



HAL
open science

Evolution du niveau de biomasse microbienne du sol au cours d'une incubation de longue durée : relations avec la minéralisation du carbone et de l'azote organique.

Bernard Nicolardot

► **To cite this version:**

Bernard Nicolardot. Evolution du niveau de biomasse microbienne du sol au cours d'une incubation de longue durée : relations avec la minéralisation du carbone et de l'azote organique.. Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol, 1988, 25 (3), pp.287-304. <hal-01863967>

HAL Id: hal-01863967

<https://institut-agro-dijon.hal.science/hal-01863967v1>

Submitted on 29 Aug 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

Évolution du niveau de biomasse microbienne du sol au cours d'une incubation de longue durée : relations avec la minéralisation du carbone et de l'azote organique

PAR

B. NICOLARDOT

*I.N.R.A. Laboratoire de Microbiologie des Sols,
B.P. 1540, 17 rue Sully, 21034 Dijon Cedex*

Synopsis: Soil microbial biomass changes, C and N mineralization were followed during a long term incubation in five different soils. The decrease of biomass during the time could be interpreted as cellular death and was well correlated to mineralizable nitrogen potentials.

Keywords: Soil microbial biomass — organic carbon mineralization — mineralizable N — Kinetic analysis — long term incubation.

INTRODUCTION

La minéralisation de l'azote organique du sol est liée à la présence de populations microbiennes, une relation entre la taille de ces populations et leur activité minéralisatrice étant souvent mise en évidence (THORNTON & GRAY, 1930; LAUDELOUT & LAMBERT, 1982; CAMPBELL & BIEDERBECK, 1982). En réalité, ce sont surtout les variations saisonnières qui sont étudiées, lesquelles se traduisent entre autres par une mortalité partielle de la microflore (LAUDELOUT *et al.*, 1978). Ces variations saisonnières ont principalement pour origine des modifications physiques du milieu qui entraînent des stress et une mortalité d'une partie de la microflore : alternances gel-dégel (SHIELDS *et al.*, 1974; CAMPBELL *et al.*, 1970), alternances séchage-réhumectation (AHMAD *et al.*, 1973; MARUMOTO *et al.*, 1977 a, b; MAEDA & SHIGA, 1978; BOTTFNER, 1985). Mais les facteurs nutritionnels tels que l'apport de matière organique

Reçu le 31-5-1988.

Accepté le 12-10-1988.

ou la présence d'une culture peuvent également intervenir (ADAMS & LAUGHLIN, 1981). Par ailleurs, un changement de système de culture et les pratiques culturales (ADAMS & ADAMS, 1983; AYANABA *et al.*, 1976; LYNCH & PANTING, 1982) ont également une influence et entraînent une modification du niveau de biomasse.

Que ce soit par son renouvellement ou par une mortalité partielle, la microflore est donc susceptible de libérer des éléments minéraux assimilables par les plantes (LETHBRIDGE & DAVIDSON, 1983; AMBROZOVA, 1979). La biomasse microbienne, par sa fonction source, peut donc être assimilée à un compartiment de matière organique potentiellement soumis à la minéralisation (ANDERSON & DOMSCH, 1980; MARUMOTO *et al.*, 1982; MARAMUTO, 1984); il est fort probable qu'elle participe en tant que telle au stock d'azote potentiellement minéralisable du sol.

Cette dernière notion est d'une réelle importance, car elle permet d'appréhender la capacité du sol à fournir de l'azote (STANFORD, 1982), cette donnée étant nécessaire à l'établissement des bilans de prévision de fertilisation. Une des approches les plus réalistes pour accéder à l'azote potentiellement minéralisable consiste à placer le sol en incubation de longue durée (CATROUX *et al.*, 1987). Les conditions d'incubation (température, humidité) sont maintenues rigoureusement constantes ce qui exclut toute prise en compte des modifications du milieu. Une littérature importante (STANFORD, 1982) traite des problèmes et des applications de cette méthode, mais en réalité peu d'études abordent la modification des caractéristiques biologiques des sols placés dans de telles conditions.

L'objectif de notre travail a donc été double :

- d'une part, nous avons étudié l'évolution du niveau de biomasse de différents types de sols au cours d'une incubation de longue durée, parallèlement au suivi de la minéralisation du carbone et de l'azote de ces sols;

- d'autre part, dans l'hypothèse d'une évolution de biomasse, nous avons tenté de quantifier la part des quantités d'azote minéralisées qui revient directement à une évolution du compartiment biomasse et ce, en condition standard et en absence de modifications du milieu.

I. - MATÉRIELS ET MÉTHODES

A. Sols.

Les cinq sols étudiés ont été prélevés dans le département de la Côte-d'Or (France). Ils constituent un échantillonnage représentatif des différents types de sols rencontrés dans notre région. Prélevés en sortie d'hiver, les sols ont été tamisés à la maille carrée de 5mm et conservés frais à 8°C. Leurs caractéristiques sont données dans le tableau I.

B. Incubations.

Les incubations de sols ont été réalisées à 28°C pendant une durée de 56 semaines. Le choix de ces paramètres a pour objectif essentiel de pouvoir déterminer, avec le maximum de précision, la taille et les vitesses de décomposition des compartiments mis en jeu, ce qui n'est pas permis pour des incubations de plus courte durée (MARY & RÉMY, 1979; STANFORD *et al.*, 1974). Ces incubations ont été conduites sur des échantillons équivalents à 40 g de sol sec, à raison de 4 répétitions par traitement. Ces échantillons contenus dans des pots en polypropylène de 50 ml ont été placés dans des bocaux hermétiques d'une contenance de 2 l

TAB. I. — Caractéristiques des sols étudiés

Sols	Granulométrie en %					Carbone (‰)
	Argiles	Limons fins	Limons grossiers	Sables fins	Sables grossiers	
Bressey : sol humifère calcaire.	40,9	41,4	4,7	6,0	7,0	46,5
Saulieu : sol sableux sur arènes granitiques.	14,7	10,5	1,1	13,6	60,1	14,3
Dijon : sol brun calcique.	32,8	31,7	21,8	11,2	2,5	12,0
Auxonne : sol sableux à hydromorphie de nappe.	10,4	8,4	2,6	16,9	61,7	12,8
Villers : sols alluvial de la vallée de l'Ouche.	43,3	23,6	16,3	10,7	6,1	18,3

Sols	Azote (‰)	C/N	pH eau	CaCO ₃ (%)	Capacité d'échanges en cations (meq/100 g)	Humidité équivalente à 1 000 g (%)
Bressey : sol humifère calcaire.	5,25	8,9	7,9	29,1	30,0	36,9
Saulieu : sol sableux sur arènes granitiques.	1,51	9,5	5,8	0,21	8,6	14,2
Dijon : sol brun calcique.	1,44	8,3	7,5	0,4	20,8	25,2
Auxonne : sol sableux à hydromorphie de nappe.	0,97	13,2	7,3	0,3	8,3	10,2
Villers : sols alluvial de la vallée de l'Ouche.	2,54	7,2	7,7	0,6	21,3	26,6

(5 pots par bocal), la pression partielle en CO₂ étant maintenue proche de zéro par un piège à soude (20 ml NaOH 0,4 N) renouvelé tous les 15 jours. L'humidité des sols a été contrôlée mensuellement par pesée et maintenue proche de l'humidité équivalente.

La respiration des sols placés dans les bocaux a été mesurée après transvasement et incubation des échantillons dans des fioles plasma de 575 ml, le piégeage du CO₂ étant assuré par 10 ml de NaOH 0,25 N; les pièges ont été renouvelés tous les 15 jours dans le cas où les intervalles de temps entre 2 mesures excédaient 2 semaines. Le transvasement a été effectué de la façon suivante : exceptés les échantillons servant au premier mois d'incubation qui ont été disposés dès le départ dans des fioles à plasma, ceux qui ont servi au prélèvement n+1, ont été transvasés dans des fioles plasma 2 ou 4 semaines avant le prélèvement n. Cela permet ainsi d'éviter de prendre en compte les phénomènes d'extra-minéralisation liés aux modifications que subit le sol durant cette manipulation, la respiration des échantillons qui servent au prélèvement n+1 n'étant effectivement enregistrée qu'entre les prélèvements n et n+1; les différentes mesures ont servi ensuite à déterminer la courbe cumulative de respiration globale des sols. Les points expérimentaux indiqués dans la figure 1 correspondent aux différentes dates de prélèvement.

L'azote minéral a été extrait dans les fioles plasma par agitation du sol en présence de KC1 N (1 heure à 20°C). Les dates de prélèvement retenues ont été 0, 1, 2, 4, 6, 8, 12, 16, 24, 28, 32, 40, 48 et 56 semaines.

L'azote et le carbone de la biomasse microbienne ont été déterminés à 0, 4, 24 et 56 semaines sur certains échantillons de sol provenant des bocaux à l'aide de la méthode de

fumigation-incubation proposée par JENKINSON & POWLSON (1976). A la date retenue, les échantillons ont été fumigés selon le protocole décrit par CHAUSSOD *et al.* (1986 a). Les sols ont été ensuite placés dans des fioles de 575 ml et incubés pendant 14 jours à 28°C, les quantités de CO₂ dégagées et d'ammonium produit étant mesurées à 7 et 14 jours. Les teneurs en carbone et azote de la biomasse microbienne ont été alors calculées respectivement à l'aide des formules établies par CHAUSSOD & NICOLARDOT (1982) et NICOLARDOT & CHAUSSOD (1986). Pour le carbone, les teneurs ont été exprimées en C-biomasse en utilisant la valeur du coefficient Kc déterminée pour les sols, Bressey, Saulieu, Dijon, Auxonne et Villers (CHAUSSOD *et al.*, 1986 b), soit respectivement 0,39, 0,36, 0,41, 0,42 et 0,42 : C-biomasse = C-Flush/Kc avec C-Flush qui correspond à la différence des quantités de C-CO₂ dégagées dans le traitement fumigé entre 0-7 jours d'incubation et 7-14 jours. Pour l'azote, compte tenu des problèmes liés à l'estimation du coefficient Kn, les chiffres ont été exprimés au moyen de la quantité N-flush : N-flush correspond à la différence des quantités d'ammonium produites dans le traitement fumigé entre 0-7 jours d'incubation et 7-14 jours.

C. Dosages chimiques.

Le CO₂ dégagé pendant l'incubation et piégé par la soude a été dosé par colorimétrie en flux continu (CHAUSSOD *et al.*, 1986 a).

L'ammonium a été dosé par colorimétrie en flux continu d'après le principe de Berthelot selon une adaptation de la méthode proposée par CROOKE & SIMPSON (1971).

Les nitrates et nitrites ont été également dosés en flux continu par la méthode Griess-Ilosvay selon une technique voisine de celle proposée par DORICH & NELSON (1984).

D. Calculs informatiques.

Le traitement informatique des données a été réalisé sur ordinateur Mini 6 CII-Honeywell-Bull à l'aide des programmes du logiciel Amance (BACHACOU *et al.*, 1981). Les ajustements ont été calculés avec les programmes d'ajustement non linéaire, cette méthode permettant de minimiser l'erreur lors de l'estimation des paramètres (TALPAZ *et al.*, 1981; SMITH *et al.*, 1980).

II. — RÉSULTATS

A. Minéralisation du carbone

Les quantités de CO₂ dégagées par les cinq sols durant l'incubation sont présentées dans la figure 1. Ces données sont confrontées à un modèle de décomposition du carbone organique faisant intervenir deux compartiments, l'un facilement minéralisable (Cm) qui se dégrade selon une cinétique de 1^{er} ordre (coefficient de vitesse de minéralisation Km), l'autre difficilement minéralisable qui se décompose selon une cinétique d'ordre 0 (vitesse de minéralisation α).

$$C - CO_2 = Cm \cdot (1 - e^{-Km \cdot t}) + \alpha \cdot t.$$

Ce choix est dicté par le fait que l'utilisation d'un modèle à deux compartiments se décomposant chacun selon des cinétiques de 1^{er} ordre, n'améliore pas les ajustements par ailleurs très bons et entraîne une grande imprécision sur l'estimation de

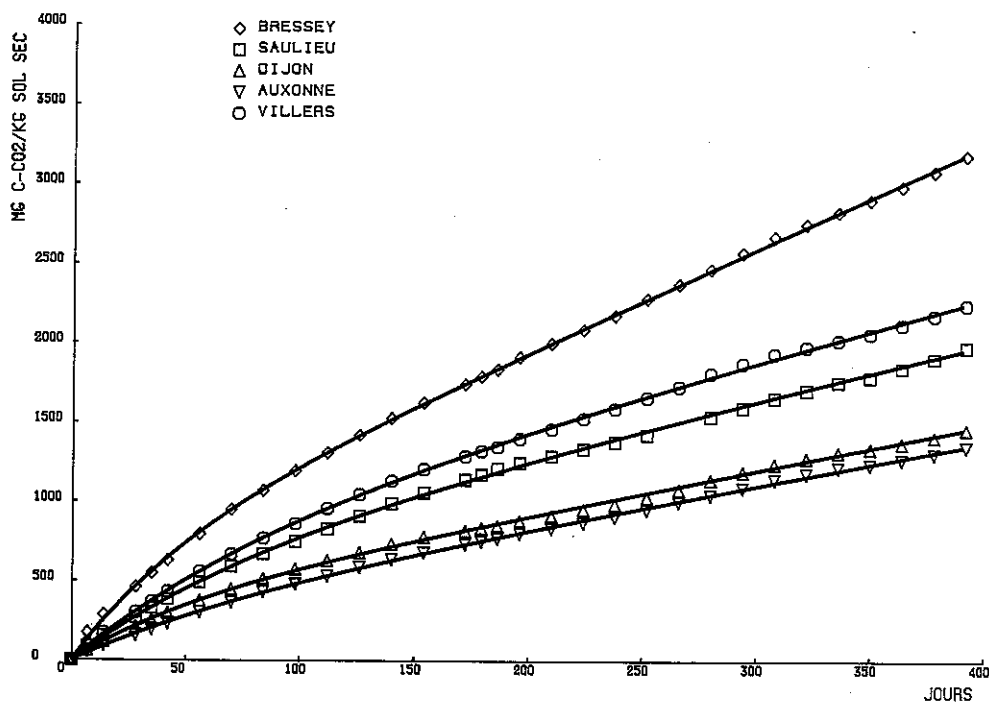


FIG. 1. — Dégagement cumulé de CO₂ des cinq sols étudiés. (Coefficients de variation inférieurs à 5 %).

la taille et de la vitesse de minéralisation du compartiment difficilement minéralisable, ces deux paramètres étant fortement corrélés entre eux. L'estimation des paramètres par ajustement non linéaire (Tableau II) montre que la taille du compartiment Cm représente selon les sols 1,4 à 4,3 % du carbone organique total. La demi-vie de ce compartiment (Log 2/km) est comprise entre 4,8 et 8,7 semaines.

Enfin, le taux de minéralisation du carbone (carbone minéralisé × 100/carbone organique total) pour la durée de l'incubation, est compris entre 11 et 14 %, excepté pour le sol le plus organique (Bressey) où sa valeur est égale à 6,8 %.

B. Minéralisation de l'azote.

Les courbes de minéralisation de l'azote sont reproduites dans la figure 2. Le modèle retenu est celui proposé par STANFORD & SMITH (1972) qui considèrent la minéralisation de l'azote comme étant la résultante de la décomposition d'un seul compartiment (No) qui se minéralise selon une cinétique d'ordre 1.

$$N \text{ minéralisé} = N_0 (1 - e^{-k \cdot t})$$

En effet, le choix d'un modèle bicompartimental, avec un compartiment difficilement minéralisable qui suit ou non une cinétique de décomposition d'ordre 1, entraîne une imprécision sur tous les termes du modèle. Par ailleurs, il est notable de constater que les valeurs des coefficients d'ajustement (Tableau II) pour l'azote sont inférieures à ceux du carbone.

TAB. II. — Paramètres cinétiques de l'évolution du carbone et de l'azote minéral dans les cinq sols étudiés

Sol	r^2	Carbone		α (mg C. kg ⁻¹ . j ⁻¹)	Log 2/Km (semaines)
		Cm (mg C. Kg ⁻¹)	Km (j ⁻¹)		
Bressey.	1,0	645,7 (26,1)	0,0207 (0,0014)	6,48 (0,09)	4,8
Saulieu.	1,0	598,0 (40,6)	0,0123 (0,0010)	3,49 (0,11)	8,1
Dijon.	1,0	300,0 (27,5)	0,0130 (0,0015)	2,69 (0,08)	7,6
Auxonne.	1,0	347,2 (20,7)	0,0177 (0,0016)	2,84 (0,07)	5,6
Villiers.	1,0	716,8 (43,1)	0,0114 (0,0008)	3,92 (0,11)	8,7

Sol	r^2	Azote		KNo (mg N. Kg ⁻¹ . j ⁻¹)	Log 2/K (semaines)
		No (mg N. Kg ⁻¹)	K (j ⁻¹)		
Bressey.	0,997	336,8 (30,0)	0,201 . 10 ⁻² (0,239 . 10 ⁻³)	0,677	48,8
Saulieu.	0,986	201,6 (24,3)	0,301 . 10 ⁻² (0,548 . 10 ⁻³)	0,607	32,8
Dijon.	0,990	104,2 (12,1)	0,266 . 10 ⁻² (0,447 . 10 ⁻³)	0,277	37,4
Auxonne.	0,992	87,0 (5,6)	0,404 . 10 ⁻² (0,44 . 10 ⁻³)	0,349	24,4
Villiers.	0,994	235,2 (25,5)	0,219 . 10 ⁻² (0,32 . 10 ⁻³)	0,515	45,2

Nota : entre parenthèses, écart-type des estimateurs des paramètres.

Les valeurs des paramètres du modèle sont présentées dans le tableau II. Le compartiment No représente selon les sols entre 6 et 14 % de l'azote total. Les demi-vies de ce compartiment sont comprises entre 24 et 49 semaines, ce qui signifie que seulement 54 à 80 % de No est minéralisé durant les 56 semaines que dure l'incubation. En définitive, les taux de minéralisation de l'azote, sur la totalité de l'incubation, sont compris entre 3,5 et 9,1 %. Par ailleurs, le rapport carbone minéralisé/azote minéralisé évolue, quel que soit le type de sol, dans une fourchette de valeurs relativement étroite (entre 15 et 20).

C. Évolution de la biomasse microbienne.

Les évolutions du niveau de biomasse-carbone et des quantités de biomasse-azote minéralisées après fumigation (flush - N) sont respectivement présentées dans les figures 3 et 4.

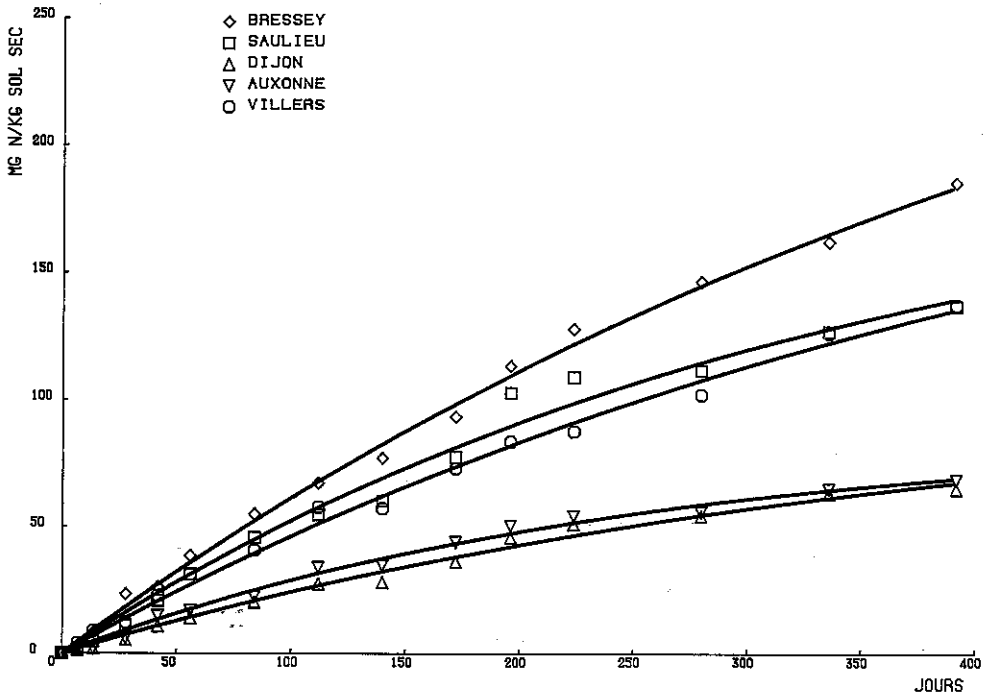


FIG. 2. — Minéralisation de l'azote des cinq sols étudiés. (Coefficients de variation inférieurs à 5 %).

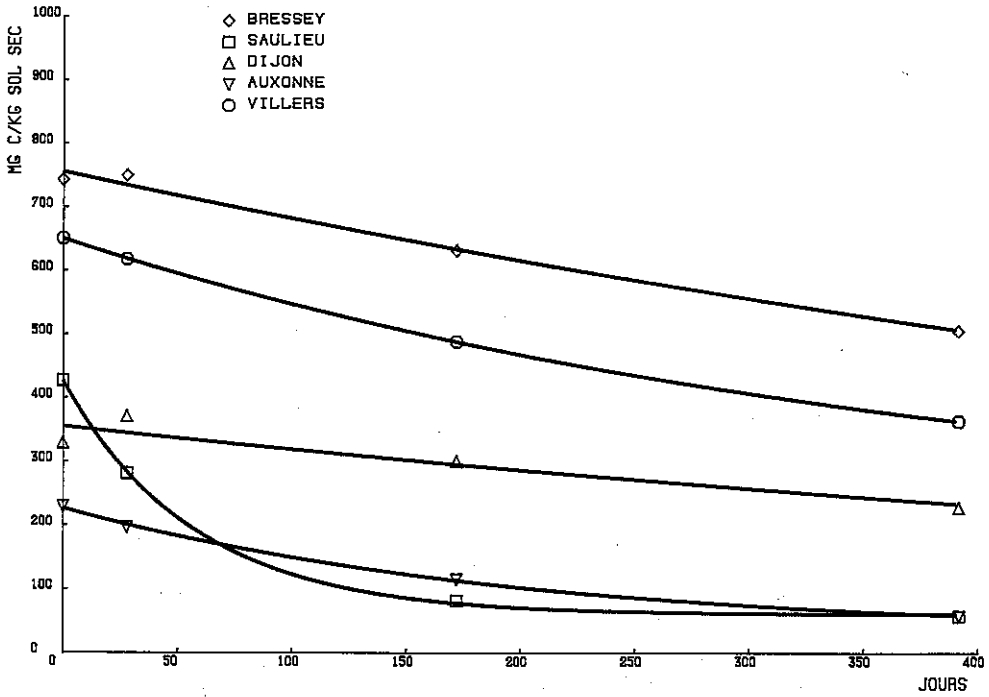


FIG. 3. — Évolution du carbone de la biomasse microbienne. (Coefficients de variation inférieurs à 5 %).

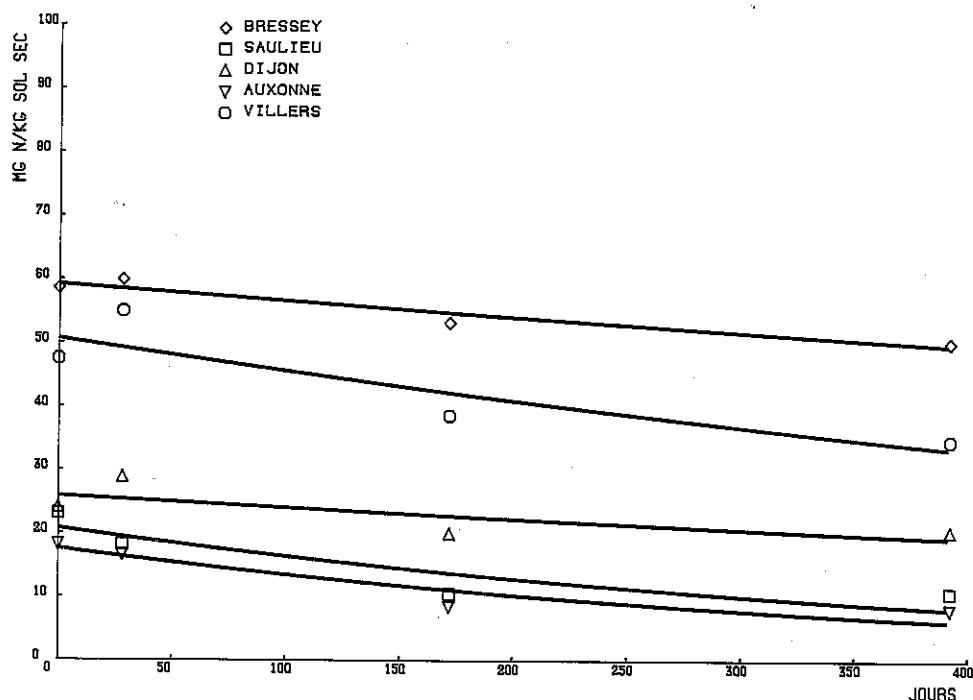


FIG. 4. — Évolution de la quantité N-Flush. (Coefficients de variation inférieurs à 5 %).

Compte tenu du faible nombre de mesures dans le temps (4), seul un modèle monocompartimental qui suit une cinétique d'ordre 1 permet de rendre compte avec précision de la décroissance du niveau de biomasse microbienne au cours du temps :

$$C\text{-biomasse} = Bm.e^{-K_b.t} + B$$

$$N\text{-Flush} = Fm.e^{-K_f.t} + F$$

Toutefois, pour tenir compte du fait que l'on semble atteindre une asymptote dans certains sols, est rajouté au modèle une constante B ou F qui peut être interprétée soit comme une fraction de la biomasse qui n'est pas affectée par la minéralisation, soit comme le niveau de biomasse qui correspond à un niveau de faible activité biologique en relation avec l'épuisement des substrats facilement minéralisables du sol. Les résultats de ces différents ajustements sont présentés dans le tableau III. Dans le cas de l'évolution du carbone de la biomasse, les valeurs des coefficients d'ajustement sont bons, excepté pour le sol de Dijon où la valeur plus faible est liée à la dispersion relative des deux premiers points de la cinétique. Les valeurs des coefficients de vitesses de minéralisation sont comprises entre 0,001 et 0,005 j^{-1} ce qui correspond à des demi-vies de l'ordre de 0,1 à 1,9 an.

Par contre, pour l'évolution du flush-N au cours du temps, les coefficients d'ajustement sont nettement moins bons; cette observation est en grande partie liée à la dispersion beaucoup plus importante des points expérimentaux. Toutefois, cet

TAB. III. — Paramètres cinétiques de l'évolution du carbone biomasse et du flush-N dans les cinq sols étudiés

Sol	r^2	Carbone		B (mg C. Kg ⁻¹)	Log 2/Kb (années)
		Bm (mg C. Kg ⁻¹)	Kb (j ⁻¹)		
Bressey.	0,900	756,0 (10,3)	0,102. 10 ⁻² (0,80. 10 ⁻⁴)	—	1,86
Saulieu.	1,00	366,0 (7,1)	0,176. 10 ⁻¹ (0,11. 10 ⁻²)	60,2 (4,9)	0,11
Dijon.	0,869	355,6 (19,3)	0,107. 10 ⁻² (0,32. 10 ⁻³)	—	1,77
Auxonne.	0,998	195,7 (14,7)	0,502. 10 ⁻² (0,93. 10 ⁻³)	31,2 (15,4)	0,38
Villers.	1,000	449,9 (9,2)	0,259. 10 ⁻² (0,89. 10 ⁻⁴)	200,5 (9,5)	0,73

Sol	r^2	Azote		F (mg N. Kg ⁻¹)	Log 2/Kf (années)
		Fm (mg N. Kg ⁻¹)	Kf (j ⁻¹)		
Bressey.	0,919	59,2 (1,1)	0,450. 10 ⁻³ (0,10. 10 ⁻³)	—	4,2
Saulieu.	0,997	12,8 (0,7)	0,183. 10 ⁻¹ (0,31. 10 ⁻²)	10,4 (0,5)	0,11
Dijon.	0,520	25,9 (2,5)	0,754. 10 ⁻³ (0,52. 10 ⁻³)	—	2,5
Auxonne.	0,980	11,2 (1,7)	0,109. 10 ⁻¹ (0,57. 10 ⁻²)	7,5 (1,5)	0,17
Villers.	0,755	50,7 (3,9)	0,107. 10 ⁻² (0,46. 10 ⁻³)	—	1,8

Nota : — signifie que B ou F sont considérés comme nuls; entre parenthèses, écart-type des estimateurs des paramètres.

ajustement, tout critiquable qu'il soit, laisse entrevoir des vitesses de minéralisation pour l'azote de la biomasse du même ordre de grandeur que celles du carbone de la biomasse pour les sols de Saulieu et d'Auxonne. Néanmoins, compte tenu de l'imprécision globale des valeurs, celles-ci ne seront pas prises en considération dans les interprétations qui suivront.

D. Quotient métabolique (qCO₂).

Le quotient métabolique (HERBERT, 1976) est par définition la quantité de CO₂ produite par unité de biomasse et par unité de temps. C'est une autre formulation de ce que nous avons appelé la respiration spécifique (CHAUSSOD *et al.*, 1986 b) et qui constitue un élément caractéristique de la microflore d'un sol. Les valeurs du quotient métabolique calculé au début de l'incubation d'après la respiration des sept premiers jours et les valeurs de biomasse de départ sont respectivement de 0,000 58, 0,001 18, 0,000 33, 0,001 58 et 0,000 88 mg C—CO₂.mg⁻¹ C-biomasse.h⁻¹

pour les sols de Bresse, Saulieu, Dijon, Auxonne et Villers. Les valeurs calculées en fin d'incubation, intégrant la respiration des 14 derniers jours d'incubation et les valeurs finales de biomasse, sont de 0,000 59, 0,000 85, 0,000 55, 0,002 20 et 0,000 49 h⁻¹ pour les sols de Bresse, Saulieu, Dijon, Auxonne et Villers.

E. Relations statistiques.

L'étude des corrélations simples entre les caractéristiques physico-chimiques du sol et les paramètres biologiques mesurés fait apparaître les éléments suivants :

– la quantité No est corrélée aux teneurs en carbone ($r=0,868$) et en azote total du sol ($r=0,917$) alors que son coefficient de vitesse n'est corrélé qu'à la teneur en argile ($r=-0,918$);

– dans le cas de l'évolution du carbone, il apparaît que la vitesse de minéralisation du compartiment difficilement minéralisable (α) est corrélée étroitement avec les caractéristiques du sol ($r=0,984$ pour le carbone total; $r=0,983$ pour l'azote total). A l'inverse, aucune relation simple n'est trouvée entre le compartiment facilement minéralisable Cm ou son coefficient de vitesse de minéralisation (Km) et les caractéristiques du sol;

– le niveau de biomasse-carbone au départ de l'incubation n'est corrélé qu'à la teneur en azote total du sol ($r=0,888$). La variation de biomasse entre le début et la fin de l'incubation n'est par contre corrélée avec aucune caractéristique. Une corrélation négative est obtenue entre le coefficient de vitesse Kb de la fraction minéralisable de la biomasse microbienne et la teneur en calcaire du sol ($r=-0,982$).

Malgré le faible nombre de sols étudiés qui ne permet de prendre en compte que deux variables explicatives, le calcul des corrélations multiples et des régressions progressives, intégrant les caractéristiques physico-chimiques et biologiques des sols, apporte également des éléments intéressants. (Tableau IV) :

TABLEAU IV. — Equations d'ajustement des différents paramètres biologiques étudiés

Variables expliquées	Équations d'ajustement	r ²	F (2,2)
Compartiment Cm. . .	$Cm = 38,93 + 0,55 (BcTo) + 0,94 (DBio)$	0,984	31,1*
Coefficient de vitesse de minéralisation Km.	$Km = 0,35 \cdot 10^{-2} + 0,27 \cdot 10^{-4} (CaCO_3 \%) + 10^{-3} (C/N)$	0,986	35,8*
Constante de vitesse.	$\alpha = 1,20 + 0,10 (C^{0/100}) + 0,25 \cdot 10^{-2} (DBio)$	0,998	253,2*
Compartiment No. . .	$No = 0,57 (BcTo) + 2,28 (Argile \%) - 14,78$	0,985	32,8*
(avec DBio variable forcée).	$No = 0,38 (DBio) + 50,55 (N^{0/100}) - 16,06$	0,995	107,9*
Coefficient de vitesse de minéralisation K.	$K = 0,47 \cdot 10^{-2} - 0,59 \cdot 10^{-4} (Argile \%) - 0,13 (Bm, Kb)$	0,986	35,0*
Produit K. No.	$K.No = 0,14 + 0,12 \cdot 10^{-2} (DBio) + 0,81 \cdot 10^{-3} (CaCO_3 \%)$	0,999	617,1*
(avec C ^{0/100} variable forcée).	$K.No = 0,06 + 0,71 \cdot 10^{-2} (C^{0/100}) + 0,11 \cdot 10^{-2} (DBio)$	0,998	256,9*

– Variables explicatives prises en compte : C^{0/100}, N^{0/100}, C/N, CaCO₃ %, pH, Argile %, Kb, Bm, Kb, BcTo (niveau de C-biomasse au départ de l'incubation), DBio (variation du niveau de C-biomasse entre le début et la fin de l'incubation).

– * Test de Fisher significatif.

— la taille du compartiment carbone difficilement minéralisable et sa vitesse de minéralisation (α) semblent être des éléments caractéristiques du sol en étant à la fois liés à la teneur en carbone du sol et à l'évolution du niveau de biomasse. Par contre, le compartiment minéralisable Cm est exclusivement lié au niveau de biomasse et à sa minéralisation au cours du temps;

— l'azote potentiellement minéralisable No est également lié à des caractéristiques physico-chimiques (argile, azote total) et au niveau de biomasse ou sa minéralisation. De même, la vitesse de minéralisation K est dépendante de ces deux types de caractéristiques (argile, produit Kb.Bm.).

Le produit K.No utilisé par certains auteurs (STANFORD *et al.*, 1974; MARY & REMY, 1979) est également lié à la fois à l'évolution du niveau de biomasse et aux caractéristiques physico-chimiques du sol (CaCO_3 ou argile).

III. — DISCUSSION ET CONCLUSION

L'évolution du carbone de la biomasse microbienne fait apparaître une décroissance dans tous les sols. Il est toutefois possible de différencier deux groupes de sols :

— les sols à texture légère (Saulieu, Auxonne) à niveau de biomasse faible qui évolue très rapidement (demi-vie comprise entre 0,1 et 0,4 an). Toutefois le niveau de biomasse du sol Saulieu au départ paraît trop important par rapport à des mesures antérieures (CHAUSSOD *et al.*, 1986 b); il semble, dans ce cas, qu'il y ait eu des apports récents de matière organique dans la parcelle où a été effectué le prélèvement;

— les sols à texture lourde (sols argileux et organiques : Bresse, Dijon, Villers) à fort niveau de biomasse qui évolue lentement (demi-vie supérieure à une année).

Pour trois des sols, il est nécessaire d'ajouter un paramètre d'optimisation B qui peut être interprété comme le niveau de biomasse du sol à faible niveau d'activité biologique (CHAUSSOD, 1985) car il est peu vraisemblable que la biomasse du sol tende vers zéro même avec des temps d'incubation très longs. Ce paramètre B n'a pas pu être mis en évidence pour les deux autres sols en raison des vitesses de minéralisation faibles de la fraction minéralisable de la biomasse microbienne (Bm), l'incubation étant alors trop courte pour atteindre ce niveau de faible activité biologique.

En réalité cette décroissance de biomasse correspond probablement à la prédominance de la mortalité sur la croissance microbienne. Dans les sols placés en incubation de longue durée sans apport de carbone, une croissance microbienne nette peut difficilement avoir lieu, les sources d'énergie de la microflore étant principalement constituées du carbone facilement utilisable de la matière organique du sol. Ce sont donc essentiellement les besoins de maintenance de la microflore qui sont assurés. Or le maintien d'une microflore active suppose des besoins relativement importants, la valeur du coefficient de maintenance m (PIRT, 1965) se situant entre 10^{-1} et 10^{-2} mg C.mg⁻¹ C-biomasse.h⁻¹ (ANDERSON & DOMSCH, 1985 a). Si les besoins de maintenance sont assurés, la valeur du coefficient m devrait être égale à celle du coefficient métabolique $q\text{CO}_2$, ce qui n'est pas le cas ici, la valeur de ce dernier étant comprise entre 10^{-3} et 10^{-4} h⁻¹. Le sol placé dans ces conditions ne peut donc assurer la maintenance d'une population microbienne

en activité. Par contre, l'énergie disponible pourrait permettre le maintien d'une population dont l'essentiel des organismes sont en état de dormance. ANDERSON & DOMSCH (1985 b) ont déterminé sur trois sols les besoins en carbone (Carbon supply) nécessaires pour éviter une décroissance microbienne ($m = 0,000\ 17$ à $0,000\ 31\ h^{-1}$). Comme ces auteurs l'ont constaté, et avec toutes les précautions qui s'imposent au niveau de la transposition des résultats, la valeur du coefficient métabolique est nettement plus forte que celle du coefficient de maintenance. Malgré l'absence de valeurs du coefficient m dans les sols étudiés tel qu'ils l'ont défini, les résultats laissent supposer que les valeurs qCO_2 enregistrées ici sont du même ordre de grandeur que les valeurs de m données par ANDERSON & DOMSCH (1985 a) pour des populations dormantes. Force est de constater la décroissance de biomasse, donc une mortalité nette dans les cinq sols étudiés. On peut donc supposer que la microflore est loin d'être un tout homogène; une fraction dormante de la microflore assure probablement ses besoins avec le carbone disponible du sol, alors qu'une fraction plus ou moins active, dans l'incapacité de se maintenir, a un taux de mortalité relativement élevé. Il est néanmoins intéressant de constater que les quotients respiratoires de la microflore en début et en fin d'expérimentation sont, aux erreurs expérimentales près, relativement comparables. Toutefois pour trois des sols, il semble bien que l'on atteigne un niveau de faible activité biologique (paramètre B) qui correspondrait en réalité au niveau de biomasse que le sol est capable d'héberger en permanence et en absence d'apport de carbone, cette biomasse étant probablement en état de dormance.

La minéralisation du carbone organique des cinq sols permet de mettre en évidence deux compartiments dont l'un très facilement minéralisable (C_m) avec une demi-vie comprise entre cinq et neuf semaines. Si l'hypothèse d'un artefact d'expérimentation peut être écartée, les sols ayant été prélevés et conservés frais, le compartiment C_m peut avoir deux origines :

- les sols prélevés en milieu naturel peuvent contenir des éléments organiques pauvres en azote plus ou moins décomposés (racines, résidus végétaux) de demi-vie courte qui vont se minéraliser en début d'incubation;
- en l'absence d'apport de carbone, une partie de la biomasse microbienne s'est minéralisée très rapidement tout en recyclant son azote. L'origine microbienne de ce compartiment semble être confirmée par les liens très étroits entre C_m et le niveau de biomasse microbienne du sol et son évolution.

L'azote potentiellement minéralisable N_o déterminé ici avec l'approche de STANFORD & SMITH (1972) représente en moyenne 10% de l'azote total du sol, STANFORD *et al.* (1974) ayant quant à eux des chiffres moyens compris entre 10 et 15%. Toutefois, cette approche monocompartimentale est loin d'être satisfaisante. En effet, la minéralisation de l'azote a souvent été corrélée à l'évolution de certaines formes d'azote organique plus ou moins hydrolysables (KEENEY & BREMNER, 1966; MOHAPATRA & KHAN, 1983) et il y a tout lieu de penser qu'en réalité plusieurs compartiments sont à la source de l'azote dit potentiellement minéralisable (BROADBENT, 1986). Cela a amené différents auteurs à proposer des modèles d'évolution à deux (MOLINA *et al.*, 1980; JONES, 1984; DEANS *et al.*, 1986; RICHTER *et al.*, 1985; NORDMEYER & RICHTER, 1985; INUBUSHI *et al.*, 1985) ou à trois compartiments (RICHTER *et al.*, 1982).

Toutefois les résultats d'ajustements sont très dépendants de la technique utilisée (JUMA *et al.*, 1984; TALPAZ *et al.*, 1981; MARY, 1978). En réalité, c'est l'estimation précise des paramètres du modèle choisi qui est un facteur important.

La durée totale de l'incubation et la répartition des points expérimentaux à l'intérieur du temps d'incubation sont deux éléments déterminants de la précision de ces paramètres. Ainsi le calcul des fonctions de sensibilité (CHAUSSOD *et al.*, 1986 c) des deux paramètres, N_0 et K de notre étude montre que la constante de vitesse K est bien estimée durant la période d'incubation. Par contre cette dernière semble trop courte pour estimer très précisément le compartiment N_0 . Dans notre cas, il est certain que le choix d'un modèle bicompartimental n'aurait fait qu'accroître l'imprécision sur les paramètres.

Par ailleurs, certains auteurs (ADDISCOTT, 1983; NORDMEYER & RICHTER, 1985) ont montré que la minéralisation de l'azote en incubation suivait une cinétique d'ordre zéro. En fait, il est nécessaire de s'interroger sur la mise en évidence d'un deuxième compartiment. En effet, le prétraitement du sol (séchage, broyage) avant incubation se traduit par une libération d'éléments organiques auparavant inaccessibles (AGARWAL *et al.*, 1971; BIRCH, 1958; SENEVIRATNE & WILD, 1985) ou une mortalité partielle de la biomasse microbienne (POWLSON, 1975, 1980) qui pourraient être à l'origine du compartiment facilement minéralisable dans certaines expérimentations.

Toujours est-il que l'azote potentiellement minéralisable doit être considéré comme une des caractéristiques du sol, les relations entre N_0 et certaines caractéristiques physico-chimiques du sol (Azote et carbone total) étant très significatives (JONES, 1984; JONES *et al.*, 1982; INUBUSHI *et al.*, 1985; DELPHIN, 1986). Les relations concernant le coefficient de vitesse K rejoignent celles obtenues par INUBUSHI *et al.* (1985) alors que certains travaux ne mettent en évidence aucune relation entre K et les caractéristiques du sol (JONES, 1984, JONES *et al.*, 1982).

D'un autre côté, les relations étroites entre la biomasse microbienne et l'azote minéralisable mises en évidence ici confirment des résultats obtenus par d'autres auteurs au laboratoire (HASEBE *et al.*, 1985; CHENET, 1985; CARTER, 1986; MYROLD, 1987) ou au champ (CARTER & RENNIE, 1982). Par contre, l'absence de liens étroits entre biomasse et caractéristiques physico-chimiques du sol peut s'expliquer dans une certaine mesure par le nombre relativement faible de sols étudiés ici. En effet, sur un plus grand nombre de sols, des relations significatives avaient été obtenues avec la teneur en argile, en carbone et en azote (CHAUSSOD *et al.*, 1986 b).

Il est possible de relier quantitativement l'évolution de la biomasse et la minéralisation de l'azote en rapportant l'évolution des quantités biomasse-azote minéralisable (F_m) aux quantités d'azote minéralisées durant l'incubation pour chaque sol; ainsi, en exprimant la disparition nette de N-Flush en pourcentage de la minéralisation nette d'azote, 5 à 16% de l'azote minéralisé aurait pour origine directe la baisse du compartiment biomasse. Dans d'autres conditions, JUMA & PAUL (1984) avaient montré que 15 à 25% de l'azote de la biomasse contribuait à l'accumulation d'azote nitrique durant une incubation de 12 semaines.

Ces chiffres importants par eux-mêmes sous-estiment probablement la participation réelle du compartiment biomasse. Cela est dû en particulier aux limitations imposées par les incubations de longue durée où l'apport de carbone est nul et où les conditions de température et d'humidité sont maintenues constantes. Il est fort probable que *in situ* la participation de l'azote de la biomasse microbienne liée à la mortalité et/ou au renouvellement est plus importante. Toutefois, il paraît relativement difficile de relier les faibles évolutions au champ du stock de biomasse et la minéralisation d'azote (CHENET, 1985) sauf dans le cas de modifications profondes de systèmes de culture par rapport à un même état initial (CARTER & RENNIE,

1982). En réalité, les variations *in situ* d'un compartiment biomasse dues à des stress sont très vite compensées par une reconstitution des stocks à partir du carbone métabolisable présent dans le sol (résidus végétaux, exsudats racinaires, carbone rendu minéralisable à la suite d'alternances gel-dégel ou séchage-réhumectation...).

Enfin les données suggèrent que 80 à 95% de l'azote minéralisé durant ces incubations ont une origine non microbienne. Il y a de fortes présomptions pour penser qu'un nombre limité de fractions à renouvellement relativement rapide interviennent au cours de cette minéralisation; l'identification et la caractérisation de ces fractions constitue une des voies intéressantes de recherche sur l'azote minéralisable, mais en définitive, la compréhension du système intégrant les différents compartiments mis en évidence et l'estimation des flux d'azote, nécessitera probablement l'utilisation de modèles mathématiques (SMITH *et al.*, 1986; CHENET, 1985).

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont bénéficié d'aides provenant du Ministère de l'Environnement.

L'auteur tient à remercier J. MULLER (I.N.R.A., Châlons) pour ses critiques lors de la rédaction de cet article et F. DURAND pour son assistance technique.

RÉSUMÉ

L'évolution du niveau de biomasse microbienne, la respiration et la minéralisation de l'azote de cinq sols différents ont été suivies au cours d'une incubation de 56 semaines à 28°C.

Le niveau de carbone de la biomasse a baissé dans tous les sols, la diminution étant plus accentuée pour les sols à texture légère, pour lesquels un seuil asymptotique semble être atteint. L'ajustement des données expérimentales à un modèle, C-biomasse = $Bm \cdot e^{-K_b \cdot t} + B$ a montré que la fraction minéralisable de la biomasse microbienne se dégradait avec un coefficient de vitesse K_b compris entre 0,001 et 0,005 j^{-1} . Cette décroissance a pu être interprétée en terme de mortalité cellulaire : les quantités de carbone facilement assimilable présentes dans le sol n'ont pas été suffisantes pour assurer les besoins de maintenance d'une microflore active.

La minéralisation du carbone organique du sol a été ajustée à un modèle de décomposition à deux compartiments, $C - CO_2 = C_m (1 - e^{-K_m \cdot t}) + \alpha \cdot t$: un compartiment facilement minéralisable (C_m) qui représentait 1 à 4% du carbone total du sol et dont le coefficient de vitesse de minéralisation était compris entre 0,01 et 0,02 j^{-1} , et un compartiment difficilement minéralisable avec une vitesse de minéralisation de 2,7-6,5 $mg C \cdot kg^{-1} \cdot j^{-1}$. La minéralisation de l'azote organique a été confrontée à un modèle monocompartmental, $N = N_0 (1 - e^{-K \cdot t})$ où N_0 représentait l'azote potentiellement minéralisable (6-14% de l'azote total du sol) et K son coefficient de vitesse de minéralisation (0,002-0,004 j^{-1}).

L'azote potentiellement minéralisable N_0 est lié à certaines caractéristiques physico-chimiques du sol (argile %, azote total %) alors qu'aucune relation n'est mise en évidence pour le compartiment carbone minéralisable (C_m). D'un autre côté, les compartiments C_m et N_0 sont fortement liés à la quantité de biomasse microbienne présente au début de l'incubation et à son évolution au cours du temps : ces résultats laissent supposer qu'une

partie du carbone et de l'azote potentiellement minéralisable provient directement du carbone et de l'azote microbien libérés après renouvellement ou mortalité des micro-organismes.

SUMMARY

**Changes of the soil microbial biomass level during a long term incubation:
Relationships with carbon and nitrogen mineralization**

The changes of the microbial biomass level, the respiration and the nitrogen mineralization of five different soils were followed during a 56 weeks incubation period at 28°C.

The carbon-biomass level fell in all soils, the decrease being more pronounced in light soils for which an asymptotic level seems to be reached. The application of a model, $C\text{-biomass} = Bm \cdot e^{-Kb \cdot t} + B$ to the experimental data revealed that the mineralizable fraction of microbial biomass was decomposed with a mineralization rate constant (Kb) comprised between 0.001 et 0.005 day⁻¹. This decrease could be interpreted in terms of cellular death; the amounts of easily available carbon present in soils were not sufficient to provide the maintenance requirements of an active microflora.

For soil organic carbon mineralization the data fitted a two compartments decomposition model with $C\text{-CO}_2 = Cm (1 - e^{-Km \cdot t}) + \alpha \cdot t$: an easily mineralizable compartment (Cm) which represented 1 to 4% of soil total carbon and had a mineralization rate constant between 0.01 and 0.02 day⁻¹, and a more resistant compartment with a mineralization rate of 2.7-6.5 mg C.kg⁻¹.day⁻¹.

The data of the mineralization of organic nitrogen fitted to a single compartment model, $N = No (1 - e^{-K \cdot t})$ where No was the potentially mineralizable nitrogen (6-14% of total soil nitrogen) and K its mineralization rate constant (0.002-0.004 day⁻¹).

Potentially mineralizable nitrogen (No) was correlated with physical and chemical characteristics of the soil (clay and total N contents), whereas no relationship was found with the mineralizable carbon compartment (Cm). On the contrary, Cm and No compartments are both strongly linked with the amounts of microbial biomass initially present and with their changes during the time. These results led to suppose that a part of potentially mineralizable carbon and nitrogen came directly from microbial carbon and nitrogen released during turnover or after death of micro-organisms.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS (T. McM.) & LAUGHLIN (R. J.), 1981. — The effects of agronomy on the carbon and nitrogen contained in the soil biomass. *J. Agric. Sci. Camb.*, **97** : 319-327.
- ADAMS (T. McM.) & ADAMS (S. N.), 1983. — The effects of liming on soil pH on carbon and nitrogen contained in the soil biomass. *J. Agric. Sci. Camb.*, **101** : 553-558.
- ADDISCOTT (T. M.), 1983. — Kinetics and temperature relationships of mineralization and nitrification in Rothamsted soils with differing histories. *J. Soil Sci.*, **34** : 343-353.
- AGARWAL (A. S.), SINGH (B. R.) & KANEHIRO (Y.), 1971. — Soil nitrogen and carbon mineralization as affected by drying—rewetting cycles. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **35** : 96-100.
- AHMAD (Z.), YAHIRO (Y.), KAI (H.) & HARADA (T.), 1973. — Factors affecting immobilization and release of nitrogen newly immobilized : IV-Chemical characteristics of the nitrogen becoming decomposable due to the drying of soil. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **19** : 287-298.
- AMBROZOVA (M.), 1979. — Microbial plasma as a potential source of plant nutrition. *Rostlinna Vyroba*, **25** : 333-342.

- ANDERSON (J. P. E.) & DOMSCH (K. H.), 1980. — Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils. *Soil Sci.*, **130** : 211-216.
- ANDERSON (T. H.) & DOMSCH (K. H.), 1985 a. — Maintenance requirements of actively-metabolizing microbial populations under *in situ* conditions. *Soil. Biol. Biochem.*, **17** : 197-203.
- ANDERSON (T. H.) & DOMSCH (K. H.), 1985 b. — Determination of ecophysiological maintenance carbon-requirements of soil micro-organisms in a dormant state. *Biol. Fert. Soil*, **1** : 81-89.
- AYANABA (A.), TUCKWELL (S. B.) & JENKINSON (D. S.), 1976. — The effects of clearing and cropping on the organic reserves and biomass of tropical forest soils. *Soil Biol. Biochem.*, **8** : 519-525.
- BACHACOU (J.), MASSON (J. P.) & MILLIER (C.), 1981. — *Manuel de la programmation statistique Amance* 81, C.N.R.F.-I.N.R.A. Ed, 516 p.
- BIRCH (H. F.), 1958. — The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, **1** : 9-31.
- BOTTNER (P.), 1985. — Response of microbial biomass to alternate moist and dry conditions in a soil incubated with ^{14}C and ^{15}N labelled plant material. *Soil Biol. Biochem.*, **17** : 329-337.
- BROADBENT (F. E.), 1986. — Empirical modeling of soil nitrogen mineralization. *Soil Sci.*, **141** : 208-213.
- CAMPBELL (C. A.), BIEDERBECK (V. O.) & WARDER (F. G.), 1970. — Simulated early spring thaw conditions injurious to soil microflora. *Can. J. Soil Sci.*, **50** : 257-259.
- CAMPBELL (C. A.) & BIEDERBECK (V. O.), 1982. — Changes in mineral N and numbers of bacteria and actinomycetes during two years under wheat follow in Southwestern Saskatchewan. *Can. J. Soil Sci.*, **62** : 125-137.
- CARTER (M. R.), 1986. — Microbial biomass and mineralizable nitrogen in solonchic soils : influence of gypsum and lime amendments. *Soil Biol. Biochem.*, **18** : 531-537.
- CARTER (M. R.) & RENNIE (D. A.), 1982. — Changes in soil quality under zero tillage farming systems : distribution of microbial biomass and mineralizable C and N potentials. *Can. J. Soil Sci.*, **62** : 587-597.
- CATROUX (G.), CHAUSSOD (R.) & NICOLARDOT (B.), 1987. — Appréciation de la fourniture d'azote par le sol. *C. R. Acad. Agric.*, **73** : 71-79.
- CHAUSSOD (R.) & NICOLARDOT (B.), 1982. — Mesure de la biomasse microbienne dans les sols cultivés. I. Approche cinétique et estimation simplifiée du carbone facilement minéralisable. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **19** : 501-512.
- CHAUSSOD (R.), 1985. — *Etude du renouvellement de la biomasse microbienne des sols cultivés*. A.T.P. « Matière organique des sols », P.I.R.E.N., 26 p.
- CHAUSSOD (R.), NICOLARDOT (B.) & CATROUX (G.), 1986 a. — Mesure en routine de la biomasse microbienne des sols par la méthode de fumigation au chloroforme. *Science du Sol*, 201-211.
- CHAUSSOD (R.), NICOLARDOT (B.), CATROUX (G.) & CHRETIEN (J.), 1986 b. — Relations entre les caractéristiques physico-chimiques et microbiologiques de quelques sols cultivés. *Science du Sol*, 213-226
- CHAUSSOD (R.), NICOLARDOT (B.), SOULAS (G.) & JOANNES (H.), 1986 c. — Mesure de la biomasse microbienne dans les sols cultivés. II. Cinétiques de minéralisation de matière organique microbienne marquée au carbone 14. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **23** : 183-186.
- CHENET (T.), 1985. — *Dynamique de la biomasse microbienne du sol en relation avec la minéralisation de l'azote*. D.A.A., E.N.S.A., Rennes, 128 p.
- CROOKE (W. M.) & SIMPSON (W. E.), 1971. — Determination of ammonium in Kjeldahl digests of crops by an automated procedure. *J. Sci. Food Agric.*, **22** : 9-10.

- DEANS (J. R.), MOLINA (J. A. E.) & CLAPP (C. E.), 1986. — Models for predicting potentially mineralizable nitrogen and decomposition rate constants. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **50** : 323-326.
- DELPHIN (J. E.), 1986. — Evaluation du pouvoir minéralisateur de sols agricoles en fonction de leurs caractéristiques physico-chimiques. *Agronomie*, **6** : 453-458.
- DORICH (R. A.) & NELSON (D. W.), 1984. — Evaluation of manual cadmium reduction methods for determination of nitrate in potassium chloride extracts of soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **48** : 72-75.
- HASEBE (A.), KANAZAWA (S.) & TAKAI (Y.), 1985. — Microbial biomass in paddy soil. II. "Microbial biomass carbon" measured by JENKINSON'S fumigation method. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **31** : 349-359.
- HERBERT (D.), 1976. — Stoichiometric Aspects of Microbial Growth. In "Continuous culture, G : application and new fields", DEAN (A. C. R.), ELLWOOD (D. C.), EVANS (G. T.) & MELLIND (J.) Ed., Ellis Harwood Ltd. (Chichester) : 1-30.
- INUBUSHI (K.), WADA (H.) & TAKAI (Y.), 1985. — Easily decomposable organic matter in paddy soil. VI. Kinetics of nitrogen mineralization in submerged soils. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **31** : 563-572.
- JENKINSON (D. S.) & POWLSON (D. S.), 1976. — The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. *Soil Biol. Biochem.*, **8** : 209-213.
- JONES (L. A.), RATLIFF (L. F.) & DYKE (P. T.), 1982. — Estimation of potentially mineralizable soil nitrogen from chemical and taxonomic criteria. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, **13** : 75-86.
- JONES (C. A.), 1984. — Estimation of an active fraction of soil nitrogen. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, **15** : 23-32.
- JUMA (N. G.) & PAUL (E. A.), 1984. — Mineralizable soil nitrogen : amounts and extractability ratios. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **48** : 76-80.
- JUMA (N. G.), PAUL (E. A.) & MARY (B.), 1984. — Kinetic analysis of net nitrogen mineralization in soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **48** : 753-757.
- KEENEY (D. R.) & BREMNER (J. M.), 1966. — Characterization of mineralizable nitrogen in soils. *Soil Sci. Am. Proc.*, **30** : 714-719.
- LAUDELOUT (H.), LAMBERT (R.) & PHAM (M. L.), 1978. — Variation saisonnière de la population microbienne du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **15** : 147-158.
- LAUDELOUT (H.) & LAMBERT (R.), 1982. — Variation saisonnière de la population microbienne du sol. II. Influence sur la minéralisation de l'azote du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **19** : 1-15.
- LETHBRIDGE (G.) & DAVIDSON (M. S.), 1983. — Microbial biomass as a source of nitrogen for cereals. *Soil Biol. Biochem.*, **15** : 375-376.
- LYNCH (J. M.) & PANTING (L.), 1982. — Effects of season, cultivation and nitrogen fertiliser on the size of the soil microbial biomass. *J. Sci. Food Agric.*, **33** : 249-252.
- MAEDA (K.) & SHIGA (H.), 1978. — Relationship between mineralization and immobilization of nitrogen influenced by various continuous of submerged soils. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **24** : 515-524.
- MARUMOTO (T.), KAI (H.) & YOSHIDA (T.), 1977 a. — Relationship between an accumulation of soil organic matter becoming decomposable due to drying of soil and microbial cells. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **23** : 1-8.
- MARUMOTO (T.), KAI (H.) & YOSHIDA (T.), 1977 b. — Drying effect on mineralizations of microbial cells and their cell walls in soil and contribution of microbial cells walls as a source of decomposable soil organic matter due to drying. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **23** : 9-19.

- MARUMOTO (T.), ANDERSON (J. P. E.) & DOMSCH (K. H.), 1982. — Mineralization of nutrients from soil microbial biomass. *Soil Biol. Biochem.*, **14** : 469-475.
- MARUMOTO (T.), 1984. — Mineralization of C and N from microbial biomass in paddy soil. *Plant and Soil*, **76** : 165-173.
- MARY (B.), 1978. — *Essai d'appréciation du pouvoir alimentaire du sol en azote*. D.A.A., I.N.A.—P.G., 81 p.
- MARY (B.) & REMY (J. C.), 1979. — Essai d'appréciation de la capacité de minéralisation de l'azote des sols de grande culture. I. Signification des cinétiques de minéralisation de la matière organique humifiée. *Ann. Agron.*, **30** : 513-527.
- MOHAPATRA (S. P.) & KHAN (S. K.), 1983. — Mineralizable nitrogen in relation to soil nitrogen forms and soil properties. *Oryza*, **20** : 227-232.
- MOLINA (J. A. E.), CLAPP (C. E.) & LARSON (W. E.), 1980. — Potentially mineralizable nitrogen in soil. The simple exponential model does not apply for the first 12 weeks of incubation. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **44** : 442-443.
- MYROLD (D. D.), 1987. — Relationship between microbial biomass nitrogen and a nitrogen availability index. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **51** : 1047-1049.
- NICOLARDOT (B.) & CHAUSSOD (R.), 1986. — Mesure de la biomasse microbienne dans les sols cultivés. III. Approche cinétique et estimation simplifiée de l'azote facilement minéralisable. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **23** : 233-237.
- NORDMEYER (H.) & RICHTER (Y.), 1985. — Incubation experiments on nitrogen mineralization in loess and sandy soils. *Plant and Soil*, **83** : 433-445.
- PIRT (S. J.), 1965. — The maintenance energy of bacteria in growing cultures. *Proc. Roy. Soc. London*, **163** : 224-231.
- POWELSON (D. S.), 1975. — Effects of biocidal treatments on soil organisms. In "Soil Microbiology" by WALKER (N.), Butterworths (London) : 193-224.
- POWELSON (D. S.), 1980. — The effects of grinding on microbial and non microbial organic matter in soil. *J. Soil Sci.*, **31** : 77-85.
- RICHTER (J.), NUSKE (A.), HABENICHT (W.) & BAUER (J.), 1982. — Optimized N-mineralization parameters of loess soils from incubation experiments. *Plant and Soil*, **68** : 379-388.
- RICHTER (J.), NORDMEYER (H.) & KERSEBAUH (K.), 1985. — Simulation of nitrogen regime in loess soils in the winter half-year : comparison between field measurement and simulations. *Plant and Soil*, **83** : 419-431.
- SENEVIRATNE (R.) & WILD (A.), 1985. — Effect of mild drying on the mineralization of soil nitrogen. *Plant and Soil*, **84** : 175-179.
- SHIELDS (J. A.), PAUL (E. A.) & LOWE (W. E.), 1974. — Factors influencing the stability of labelled microbial materials in soils. *Soil Biol. Biochem.*, **6** : 31-37.
- SMITH (J. L.), SCHNABEL (R. R.), McNEAL (B. L.) & CAMPBELL (G. S.), 1980. — Potential errors in the first-order model for estimating soil nitrogen mineralization potentials. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **44** : 966-1000.
- SMITH (J. L.), McNEAL (B. L.), CHENG (H. H.) & CAMPBELL (G. S.), 1986. — Calculation of microbial maintenance rates and net nitrogen mineralization in soil at steady-state. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **50** (2) : 332-338.
- STANFORD (G.) & SMITH (S. J.), 1972. — Nitrogen mineralization potentials of soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **36** : 465-472.
- STANFORD (G.), CARTER (J. N.) & SMITH (S. J.), 1974. — Estimates of potentially mineralizable soil nitrogen based on short-term incubations. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **38** : 99-102.
- STANFORD (G.), 1982. — Assessment of soil nitrogen availability. In "Nitrogen in agricultural soils", STEVENSON (F. J.) Ed., *Agronomy*, A.S.A.-C.S.S.A.-S.S.S.A., Madison (U.S.A.), **22** : 651-688.
- TALPAZ (H.), FINE (P.) & BAR-YOSEF (B.), 1981. — On the estimation of N-mineralization parameters from incubations experiments. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **45** : 993-996.
- THORNTON (H. G.) & GRAY (P. H. H.), 1930. — The fluctuations of bacterial numbers and nitrate content of field soils. *Proc. Roy. Soc.*, **106** : 399-417.