro-organismes hétérotrophes, l'efficacité de la décomposition peut être affectée.

Cycle N13 : Décomposition de deux sources organiques de rapports C/N contrastés et conséquences sur le stock d'azote minéral du sol (in Tout-En-Un, Dunod, 2022).





(a) Cas d'une paille (rapport C/N fort) ; (b) cas d'un humus (rapport C/N faible).
 On envisage une biomasse de carbone apporté de 100 g et un rendement d'assimilation par le microbiote de 40 %. Le rapport C/N de la matière organique apportée conditionne le devenir du stock azoté : quand le rapport C/N est fort, il y a augmentation du stock d'azote organique du sol, quand il est faible, il y a minéralisation du stock azoté.

(D'après S. Recous et al., 2017, Les sols et la vie souterraine, chapitre 3, éditions Quae).

Le rapport C/N de la matière organique entrant dans le sol est un indicateur de l'efficacité potentielle du couplage entre les deux cycles.

Figure a

Exemple de l'apport de paille : rapport C/N élevé (abondance de la cellulose qui ne contient pas d'azote), supérieur à celui des micro-organismes décomposeurs (C/N paille = 12 x C/N microbiote). L'azote nécessaire aux micro-organismes sera prélevé dans le réservoir d'azote minéral du sol : il y a appauvrissement du stock d'azote minéral du sol et stockage net d'azote organique dans le microbiote.

Si l'azote minéral vient à manquer, le développement des communautés microbiennes et la dégradation de la nécromasse seront ralenties, impactant ainsi la minéralisation du carbone organique.

Figure b.

Exemple de l'apport de fragments végétaux provenant d'une culture enrichie en azote. Le rapport C/N des intrants est faible. Dans ce cas, les besoins en azote du microbiote décomposeur sont couverts par l'apport organique. Si cet apport est excédentaire, le stock d'azote minéral peut en fait augmenter. Il y a minéralisation nette d'azote,

Dans le premier cas (rapport C/N de la matière organique fort), l'humus produit par l'activité microbienne est plutôt de type moder, alors que dans le second cas, l'humification conduit plutôt à un mull.

À lui seul, le rapport C/N de la matière organique entrante ne permet cependant pas de prédire le devenir de la matière organique de la nécrosphère.

La dégradabilité de la matière organique dépend également de ses propriétés physiques, texturales et d'autres propriétés chimiques que le seul rapport C/N ne décrit pas (par exemple la teneur en tanins, fortement limitants pour l'activité de nombreuses enzymes hydrolytiques).

De plus, du point de vue du microbiote, le rapport C/N peut varier en fonction des communautés microbiennes présentes.

Conclusion

Les approvisionnements en carbone et surtout en azote sont donc deux facteurs limitants de la croissance des végétaux. Un surplus de carbone ou d'azote augmente ainsi la productivité primaire.

Or, les activités humaines sont à l'origine d'une libération de carbone (CO_2) et d'azote réactif (NH_3 , NO_x) dans l'environnement.

Ces suppléments de carbone et d'azote pourraient donc permettre d'augmenter la productivité primaire, et donc d'augmenter la fixation de CO_2 atmosphérique par photosynthèse. Il s'agit donc ici d'un piégeage accru de carbone atmosphérique, grâce à l'excès d'azote apporté par les activités humaines: le lien entre les cycles du carbone et de l'azote est établi.

I- LES PRINCIPAUX RÉSERVOIRS DE L'AZOTE

II- LE CYCLE DE L'AZOTE ET LES FLUX ENTRE RÉSERVOIRS

III- LES COUPLAGES AVEC LE CYCLE DU CARBONE REDUIT

IV L'ACTION DE L'HOMME SUR LE CYCLE DE L'AZOTE

IV.1- Des actions positives

IV.1.1- L'utilisation des engrais azotés organiques naturels

IV.1.2- La pratique des jachères cultivées

IV.1.3 L'utilisation d'engrais minéraux

IV. 2 Des effets négatifs

IV.2.1 Les combustions

IV.2.2 L'excès d'engrais azotés organiques

IV.2.3 L'excès de nitrates

IV.3 Les perspectives

IV.3.1- Bactérisation des sols

IV.3.2 Génie génétique, végétaux transgéniques et fixation du diazote

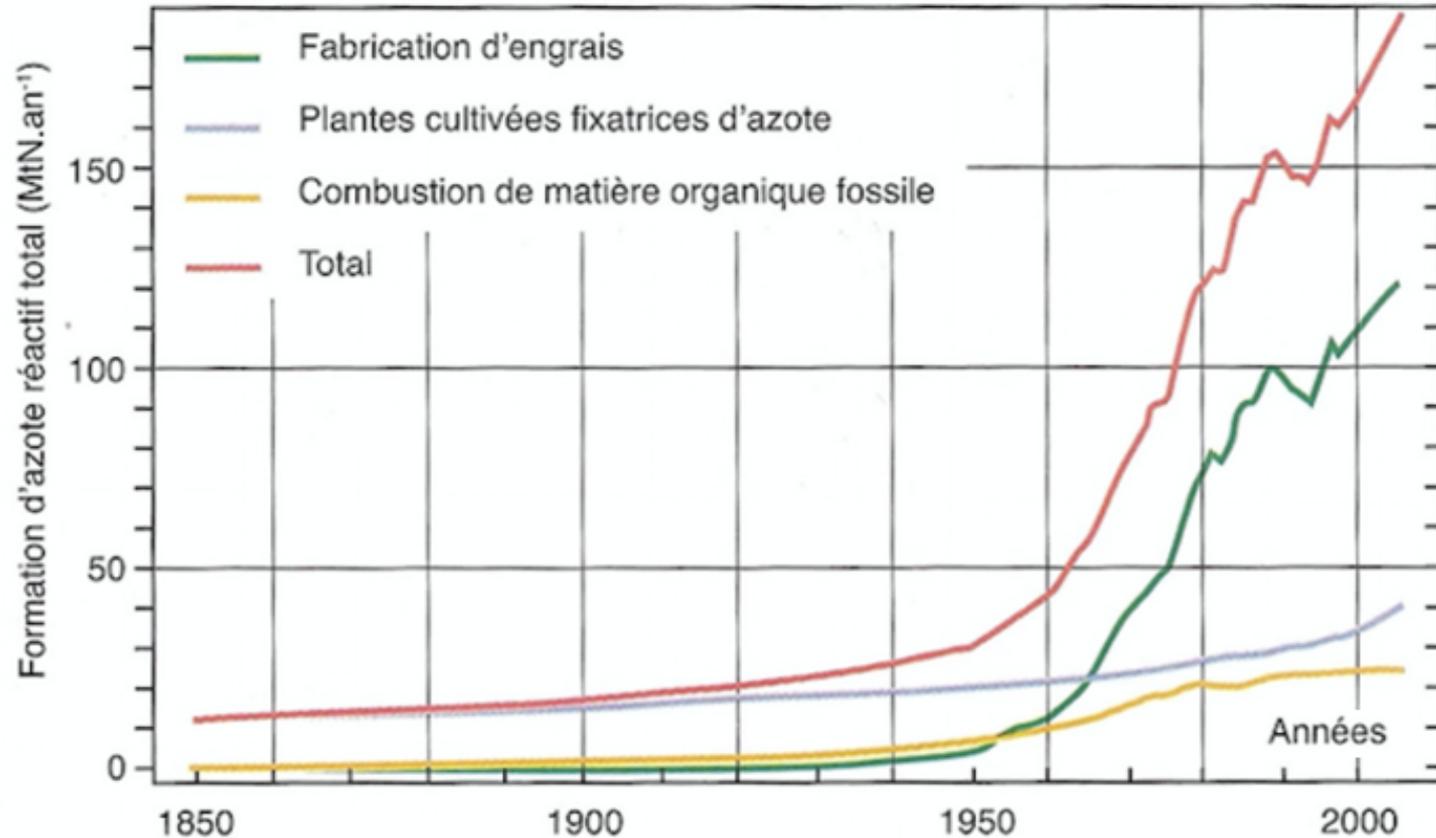
Cycle N11 : Étude document : Formation d'azote réactif par les activités humaines entre 1850 et 2005.

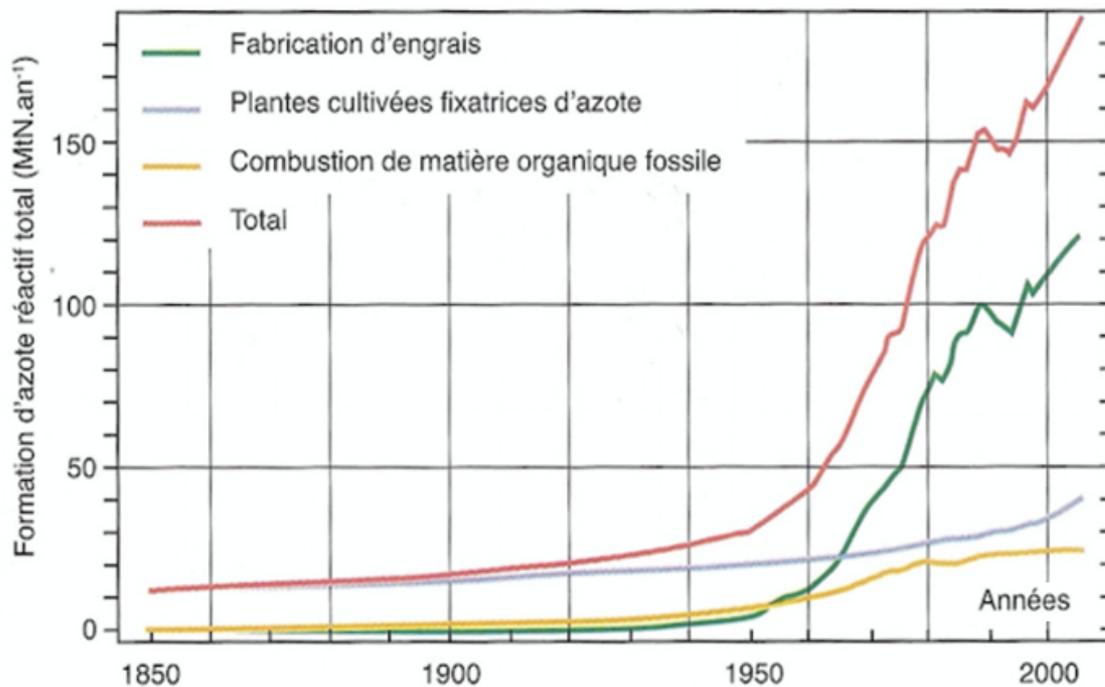
L'azote réactif total correspond à toutes les molécules azotées hors N_2 (N organique, NO_3^- , NH_4^+ , NO_2^- , N_2O) et autres molécules azotées.

La fabrication d'engrais azotés se fait à partir du N_2 atmosphérique, par le processus de Haber- Bosch, très consommateur en énergie. La culture de fabacées entraîne un accroissement important de la fixation atmosphérique du N_2 .

La combustion de matière organique fossile libère des oxydes d'azote dans l'atmosphère.

La production « naturelle » d'azote réactif total correspond à la fixation du N_2 atmosphérique par les micro-organismes du sol, symbiotiques ou non, et de l'océan pour un total de 140 et 60 MtN. an⁻¹ respectivement (d'après le 5e rapport du GIEC 2014).





Production d'importantes quantités d'azote réactif par l'homme, principalement sous forme de MO (plantes cultivées fixant N₂ atmosphérique), d'ammoniac (obtenu à partir du N₂ atmosphérique pour la fabrication d'engrais azoté et d'oxydes d'azote (produits par combustion de MO fossile).

La production anthropique a fortement augmenté depuis 1950. Elle atteint aujourd'hui 200MtN. an⁻¹ (= production naturelle).

Cycle N fortement perturbé : quantité d'N entrant 2 fois plus important

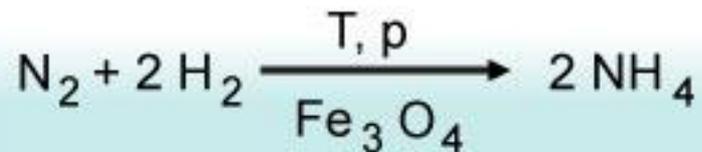
Les perturbations anthropiques du cycle de l'azote .

Le principal impact de l'humain sur le cycle de l'azote provient de l'usage de fertilisants synthétiques.

Les fertilisants synthétiques sont utilisés depuis 1905. Leur utilisation a été rendue possible et rentable grâce à l'électricité bon marché développée durant cette période. Cela a mené à une explosion de la productivité agricole. La production de nourriture per capita ou par hectare n'a jamais été aussi élevée qu'aujourd'hui. C'est la fameuse révolution verte.

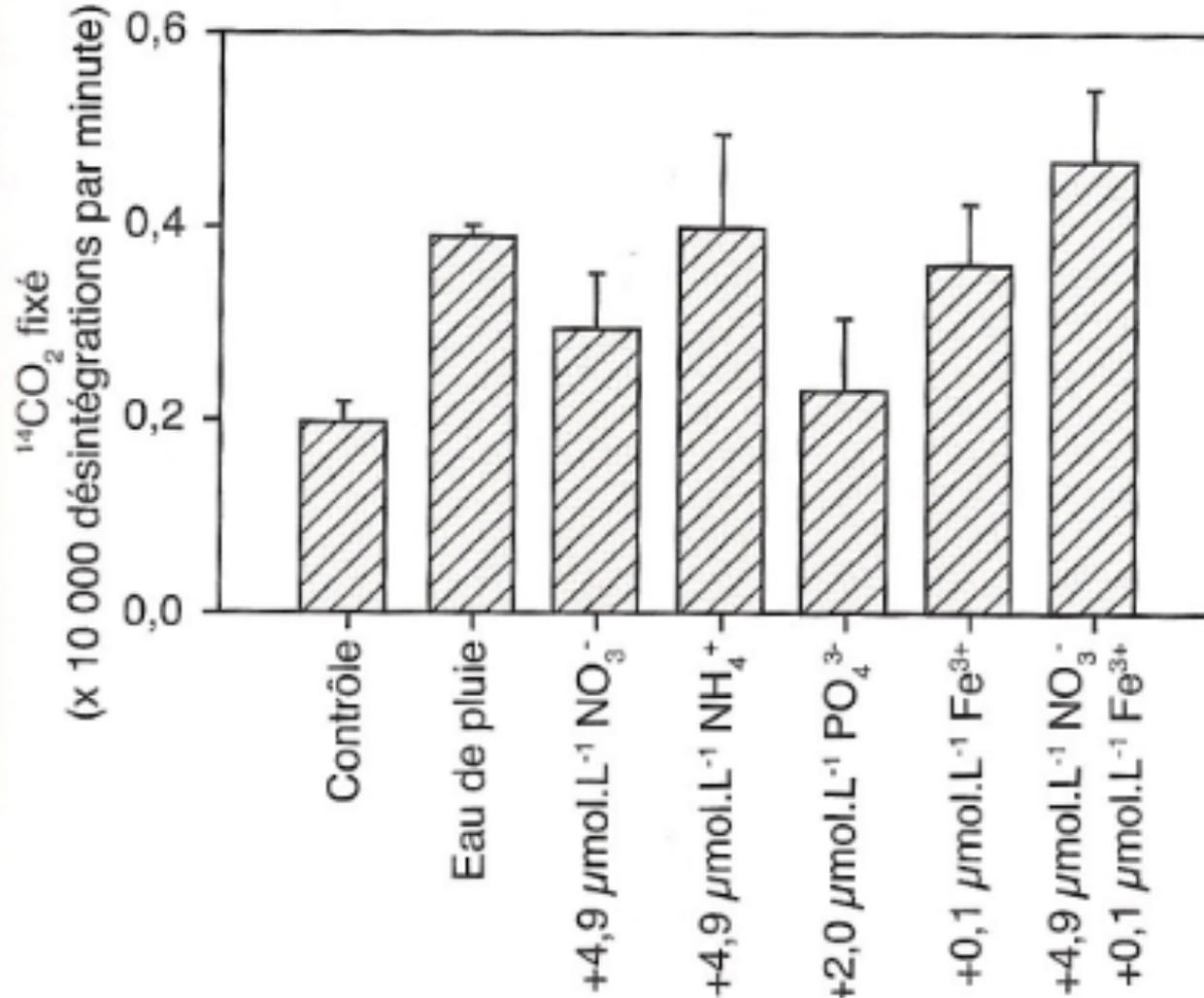
Les fertilisants azotés sont produits selon le principe de Haber-Bosch à partir d'azote et d'hydrogène moléculaires à des températures de 300-500° C et une pression de 150 à 250 atm en présence de catalyseurs, originellement de la magnétite, un oxyde de fer

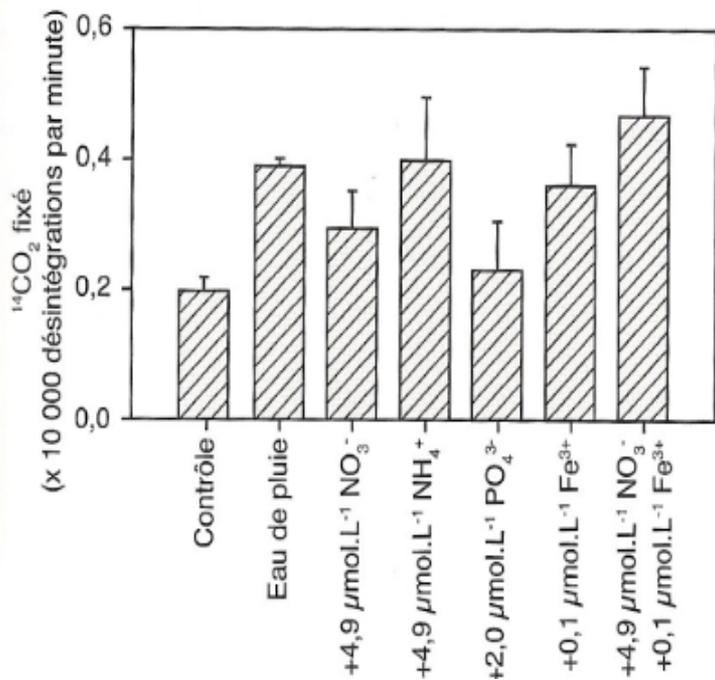
Actuellement, plus de 100 millions de tonnes d'azote sont produites par ce procédé chaque année. Entre 1 et 2% de l'énergie consommée mondialement sert à la production de fertilisants azotés. La fixation synthétique d'azote excède maintenant la fixation naturelle .



Cycle N12 : Étude document : Résultats d'expériences de fertilisation sur la productivité d'algues marines à l'origine des marées vertes.

Les algues sont cultivées dans de l'eau de mer standard (contrôle) à laquelle est ajoutée de l'eau de pluie ou différents éléments minéraux (N, Fe, P). La productivité primaire est estimée par la quantité de $^{14}\text{CO}_2$ fixée, mesurée par le nombre de désintégrations radioactives par minute. D'après Paerl (1997), Limnol. Oceanogr.

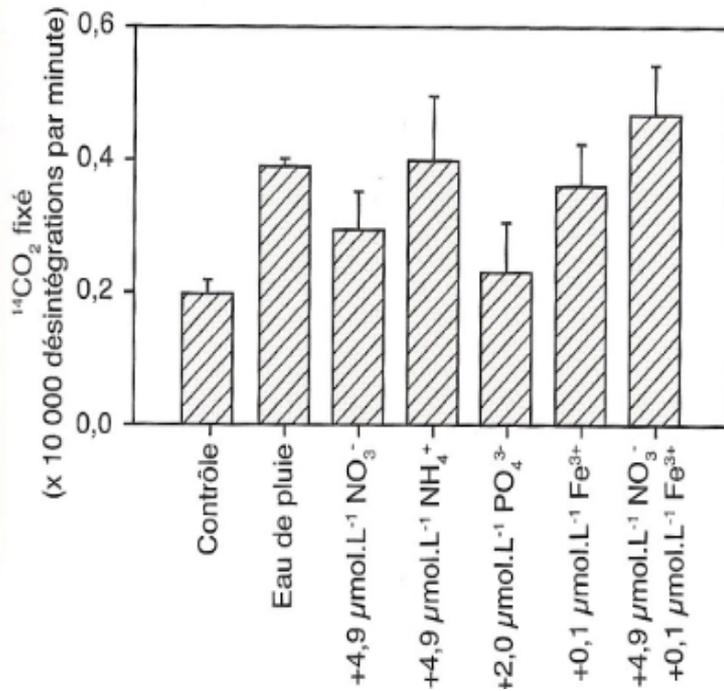




La figure s'intéresse à l'effet des fertilisations en azote, mais aussi en phosphore et en fer, sur la prolifération d'algues à l'origine des marées vertes.

L'ajout d'ions nitrates, ammonium ou fer III permet d'augmenter la productivité de 50 à 100 % par rapport au témoin. L'ajout conjoint d'ions nitrate et fer III conduit à la plus forte hausse de productivité.

Étonnamment, l'eau de pluie produit un effet similaire. Les barres d'erreurs correspondant aux écarts-types n'étant pas chevauchantes, les résultats peuvent être considérés comme significativement différents du témoin. Par contre, l'effet des ions phosphates ne modifie pas significativement la productivité des algues par rapport au témoin.

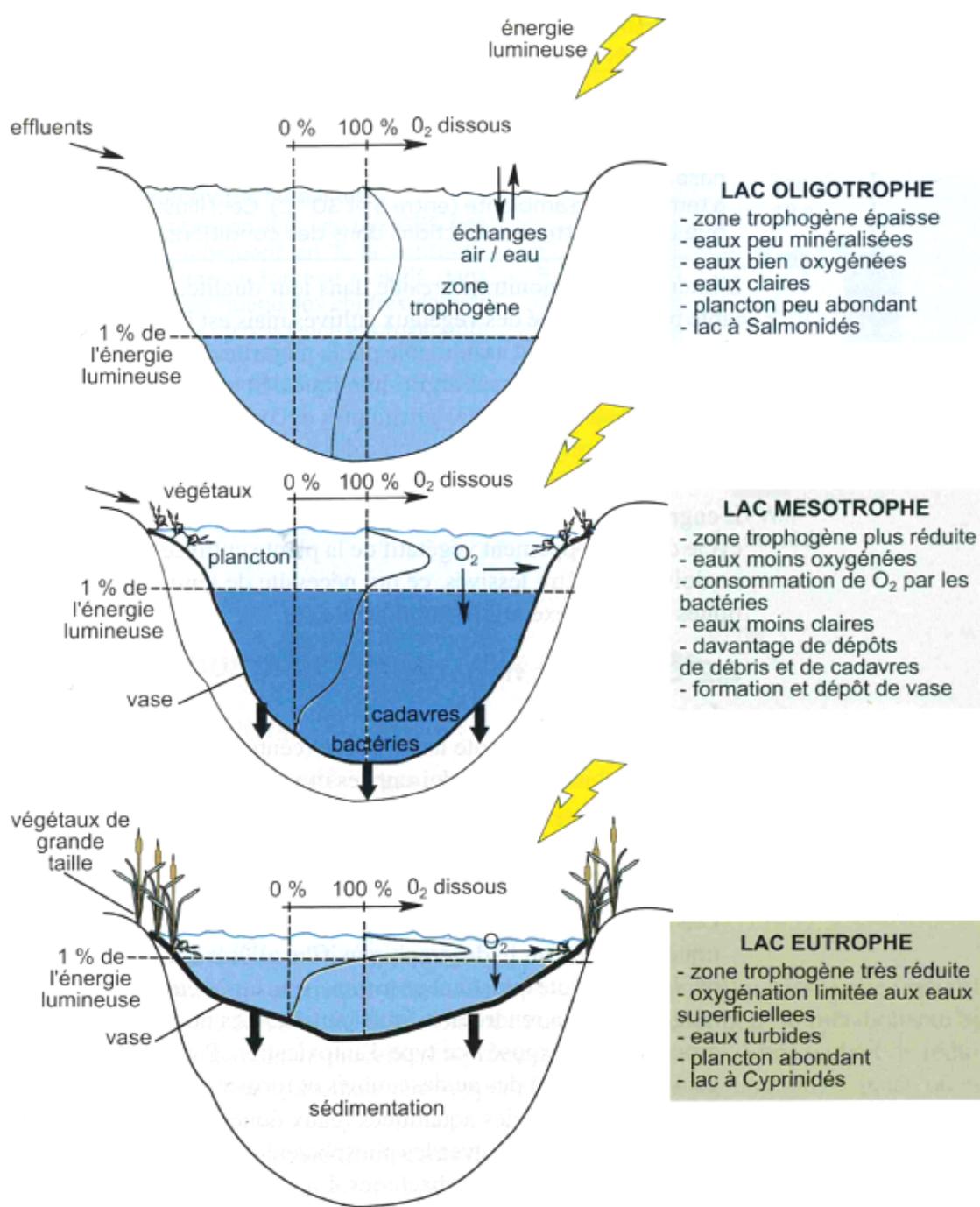


La figure s'intéresse à l'effet des fertilisations en azote, mais aussi en phosphore et en fer, sur la prolifération d'algues à l'origine des marées vertes.

L'azote est un facteur limitant de la croissance des algues, au même titre que le fer. Le phosphore a un effet limité sur les algues étudiées.

L'effet de l'eau de pluie peut s'expliquer par la présence de solutés azotés d'origine anthropique, dissous dans l'eau. Le surplus d'azote anthropique permet donc d'augmenter la productivité primaire dans certains écosystèmes, parfois de manière incontrôlée, puisque ces algues, en proliférant, sont à l'origine de marées vertes et d'une eutrophisation locale, néfaste à la biodiversité.

Le fer est sans doute un co-facteur de certaines enzymes du métabolisme azoté



L'eutrophisation des lacs alpins (d'après J. Devaux, les grandes étapes de l'évolution naturelle d'un lac)

Les lacs alpins sont naturellement **oligotrophes** : les eaux sont claires, peu minéralisée (la faible teneur en nutriments minéraux justifie le terme oligotrophe).

Par ailleurs, leur biocénose comporte une faible masse planctonique et des poissons de type salmonidé (truite..).

Enfin, ils sont généralement profonds, ce qui permet d'avoir une stratification estivale du lac.

L'été se distingue par une tranche d'eau supérieure parfaitement oxygénée et une tranche d'eau inférieure moins oxygénée (milieu hypoxique) qui reçoit moins de 1% de l'énergie lumineuse.

Les êtres vivants photolithotrophes (végétaux, algues et divers micro-organismes procaryotes) sont autotrophes à l'azote et au carbone. Les mycètes qui exploitent l'ammonium sont autotrophes à l'azote (mais hétérotrophes au carbone). Tous ces organismes sont la seule voie d'entrée de l'azote dans le réservoir organique du cycle.

Le cycle de l'azote est très dépendant des micro-organismes : bactéries fixatrices d'azote (libres ou symbiotiques), de la nitrification (bactéries nitrifiantes) et dénitrifiantes. Sans les bactéries fixatrices du diazote, le cycle serait déficitaire au niveau des sols car les nitrates y sont mal fixés et donc très lessivables.

Alors que les bactéries chimiosynthétiques ont un rôle accessoire dans le cycle du C, elles constituent ici un maillon essentiel car elles sont les seules à produire les nitrates indispensables à la majorité des autotrophes à l'azote.

Le cycle de l'azote apparait donc plus complexe que celui du carbone pour trois raisons.

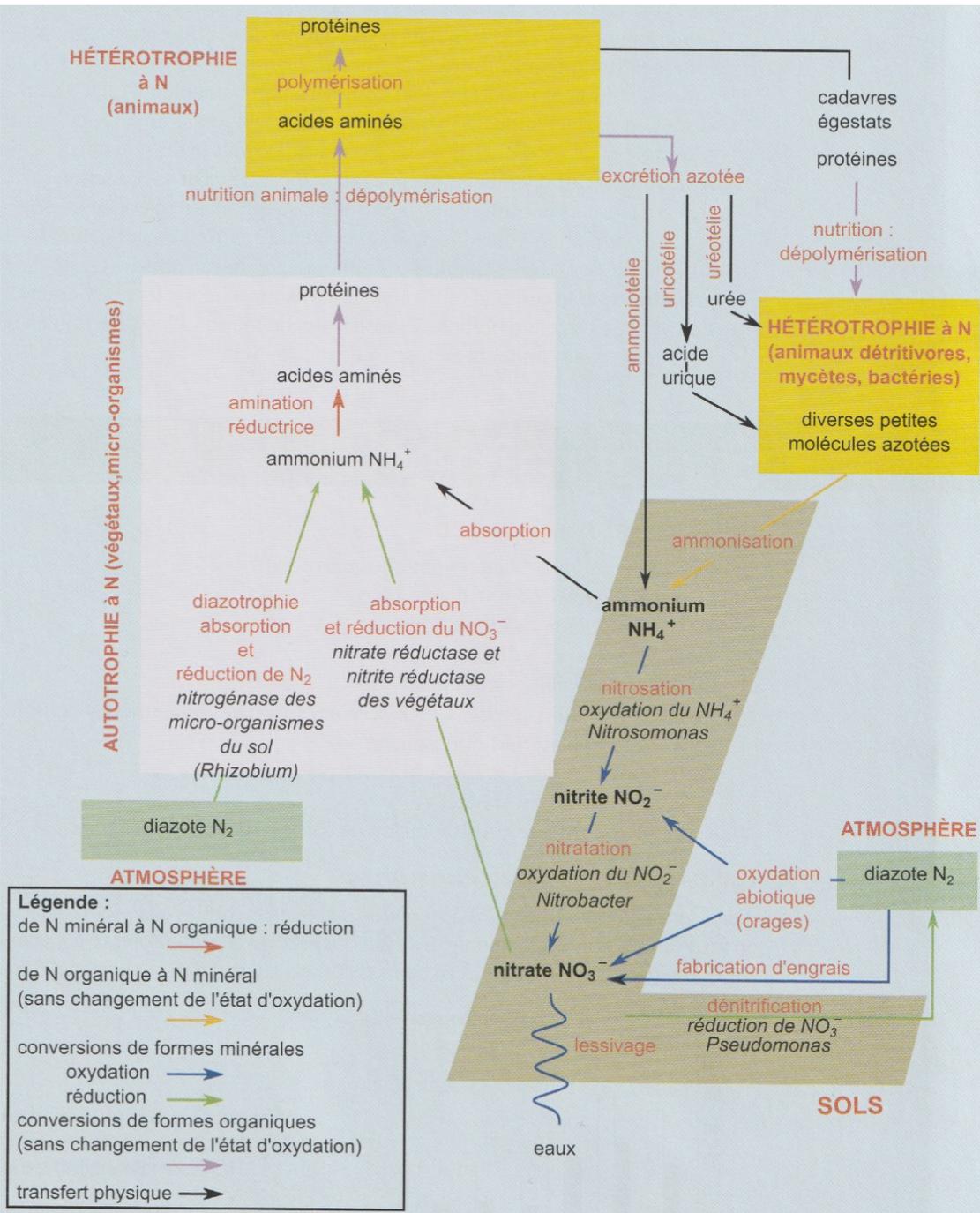
1. Tout d'abord il implique un grand nombre des formes minérales de cet élément dans l'environnement : le diazote, les formes ioniques (ammoniaque, nitrite, nitrate) et les oxydes d'azote (NO et N₂O) face au seul CO₂ (voire HCO₃⁻).
2. Il met en jeu des réductions plus poussées que celles du CO₂ ce qui exige davantage d'énergie et les rend plus difficiles. Le diazote, plus grand réservoir, qu'il soit atmosphérique ou dissous dans l'hydrosphère, est difficilement utilisable par la biosphère car sa réduction énergétiquement très coûteuse fait intervenir la nitrogénase, qui n'est possédée que par quelques organismes particuliers et qui exige un environnement cellulaire « anoxique », condition difficilement conciliable avec la respiration, principale source d'énergie.

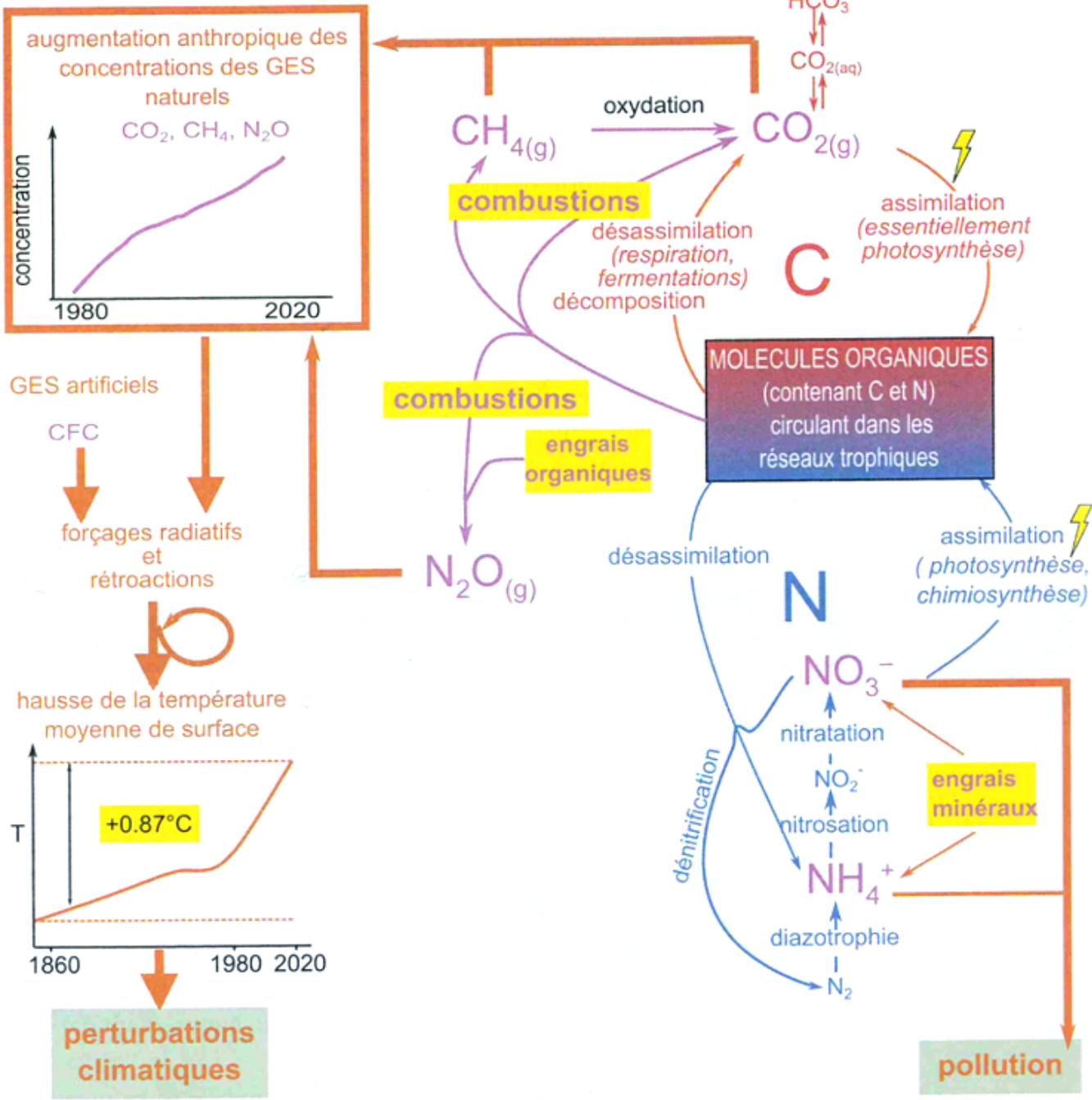
3. Enfin, sur le plan agronomique, il faut noter que le retour de l'azote organique à l'état minéral est très rapide ; une partie de l'azote minéralisé (ammoniac, nitrate, nitrite) reste disponible dans les sols alors que le carbone minéralisé (CO_2) s'en échappe irrémédiablement.

Dernier point, le cycle de l'azote mobilise des réservoirs aux masses bien plus faibles que ceux du carbone et souvent limitants en termes de productivité.

L'usage excessif d'engrais azotés perturbe l'équilibre du microbiote du sol et est responsable de la pollution des eaux (les nitrates des sols étant facilement lessivables), induisant à son tour la pullulation de photolithotrophes (marées vertes) et l'eutrophisation d'écosystèmes aquatiques.

Cycle N13 : Figure de synthèse : le cycle de l'azote





Cycle N14 : Figure de synthèse : Activités humaines et cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote

La toxicité des nitrates pour les humains

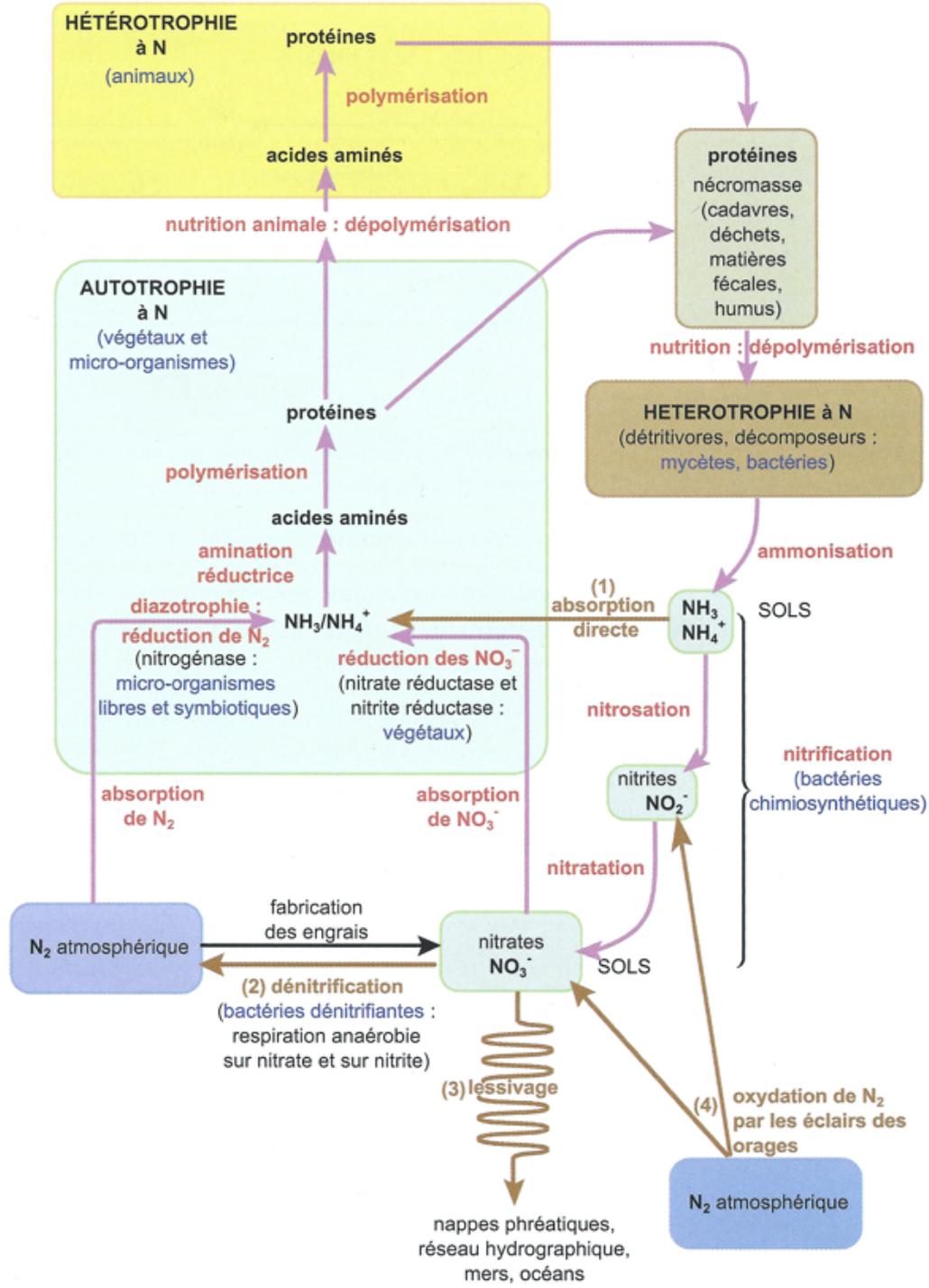


Dans l'intestin, les nitrates ingérés sont réduits en nitrites par des bactéries nitritogènes pratiquant une respiration anaérobie sur nitrate. Or les nitrites sont absorbés et pénètrent dans le sang où ils oxydent l'hémoglobine Hb-Fe^{2+} en méthémoglobine MetHb-Fe^{3+} non fonctionnelle.

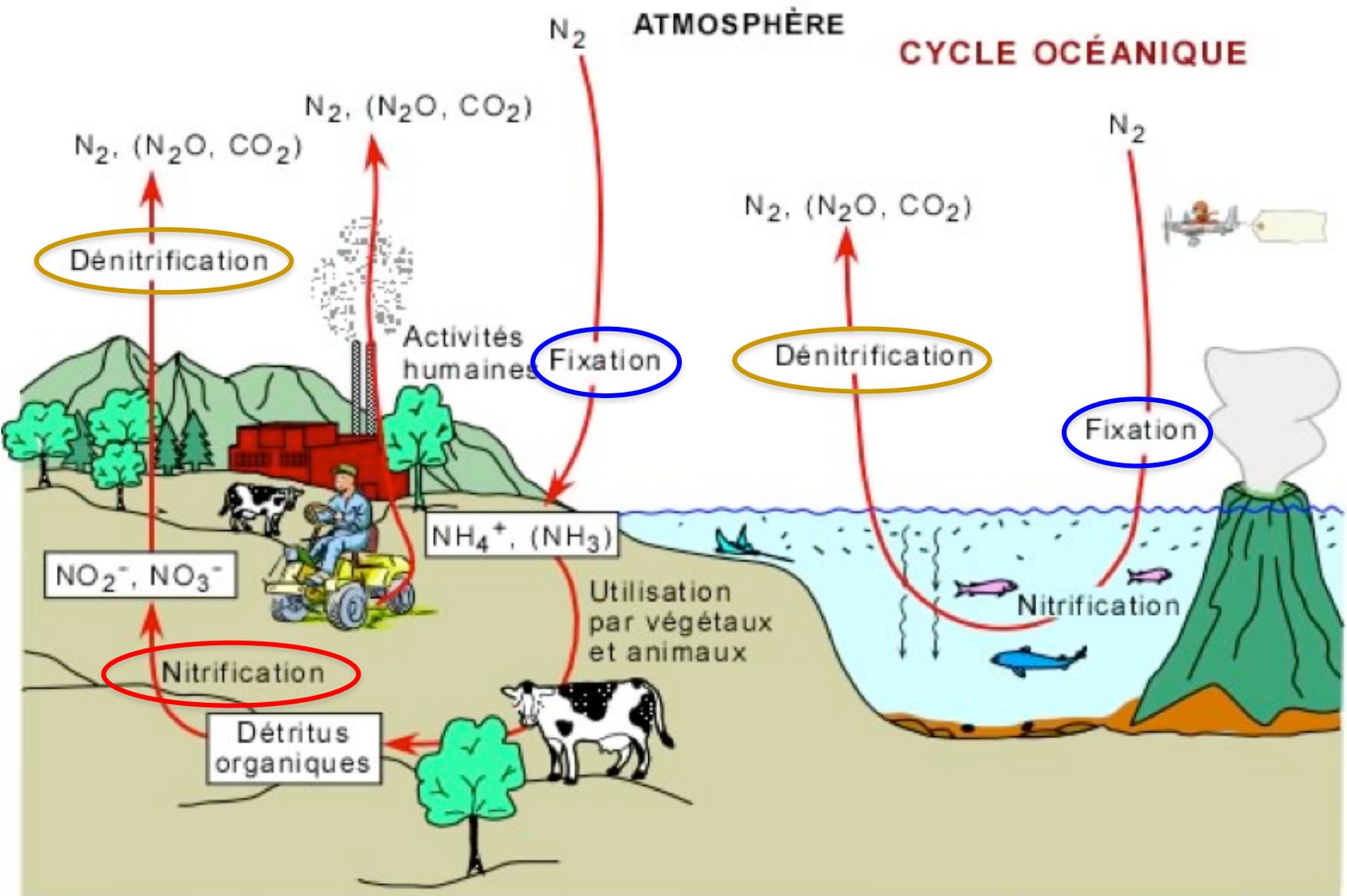
Les nourrissons de moins de 6 mois constituent le groupe le plus exposé car :

- leur sang est encore très riche en hémoglobine fœtale HbF très sensible à l'oxydation par les nitrites ;
- leurs hématies ne possèdent pas de méthémoglobine réductase qui permet de réduire la méthémoglobine MetHb-Fe^{3+} en hémoglobine Hb-Fe^{2+} fonctionnelle ;
- leur suc gastrique peu acide est favorable à la prolifération des bactéries nitritogènes.

En outre, dans les organismes des nourrissons et des adultes, les nitrites peuvent se fixer à des acides aminés et former des nitrosamines au pouvoir cancérigène.



CYCLE TERRESTRE



3 processus impliqués dans le recyclage de l'azote : **fixation** du N_2 , **nitrification** et **dénitrification**. Cycle très complexe et non équilibré car la **dénitrification** > **fixation** biotique.