

Chapitre 23

Le cycle de l'azote

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Les formes de l'azote terrestre
- 2 Les réservoirs d'azote
- 3 Les flux et le cycle de l'azote
- 4 Les couplages avec le cycle du carbone réduit

INTRODUCTION

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 la biosphère et la nécrosphère.

➔ Où (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 ?

1 Les formes de l'azote terrestre

Selon le même principe qui a présidé à la classification des molécules carbonées (tableau 22.1), la diversité des formes de l'azote est présentée dans le tableau 23.1.

Tableau 23.1 Les formes de l'azote terrestre.

Forme moléculaire		État et masse d'azote dans les réservoirs (en Mégatonnes de N)	Nombre d'oxydation de l'azote
Molécules inorganiques	NO_3^- Ion nitrate	Dissous (hydrosphère, sols, êtres vivants - dans le symplasma et l'apoplasme des végétaux)	+5
	NO_2^- Ion nitrite		+3
	NO monoxyde d'azote	Gazeux (atmosphère) Dissous (dans les liquides biologiques - vasodilatateur chez les mammifères)	+2
	N_2O protoxyde d'azote ou acide nitreux	Gazeux (atmosphère, sols) Dissous	+1

↑
Forme la plus oxydée de l'azote

Forme moléculaire		État et masse d'azote dans les réservoirs (en Mégatonnes de N)	Nombre d'oxydation de l'azote
Molécules inorganiques	N₂ diazote	Gazeux (atmosphère, sols) Dissous	0
	NH₃/NH₄⁺ Ammoniac/ ammonium	Dissous (hydrosphère, solution aqueuse du sol, symplasma et apoplaste des végétaux, excréta des animaux ammoniotéliques)	-3
Molécules organiques	Biomolécules des êtres vivants (acides aminés et dérivés, nucléotides et dérivés, certains glucides et lipides...)	Les petites biomolécules polaires sont dissoutes dans les liquides biologiques. Les polymères sont particulaires ou constituent des solutions colloïdales, intégrés aux tissus biologiques.	Variable ex. : fonction amine : -3

↓
 Forme la plus réduite de l'azote

On appellera par la suite **azote organique** l'azote qui est associé à du carbone réduit abondant dans la biosphère et la nécrosphère.

2 Les réservoirs de l'azote

Ils sont présentés (contenu moléculaire et masse en mégatonnes d'azote) dans le [Tableau 23.2](#).

Tableau 23.2 Les réservoirs d'azote.

Réservoir	Formes de l'azote	Masse d'azote (MtN)
biosphère	azote organique	49.10 ³
atmosphère	N ₂ , N ₂ O	3,9.10 ⁹
sols	NO ₂ ⁻ , NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺	95.10 ³
hydrosphère	N ₂ , N ₂ O, NO ₂ ⁻ , NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺	28.10 ⁶

(1 mégatonne d'azote : 1 MtN = 10⁶ tN)

L'azote terrestre est essentiellement minéral.

Le réservoir azoté principal est l'**atmosphère** qui contient en volume 78 % de diazote N₂. En masse, l'atmosphère contient environ 5 000 fois plus d'azote que de carbone (3,9.10¹⁵ tN comparés à 850.10⁹ tC).

Cette forme azotée est inutilisable pour la majorité des êtres vivants : seuls quelques micro-organismes libres ou symbiotiques sont capables de le réduire (ex. : Rhizobium).

L'azote minéral des **sols et de l'hydrosphère** est également principalement constitué de diazote, qui est très soluble dans l'eau (davantage que le dioxygène). Des formes ionisées de l'azote s'y trouvent également : ions ammonium, nitrite et nitrate.

Les eaux des mers et des océans sont pauvres : elles contiennent de 0,1 à 10 kg pour un hectare d'une tranche d'eau océanique de 1 m d'épaisseur.

Sous climat tempéré, les sols contiennent entre **50 et 100 kg d'azote minéral par hectare** (environ 80 % de NO₃⁻ et 20 % de NH₄⁺). Ces valeurs sont faibles comparées à l'azote total : 5 000 kg par hectare (du fait de la grande abondance de l'azote organique).

Voir chapitre 22,
zoom 2

À la différence du carbone **il n'existe pas de réservoir d'azote fossile**. La décomposition des molécules organiques lors de la diagenèse entraîne en effet le départ de l'oxygène et de l'azote qu'elles contiennent.

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

3 Les flux et le cycle de l'azote

Le cycle de l'azote comporte un **cycle principal** et divers **courts-circuits**, représentés par la **figure de synthèse**.

3.1 Le cycle principal de l'azote

Les flux entre réservoirs sont associés à plusieurs groupes de réactions

- L'assimilation de l'azote minéral est réalisée par les organismes **autotrophes à l'azote**, et aboutit à la synthèse de leurs acides aminés et de leurs protéines. Il s'agit de :
 - La **réduction des nitrates** (figure 23.1a), assurée par les bactéries, les algues unicellulaires et les végétaux (angiospermes par exemple). Chez les angiospermes, la réduction des nitrates (N.O. = +5) peut s'effectuer au niveau des racines et des cellules chlorophylliennes, grâce à la présence de **nitrate réductase**. Quand l'apport en nitrates est faible, l'essentiel de la réduction est racinaire. Quand il est plus élevé, les ions nitrates sont transférés vers les feuilles. Leur réduction en nitrites (N.O. = +3) s'effectue dans le cytosol des cellules chlorophylliennes. La réduction des nitrites en ion ammonium (N.O. = -3) se poursuit dans le stroma des chloroplastes où se trouve la **nitrite réductase**. Les réductions dans le chloroplaste nécessitent du pouvoir réducteur produit par la phase photochimique de la photosynthèse, ce qui met en compétition métabolismes carboné et azoté. L'ammonium est ensuite engagé dans les chloroplastes dans la synthèse des acides aminés.

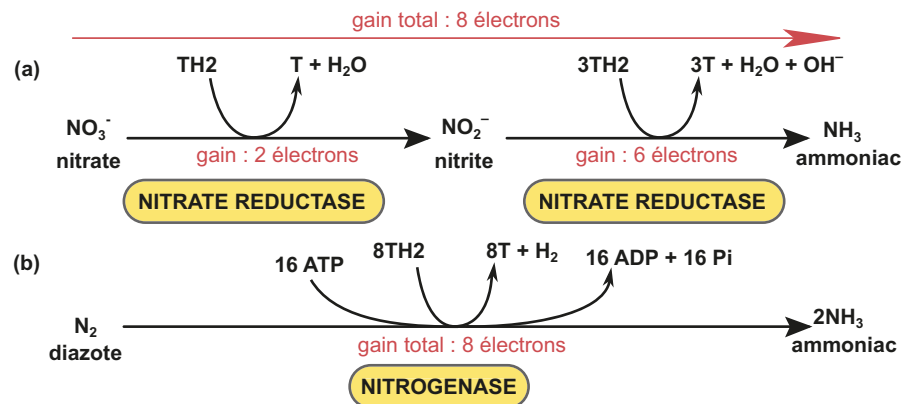


Figure 23.1 Les réductions assimilatrices des nitrates (a) et du diazote (b).

T et TH₂ : coenzymes d'oxydoréduction (oxydés et réduits) : NAD⁺/NADH ; NADP⁺/NADPH ; Pi : ion phosphate.

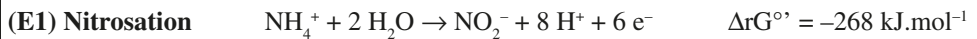
- La **réduction du diazote** (N₂, N.O. = 0, figure 23.1b) est réalisée par des micro-organismes qualifiés de **diazotrophes**, c'est-à-dire capables d'utiliser le diazote atmosphérique et de le réduire en ammonium, incorporé sur les squelettes organiques. Il s'agit de bactéries libres dans les sols ou les eaux (*Anabaena*, *Spirulina*...) et des bactéries symbiotiques, principalement *Rhizobium* des nodosités de fabacées. Toutes possèdent une **nitrogénase**, enzyme



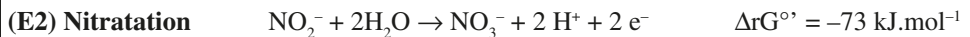
Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 4, zoom 6.

clé de ce processus d'assimilation du diazote. Très coûteuse en énergie, la diazotrophie des *Rhizobium* symbiotiques est dépendante de la photosynthèse réalisée par le végétal partenaire. Par ailleurs, la nitrogénase exige un environnement cellulaire anoxique. Celui-ci est assuré par la présence de **leghémoglobine**, qui piège l'oxygène tout en ajustant les apports nécessaires au métabolisme aérobie de la bactérie.

- Le transfert de l'azote organique produit par les autotrophes vers les **hétérotrophes à l'azote** s'opère dans les réseaux trophiques. Les consommateurs hydrolysent les protéines des producteurs et utilisent les acides aminés obtenus pour leur protéosynthèse.
- Le retour de l'azote organique à l'état minéral sous forme d'ion ammonium (**ammonisation** ou **ammonification**) est réalisé par des organismes **hétérotrophes à l'azote** :
 - Chez les organismes animaux, le métabolisme cellulaire génère des déchets azotés dont l'élimination constitue la fonction d'**excrétion azotée**. Selon les animaux, l'excrétion se fait sous forme organique, avec l'urée, ce qui définit l'**uréotélie**, ou l'acide urique et les urates, ce qui définit l'**uricotélie**. Elle peut aussi produire de l'azote sous forme minérale, libérant des ions ammonium, ce qui constitue l'**ammoniotélie**. La décomposition de l'urée par les micro-organismes libère ensuite des ions ammonium (ou ammoniac).
 - Des microorganismes décomposeurs (eubactéries et eumycètes), qui dégradent la fraction azotée de la nécromasse grâce à la sécrétion d'enzymes qui coupent le radical amine des composés organiques azotés pour former l'ammoniac.
- L'oxydation de l'ammoniac (N.O. = -3) en nitrites (N.O. = +3) et nitrates (N.O. = +5) est la **nitrification**, assurée par les **bactéries nitrifiantes, autotrophes à l'azote**, vivant dans les sols, lacs et océans.
 - La première étape de la nitrification est la **nitrosation**. Dans les sols elle est, par exemple, réalisée par la bactérie *Nitrosomonas*, une bactérie nitritante, selon le bilan réactionnel :



- La deuxième étape est la **nitratation**, assurée dans les sols par la bactérie nitratante *Nitrobacter* notamment.



Dans les deux cas, les électrons libérés par l'oxydation sont utilisés dans la réduction du dioxygène à l'issue des chaînes respiratoires ($1/2 \text{O} + 2 \text{H}^+ + 2 \text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{O}$).

La nitrification est donc un processus exclusivement aérobie nécessitant un milieu bien aéré (dans le cas des sols, cela constitue une des justifications de l'importance du labour).

Ammonification et nitratation conduisent à une minéralisation de la matière organique azotée et à une diversification des formes minérales.

3.2 Les courts-circuits naturels

Il s'agit principalement des processus suivants :

- **Assimilation directe des ions ammonium** par des organismes **autotrophes à l'azote** : bactéries (ex. : *Escherichia coli*), mycètes et un certain nombre d'angiospermes. Elle repose sur une **amination réductrice** au cours de laquelle un groupement $-\text{NH}_3$ est fixé sur un acide cétonique engendrant un acide aminé (via l'oxydation de coenzymes redox TH_2 : NADH, H^+ ou NADPH_2).



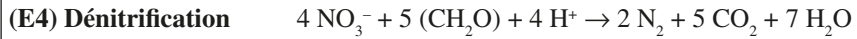
Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 11, zoom 3

Voir chapitre 26,
zoom 2

- **Réduction des nitrates par des bactéries dénitrifiantes.**

De nombreuses bactéries (ex. : *Pseudomonas*, *Thiobacillus denitrificans*) possèdent une chaîne respiratoire supportée par leur membrane plasmique et dans laquelle les ions nitrates peuvent jouer le rôle d'accepteurs finaux d'électrons. Ce processus qui réduit NO_3^- (N.O. = +5) en N_2 (N.O. = 0) est appelé **dénitrification** (et les bactéries dites dénitrifiantes) ; il se produit dans les sols humides devenus anoxiques. Les bactéries dénitrifiantes sont généralement des bactéries hétérotrophes aérobies facultatives. Elles utilisent l'oxygène tant que celui-ci est disponible. Elles peuvent ensuite utiliser les nitrates comme accepteurs finaux d'électrons.

Dans le bilan réactionnel ci-dessous, (CH_2O) représente un radical glucidique.



- **Lessivage des nitrates contenus dans les sols par l'écoulement des eaux météoriques.**

La fraction argilo-humique des sols est un complexe anionique stabilisé par des cations bivalents tel que Ca^{2+} et Mg^{2+} (figure 22.2) mais incapable de retenir des anions tels que les nitrates qui sont entraînés par les eaux d'infiltration. Ce lessivage des sols explique l'enrichissement en nitrates des nappes phréatiques et des cours d'eau. L'arrivée en mer d'eaux riches en nitrates entraîne alors le développement excessif d'algues comme les ulves (marées vertes bretonnes). Le réservoir d'ion nitrate constitué par les sols est donc fragile, et sans les bactéries diazotrophes, les sols seraient fortement déficitaires en cet ion.

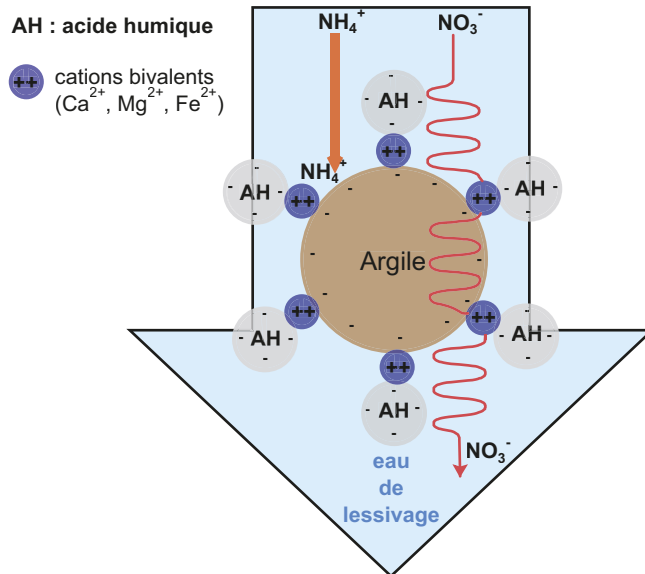


Figure 23.2 Le lessivage des nitrates par les eaux infiltrées dans le sol.

- **Apports atmosphériques liés à l'oxydation du diazote par les éclairs des orages.**

Il s'agit d'un phénomène purement physique. L'oxydation de N_2 par les éclairs des orages forment des oxydes d'azote (N_2O , NO , NO_2^- , NO_3^-) et la réduction de N_2 par le rayonnement ultraviolet forme NH_3 . Solubles dans l'eau, ces dérivés azotés peuvent être ramenés à l'océan à partir du lessivage des sols par les eaux météoriques où ils constituent un apport annuel non négligeable.

Bilan : le cycle nitrate \rightarrow acides aminés \rightarrow ammonium \rightarrow nitrate implique la biosphère dans toutes ses étapes et repose sur la **complémentarité des métabolismes** des organismes impliqués.

Les végétaux, dont l'autotrophie à l'azote est une photolithotrophie, sont responsables (en milieu continental) de l'essentiel de la voie assimilatrice du cycle (nitrates \rightarrow acides aminés).

L'ammonification (acides aminés \rightarrow ammonium) repose sur les hétérotrophes à l'azote (animaux et mycètes décomposeurs).

La **nitrification** (ammonium \rightarrow nitrates) n'est possible que grâce à l'existence de bactéries aérobies dont l'autotrophie à l'azote est associée à une chimiolithotrophie (chimiosynthèse). Ces bactéries (dans le sol, *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*) sont indispensables pour constituer le modeste réservoir d'ion nitrate (tableau 23.2) assimilable par les plantes, et qui constitue ainsi le principal **facteur limitant de la productivité végétale** après l'eau.

À ce cycle, se greffent l'exploitation du N_2 atmosphérique ($N_2 \rightarrow NH_3$) par les bactéries diazotrophes, autotrophes à l'azote et la **dénitrification** ($NO_3^- \rightarrow N_2$) assurée également par des bactéries hétérotrophes aérobies facultatives.

3.3 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 de la figure 23.3. 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.

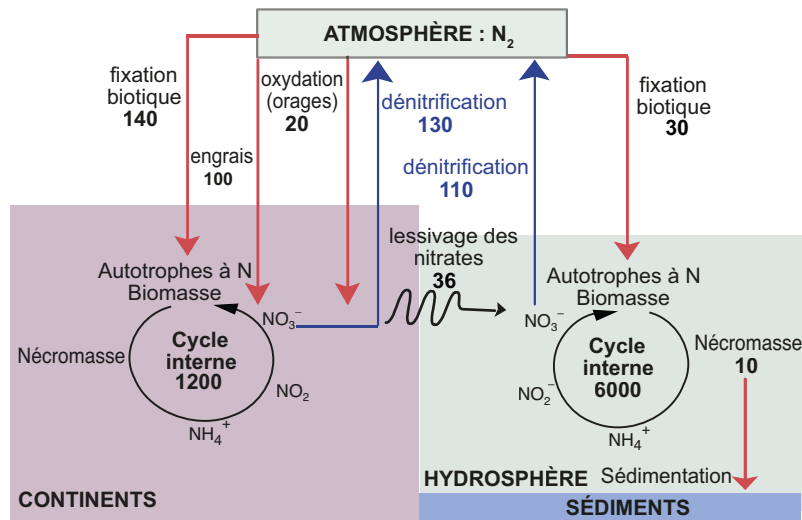


Figure 23.3 Les flux entre réservoirs d'azote.

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

On constate que la dénitrification ($130 + 110 = 240 \text{ MtN.a}^{-1}$) excède la fixation biotique ($140 + 30 = 170 \text{ MtN.a}^{-1}$). 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.

4 Les couplages avec le cycle du carbone réduit

4.1 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.).

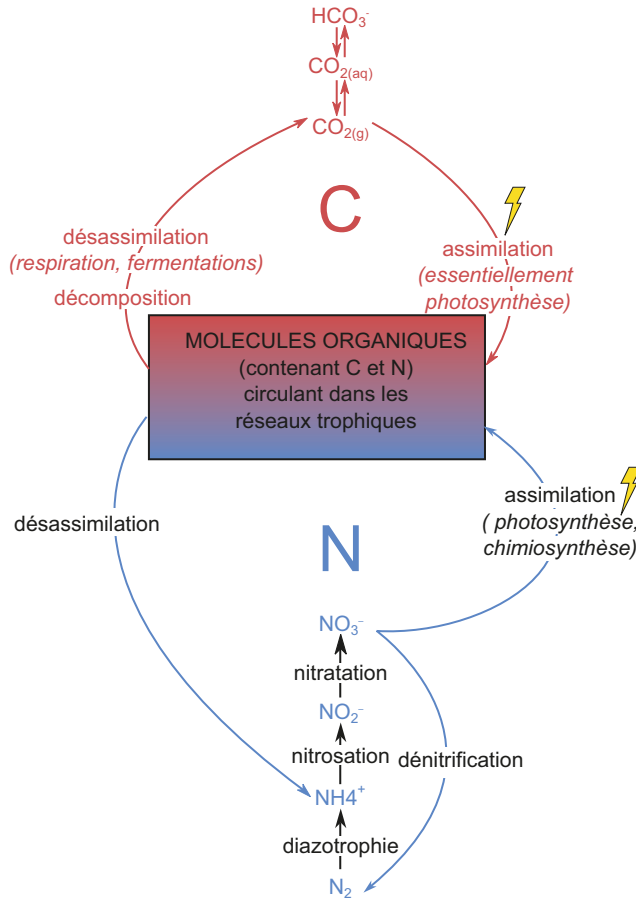


Figure 23.4 Cycle du carbone réduit et cycle de l'azote : deux cycles biogéochimiques couplés.

4.2 Le rapport C/N de la matière organique et l'efficacité du couplage

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. Si ce rapport est très différent du rapport C/N des micro-organismes hétérotrophes, l'efficacité de la décomposition peut être affectée.

L'apport de matière organique à un sol peut se faire sous différentes formes :

- Exemple de l'apport de paille (issue de cormus de végétaux herbacés). La paille a un rapport C/N élevé (du fait de l'abondance de la cellulose, qui ne contient pas d'azote), supérieur à celui des micro-organismes décomposeurs ($C/N_{\text{paille}} = 12 \times C/N_{\text{microbiote}}$). De ce fait, 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 (figure 23.5a). Si l'azote minéral vient à manquer, le développement des commu-

nautés microbiennes et la dégradation de la nécromasse seront ralenties, impactant ainsi la minéralisation du carbone organique.

- 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 *in fine* augmenter. Il y a **minéralisation** nette d'azote, figure 23.5b.

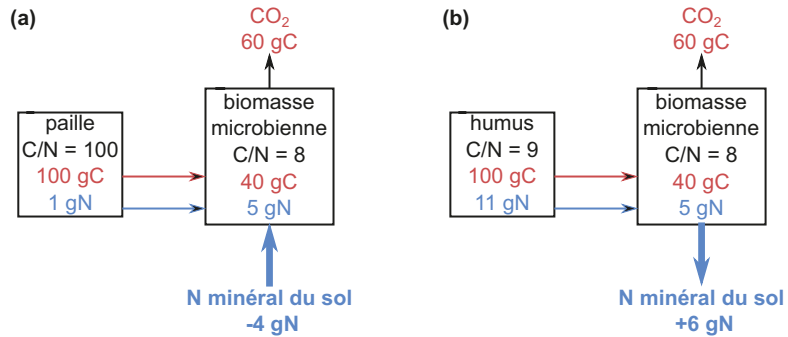


Figure 23.5 Décomposition de deux sources organiques de rapports C/N contrastés et conséquences sur le stock d'azote minéral du sol.

(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).

Voir chapitre 24,
§ 3.2 et zoom 2

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.

Réviser

Résumé

Les êtres vivants photolithotrophes (végétaux, algues et diverses bactéries) 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.

Toutes les étapes du cycle de l'azote **impliquent la biosphère** et sont très **dépendantes des micro-organismes** : bactéries diazotrophes libres ou symbiotiques, fixatrices du diazote, bactéries de la nitrification (bactéries nitrifiantes) et bactéries dénitrifiantes réalisent des conversions variées entre les formes minérales de l'azote.

Les bactéries chimiolithotrophes du sol sont essentielles à la réalisation du cycle de l'azote car elles sont les seules à produire les nitrates indispensables à la majorité des autotrophes à l'azote. Les nitrates sont aisément lessivés dans les sols et l'équilibre du cycle est assuré par l'activité des bactéries diazotrophes, qui en limite ce déficit.

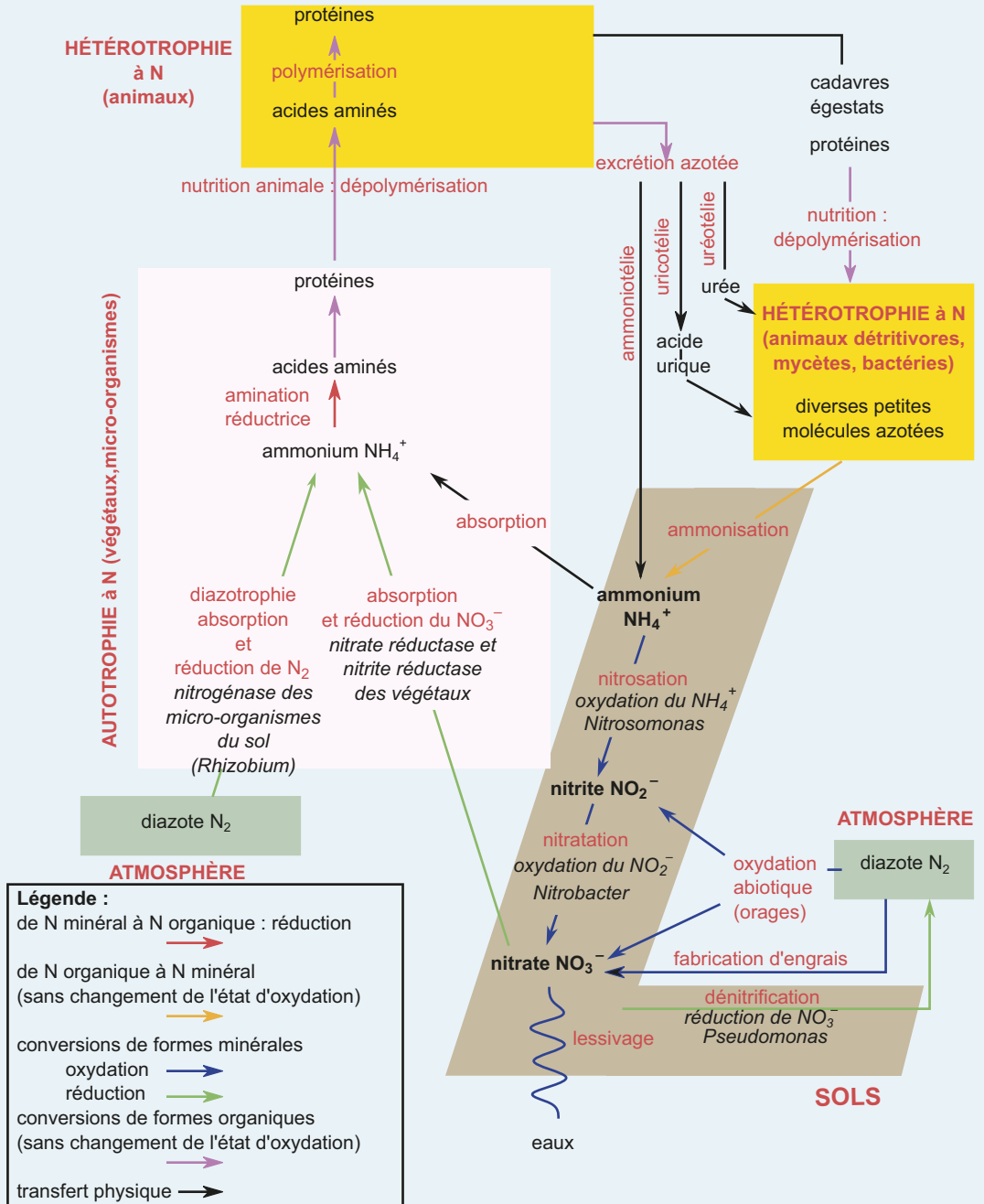


Figure de synthèse Le cycle de l'azote.

Le cycle de l'azote est très différent de celui du carbone pour cinq raisons essentielles :

- Les chimiosynthèses bactériennes sont indispensables à la plupart des étapes du cycle de l'azote, alors qu'elles n'interviennent que ponctuellement dans les cycles du carbone (dans certaines réactions de décomposition de la matière organique).
- Le cycle de l'azote implique un grand nombre de formes minérales de cet élément dans l'environnement, avec des états d'oxydation très différents : le diazote N_2 , les formes ioniques (ammonium, nitrite, nitrate) et les oxydes d'azote (NO , N_2O) alors que les formes carbonées minérales sont dominées par le couple CO_2/HCO_3^- .
- Il met en jeu des réductions plus complexes que celle du CO_2 ce qui exige davantage d'énergie et les rend plus difficiles à réaliser. De plus le diazote qui constitue le plus grand réservoir est difficilement utilisable par la biosphère car sa réduction est énergétiquement très coûteuse et fait intervenir la nitrogénase qui n'est possédée que par quelques organismes particuliers (diazotrophes) et exige un environnement cellulaire anoxique.
- Une partie de l'azote minéralisé (ammoniacque, nitrate, nitrite) reste disponible dans les sols alors que le carbone minéralisé (CO_2) s'en échappe très facilement.
- Le cycle de l'azote mobilise des réservoirs de masses bien plus faibles que ceux du carbone et souvent limitants en termes de productivité.

S'entraîner

QCM de connaissances

- 1 Les associations suivantes sont-elles correctes ?
 - a. *Nitrobacter* \Leftrightarrow nitrification.
 - b. *Nitrobacter* \Leftrightarrow nitratisation.
 - c. *Rhizobium* \Leftrightarrow diazotrophie.
 - d. *Nitrosomonas* \Leftrightarrow dénitrification.
- 2 Les masses M d'azote dans les réservoirs suivants vérifient-elles ces relations ?
 - a. M biosphère > M atmosphère.
 - b. M hydrosphère = 100 \times M atmosphère.
 - c. M sols > M biosphère.
 - d. M atmosphère = 100 \times masse de carbone dans l'atmosphère.

QCM à partir de documents

Après les moissons, les résidus de moisson peuvent être brûlés ou enfouis dans le sol lors du labour, en fin d'été. La [figure 22.4](#) montre les effets du brûlage et de l'enfouissement des pailles de céréales sur le lessivage des ions nitrates au cours de l'hiver suivant dans 6 stations différentes, notées A à F.

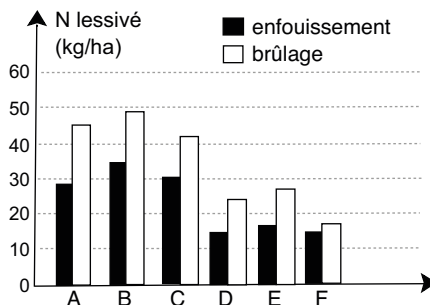


Figure 23.4 Quantité d'azote lessivé dans les stations A à F, après enfouissement ou brûlage des pailles de céréales.

- a. La quantité de nitrates restant dans le sol et disponible pour les végétaux ne dépend que du lessivage.
- b. L'enfouissement des pailles induit une consommation des nitrates du sol.
- c. L'enfouissement des pailles induit la production d'ammonium dans le sol.
- b. Le brûlage est une pratique à privilégier par rapport à l'enfouissement.

Sujet sur documents

Le **tableau 23.3** donne pour deux types de sols les quantités d'eau drainée et d'ions nitrates lessivés entre deux cultures selon que le sol est laissé nu ou couvert par une culture (de moutarde ici) pendant la saison hivernale.

- 1 Que montrent les données fournies par ce tableau ?
- 2 Quelle pratique agricole faut-il privilégier pour réduire les pertes en nitrates ?

Tableau 23.3

limon + argile				sable + Limon + argile			
couvert végétal		sol nu		couvert végétal		sol nu	
A Eau (mm)	B Azote (kg/ha)	C Eau (mm)	D Azote (kg/ha)	E Eau (mm)	F Azote (kg/ha)	G Eau (mm)	H Azote (kg/ha)
56	1	144	60	71	10	163	118