



**Volume 6**

**Les sols  
au cœur de la zone critique 6**

*écologie*

*sous la direction de*  
**Philippe Lemanceau et Manuel Blouin**

Les sols au cœur de la zone critique 6

First published 2018 in Great Britain by ISTE Editions Ltd.

Apart from any fair dealing for the purposes of research or private study, or criticism or review, as permitted under the Copyright, Designs and Patents Act 1988, this publication may only be reproduced, stored or transmitted, in any form or by any means, with the prior permission in writing of the publishers, or in the case of reprographic reproduction in accordance with the terms and licenses issued by the CLA. Enquiries concerning reproduction outside these terms should be sent to the publishers at the undermentioned address:

ISTE Editions Ltd  
27-37 St George's Road  
London SW19 4EU  
UK

© ISTE Editions Ltd 2018

The rights of the authors of this work have been asserted by them in accordance with the Copyright, Designs and Patents Act 1988.

---

British Library Cataloguing-in-Publication Data

A CIP record for this book is available from the British Library

ISBN: 978-1-78405-384-0 (print)

ISBN: 978-1-78406-384-9 (e-book)

---



Printed and bound in Great Britain by CPI Group (UK) Ltd., Croydon, Surrey CR0 4YY, June 2018

---

Série *Les sols*  
sous la direction de Christian Valentin

---

---

# Les sols au cœur de la zone critique 6

---

*écologie*

*sous la direction de*  
Philippe Lemanceau  
Manuel Blouin

**ISTE**  
editions

---

Collection dirigée par André Mariotti

---

---

Série *Les sols*

---

Volume 1 – Jacques Berthelin, Christian Valentin,  
Jean Charles Munch

*Les sols au cœur de la zone critique : fonctions et services*

Volume 2 – Guillaume Dhérissard

*Les sols au cœur de la zone critique : enjeux de société*

Volume 3 – Guilhem Bourrié

*Les sols au cœur de la zone critique : circulation de l'eau*

Volume 4 – Guilhem Bourrié

*Les sols au cœur de la zone critique : qualité de l'eau*

Volume 5 – Christian Valentin

*Les sols au cœur de la zone critique : dégradation et réhabilitation*

---

# Table des matières

---

<b>Préface</b> . . . . .	1
André MARIOTTI	
<b>Chapitre 1. La vie dans les sols : du découpage taxonomique à l'intégration écologique</b> . . . . .	5
Manuel BLOUIN, Philippe HINSINGER, Patrick LAVELLE et Philippe LEMANCEAU	
1.1. Importance des organismes du sol . . . . .	5
1.2. Perspective historique. . . . .	7
1.2.1. La faune : convergence entre sciences du sol et écologie . . . . .	7
1.2.2. Le système racinaire des plantes : la face cachée de l'écologie végétale . . . . .	8
1.2.3. Les micro-organismes : du développement d'outils vers des concepts en écologie et évolution . . . . .	10
1.3. Organisation de l'ouvrage . . . . .	14
1.4. Bibliographie. . . . .	15
<b>Chapitre 2. Diversité des mécanismes impliqués dans les interactions écologiques du sol</b> . . . . .	19
Manuel BLOUIN	
2.1. Des interactions de nature diverse . . . . .	19
2.2. Une diversité de mécanismes écologiques. . . . .	22
2.2.1. Les relations trophiques . . . . .	22
2.2.2. Modification physique . . . . .	26

2.2.3. Modification chimique . . . . .	26
2.2.4. Modification biochimique . . . . .	28
2.3. Un cadre conceptuel unique pour les interactions trophiques et non trophiques . . . . .	31
2.4. Perspectives de recherche : le cas des relations plantes/vers de terre/ micro-organismes . . . . .	32
2.5. Bibliographie . . . . .	35
<b>Chapitre 3. Biodiversité et fonctionnement écologique des sols . . .</b>	<b>39</b>
Jean-Christophe LATA, Sébastien BAROT, Julie LELOUP, Thomas LERCH, Naoise NUNAN et Xavier RAYNAUD	
3.1. Importance de la biodiversité dans le fonctionnement des sols . . . . .	39
3.1.1. Une diversité dont l'importance fonctionnelle a été reconnue tardivement . . . . .	39
3.1.2. Impact de la biodiversité sur le fonctionnement du sol . . . . .	41
3.2. Principales questions de recherche actuelles . . . . .	43
3.2.1. Des liens biodiversité-fonctions impactés par les paramètres abiotiques et les perturbations . . . . .	44
3.2.2. Biodiversité-fonctions et cycles des nutriments . . . . .	46
3.2.3. Développement des approches et techniques . . . . .	49
3.2.4. Prise de conscience de l'importance de la biodiversité dans le fonctionnement des sols pour les sociétés humaines . . . . .	51
3.3. Bibliographie . . . . .	52
<b>Chapitre 4. Interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère . . . . .</b>	<b>57</b>
Philippe LEMANCEAU, Matthieu BARRET, Manuel BLOUIN, Sylvie MAZURIER et Barbara PIVATO	
4.1. La rhizosphère, un lieu d'échanges multiples . . . . .	57
4.2. Recrutement des micro-organismes dans la rhizosphère . . . . .	59
4.3. Interactions plantes/micro-organismes, une longue histoire . . . . .	62
4.4. Microbiote rhizosphérique, des bénéfiques pour la plante . . . . .	66
4.5. Valorisation des interactions plantes/micro-organismes en agroécologie . . . . .	69
4.6. Conclusion et perspectives . . . . .	71
4.7. Bibliographie . . . . .	72

<b>Chapitre 5. Interactions entre le sol et la végétation : structure des communautés de plantes et fonctionnement du sol . . . . .</b>	<b>83</b>
Grégoire T. FRESCHET, Cyrille VIOLLE, Catherine ROUMET et Éric GARNIER	
5.1. Introduction . . . . .	83
5.1.1. Le couple sol-plantes au cœur des écosystèmes . . . . .	83
5.1.2. Décrire l'interaction entre les plantes et le sol : traits de réponse ( <i>response traits</i> ), traits d'effet ( <i>effect traits</i> ) et boucles de rétroaction ( <i>feedback loops</i> ) . . . . .	84
5.2. Le sol comme déterminant majeur de la structure des communautés végétales et des propriétés des écosystèmes . . . . .	85
5.2.1. Déterminants principaux de la structure des communautés végétales : généralités . . . . .	85
5.2.2. Quelles variables de sol influencent la végétation ? . . . . .	85
5.2.3. Rôle des hétérogénéités spatiales et temporelles du sol . . . . .	89
5.3. Effets de la végétation sur le fonctionnement du sol . . . . .	90
5.3.1. Cycles biogéochimiques . . . . .	90
5.3.1.1. Influence sur le cycle du carbone dans le sol . . . . .	91
5.3.1.2. Influence sur le cycle de l'azote dans le sol . . . . .	93
5.3.1.3. Influence sur la teneur en eau du sol . . . . .	95
5.3.2. Macrostructure et agrégation . . . . .	96
5.3.3. Relations avec la biodiversité du sol . . . . .	97
5.4. Conclusion . . . . .	98
5.5. Bibliographie . . . . .	99
<b>Chapitre 6. La faune du sol : déterminants de la structure des communautés et impacts sur le fonctionnement du sol . . . . .</b>	<b>105</b>
Jérôme CORTET, Sophie JOIMEL, Johanne NAHMANI et Mickael HEDDE	
6.1. La faune du sol : classification et quantification . . . . .	105
6.1.1. Vers une compréhension systémique du sol . . . . .	106
6.1.2. Vers une nécessaire description intraguilde : exemple des micro-arthropodes du sol . . . . .	108
6.1.2.1. Les guildes alimentaires pour comprendre les interactions . . . . .	108
6.1.2.2. Les distributions verticales pour prendre en compte l'habitat préférentiel des espèces . . . . .	109
6.2. Déterminants abiotiques et biotiques . . . . .	110
6.2.1. Contraintes pédoclimatiques . . . . .	110
6.2.2. Contraintes anthropiques . . . . .	110

6.3. Relations diversité-fonctionnement. . . . .	111
6.3.1. Diversité taxonomique . . . . .	111
6.3.2. Diversité fonctionnelle basée sur les traits : un outil en développement . . . . .	113
6.4. La faune, bio-indicateur de qualité des sols . . . . .	114
6.5. Bibliographie . . . . .	117
<b>Chapitre 7. Écologie moléculaire des organismes du sol : le cas des vers de terre . . . . .</b>	<b>125</b>
Lise DUPONT	
7.1. Introduction. . . . .	125
7.2. Identification des espèces . . . . .	127
7.3. Modes et systèmes de reproduction. . . . .	128
7.4. Structure génétique des populations . . . . .	129
7.4.1. Flux de gènes . . . . .	129
7.4.2. Variation génétique au sein des populations . . . . .	132
7.5. Phylogéographie . . . . .	133
7.6. La sélection adaptative . . . . .	134
7.7. Conclusion . . . . .	134
7.8. Bibliographie . . . . .	134
<b>Chapitre 8. Rétroactions dans les sols : évidences et implications théoriques . . . . .</b>	<b>139</b>
Jérôme MATHIEU	
8.1. Les sols, des systèmes complexes ou compliqués ? . . . . .	139
8.2. Importance des boucles de rétroactions dans le fonctionnement des systèmes . . . . .	141
8.2.1. Interactions indirectes simples dans les écosystèmes . . . . .	142
8.2.2. Les boucles de rétroactions dans les sols . . . . .	144
8.3. Conséquences des rétroactions sur le système . . . . .	148
8.3.1. Dynamiques éco-évolutives . . . . .	148
8.3.2. Propriétés émergentes . . . . .	150
8.3.3. Organisation hiérarchique, causalité ascendante et descendante . . . . .	151
8.3.4. Auto-organisation . . . . .	152
8.3.5. Hystérèse . . . . .	153
8.3.6. États alternatifs stables . . . . .	154
8.3.7. Réponses des systèmes complexes à une perturbation extérieure . . . . .	154

8.3.7.1. La stabilité d'un système . . . . .	154
8.3.7.2. La résilience . . . . .	155
8.3.7.3. Les types de réponses . . . . .	156
8.4. Conclusion . . . . .	157
8.5. Bibliographie . . . . .	158

<b>Chapitre 9. Actions et rétroactions : conséquences pour la gestion des sols . . . . .</b>	<b>163</b>
Sébastien BAROT, Manuel BLOUIN et Philippe LEMANCEAU	
9.1. Émergence d'une compréhension éco-évolutive du fonctionnement des sols . . . . .	163
9.2. Vers une ingénierie des sols écologique et évolutive . . . . .	166
9.3. Bibliographie . . . . .	169
 <b>Liste des auteurs . . . . .</b>	 <b>173</b>
 <b>Index . . . . .</b>	 <b>177</b>
 <b>Sommaires des autres volumes de la série . . . . .</b>	 <b>181</b>



---

## Préface

---

Les éditions scientifiques ISTE ont constitué un domaine éditorial pluridisciplinaire intitulé « Système Terre – Environnement » et, dans ce cadre, nous présentons aujourd’hui une série d’ouvrages intitulée *Les sols*, coordonnée par Christian Valentin, dans le cadre du groupe « Sols » émanant de l’Académie d’agriculture de France.

Les objectifs de cette série d’ouvrages, consacrée à l’étude du rôle et du fonctionnement des sols au sein de la zone critique méritent quelques commentaires.

La zone critique (ZC), concept qui s’impose maintenant au niveau international, désigne le lieu des interactions entre l’atmosphère, l’hydrosphère, la pédosphère – couche la plus externe de la croûte terrestre, composée des sols et soumise aux processus de formation des sols nés des interactions avec les autres composantes de la surface – la lithosphère et les écosystèmes. En son sein, se produisent des échanges essentiels d’eau, de matière et d’énergie, échanges qui interagissent avec ceux des autres enveloppes, océaniques et atmosphériques, du système Terre. Sa très grande réactivité, physique, chimique et biologique est un facteur essentiel de la régulation globale de ce système Terre.

Support de la vie, cette fine enveloppe est en forte interaction avec les activités humaines : agriculture, urbanisation, extraction des ressources, gestion des déchets, activité économique, etc.

Ce concept de zone critique (ZC) renouvelle totalement l’approche environnementale, permettant tout à la fois une vision intégrée, descriptive, explicative et prédictive du système Terre, de ses grands cycles biogéochimiques et de leur interaction avec le système climatique : la vision devient dynamique, explicative de l’ensemble des interactions et ouvre la voie à une modélisation prédictive, nécessairement intégrée aux modèles globaux, avec une attention toute particulière au cycle hydrologique.

Au sein de la ZC, le sol est une composante fondamentale, avec un rôle prééminent sur le stockage, la dynamique et la transformation des éléments biogènes (C, N, P) et de tous les contaminants inorganiques, organiques ou microbiologiques, ce qui contribue à affecter intimement la quantité et la qualité de ressources essentielles à l'activité humaine, le sol, les eaux, la qualité de l'air.

Les sols reviennent ainsi sur le devant de l'agenda international, du fait des grands défis que doivent relever toute civilisation : production agricole, changements climatiques, changements et conflits d'usage (déforestations, urbanisation, accaparement, etc.), biodiversité, grands cycles (eau, C, N, P), pollutions, santé, déchets, économie circulaire, etc. Ils apparaissent dès lors légitimement dans les « objectifs de développement durable » des Nations Unies à l'horizon 2030 (ODD15 : « Préserver et restaurer les écosystèmes terrestres, en veillant à les exploiter de façon durable, gérer durablement les forêts, lutter contre la désertification, enrayer et inverser le processus de dégradation des terres et mettre fin à l'appauvrissement de la biodiversité »).

L'étude des sols, au cœur de la zone critique, doit ainsi ne pas être abordée que par la science des sols, mais également par de très nombreuses disciplines des sciences de la Terre, de la vie, des sciences humaines et sociales. Les sols, au centre d'interactions multiples, représentent un ensemble complexe, un *nexus* reliant les paramètres essentiels que sont l'alimentation, l'eau, l'énergie, le climat et la biodiversité.

Ces sols, à la structure, à la dynamique, au fonctionnement complexes, sont sensibles aux changements globaux qui y induisent des évolutions obéissant à des phénomènes de seuils et à des questions de résilience, ce qui implique, pour leur étude, de ne pas prendre en compte que les temps courts mais aussi les temps longs, comme l'a souligné le livre blanc sur les sols du CNRS en 2015 (disponible à l'adresse : [www.insu.cnrs.fr/node/5432](http://www.insu.cnrs.fr/node/5432)). Les dynamiques des grands cycles biogéochimiques notamment, présentent des temps caractéristiques qui peuvent être séculaires, voire bien au delà...

Il est incontestable que parmi les grandes composantes de l'environnement déclinées plus avant, les sols sont les moins bien connus, du grand public, des pouvoirs publics, mais également des milieux académiques. Il devient dès lors primordial de fournir au plus grand nombre d'enseignants et d'étudiants les bases conceptuelles pour aborder les sols avec la complexité de leur nature, de leur fonctionnement, de leur diversité et de leurs interactions avec les autres composantes, au sein de la zone critique.

C'est ce à quoi se sont attachés les réflexions, les analyses et les perspectives menées par tous les auteurs de cette série, scientifiques de haut niveau d'expertise internationale dans leur discipline, avec le souci de pratiquer une approche holistique de l'étude des sols, avec une attention toute particulière aux aspects finalisables d'une science interdisciplinaire ouverte, au-delà de la seule communauté scientifique, aux

décideurs, aux gestionnaires et à tous ceux qui s'intéressent à l'évolution de notre planète et d'adosser leur réflexion scientifique aux exigences de la formation et de la plus large diffusion des connaissances.

La série se présente sous la forme de six volumes :

– *Les sols au cœur de la zone critique : fonctions et services*, volume qui servira d'introduction générale ;

– *Les sols au cœur de la zone critique : enjeux de société* ;

– *Les sols au cœur de la zone critique : circulation de l'eau* ;

– *Les sols au cœur de la zone critique : qualité de l'eau* ;

– *Les sols au cœur de la zone critique : dégradation et réhabilitation* ;

– *Les sols au cœur de la zone critique : écologie*.

Enfin, il convient de rappeler que cette série a été élaborée pour l'essentiel au sein du groupe « Sols » de l'Académie d'agriculture de France, sous la houlette débonnaire, mais opiniâtre et ferme de Christian Valentin. Nous devons être reconnaissants à ce groupe de scientifiques et à son leader pour cette réalisation.

André MARIOTTI

Professeur émérite à l'université Pierre et Marie Curie

Membre honoraire de l'Institut universitaire de France

Coordinateur de la collection « Système Terre – Environnement », ISTE Edition



---

## La vie dans les sols : du découpage taxonomique à l'intégration écologique

---

### 1.1. Importance des organismes du sol

S'il est permis de parler d'un sol comme d'un écosystème à part entière [PON 15], alors le sol figure parmi les écosystèmes les plus diversifiés au monde : à la différence des écosystèmes décrits sur la base de la végétation dominante, le sol couvre l'ensemble des terres immergées et présente une diversité de climats et de roches mères considérable [ORG 16]. Même localement, lorsqu'il est considéré comme un compartiment d'un écosystème décrit à partir de la végétation, le sol est généralement le compartiment le plus diversifié. Il héberge des représentants des trois domaines (*Eucaryota*, *Bacteria*, *Archaea*) et une grande diversité de règnes ou embranchements au sein des eucaryotes notamment (*Animalia*, *Fungi*, *Plantae*, *Chromista*, *Protozoa*). Chaque domaine comprend un grand nombre d'espèces. Ainsi ce nombre est compris entre  $10^4$  et  $10^7$  pour les bactéries contenues dans un gramme de sol, représentant une biomasse correspondant à 1-4% du carbone du sol [ORG 16]. Il reste encore beaucoup à faire pour décrire cette diversité, en particulier les espèces qui ont la plus petite taille, pour lesquelles le déficit taxonomique estimé est le plus important [DEC 10].

La biomasse des différents taxons peut y être très élevée et représenter pour un hectare de prairie tempérée un total de l'ordre de 5 tonnes soit 20 fois plus que celle de moutons qui seraient présents sur cette prairie. Les racines des plantes, quant à elles, peuvent avoisiner les 10 tonnes.

Les ancêtres de ces organismes n'ont pas toujours vécu dans les milieux terrestres. Suite à l'apparition des eucaryotes pluricellulaires, il y a environ 700 millions d'années,

les plantes puis les métazoaires ont colonisé la terre ferme, il y a environ 430 millions d'années. Les sols se sont formés suite à la colonisation des organismes vivants, grâce à leurs activités qui ont abouti à l'agrégation de la matière organique et des minéraux issus de la roche mère, comme on peut l'observer encore aujourd'hui dans les zones de retrait des glaciers, sur les coulées volcaniques récentes, dans les polders, ou encore dans les technosols construits [DEE 16, VER 14]. La bioturbation due aux invertébrés du sol a notamment joué un rôle majeur dans les processus pédogénétiques (voir dans la même collection, l'ouvrage *Les sols au cœur de la zone critique : fonctions et services*), jusqu'à influencer considérablement l'évolution des métazoaires à la fin de l'ère précambrienne [MEY 06]. Les adaptations d'organismes aux activités de leurs congénères ou d'organismes d'espèces différentes continuent de voir le jour, et sont l'objet de découvertes plus surprenantes les unes que les autres.

Les micro-organismes possèdent un arsenal enzymatique qu'orchestrent les macro-organismes comme les plantes ou la macrofaune du sol. Ces interactions sont à l'origine de flux de matière (cycle de l'eau, des éléments tels que N, P, K... ou du carbone), d'énergie (matière organique) et d'information (molécules signal), de modifications diverses de la structure (agrégation), parfois même de la texture, des sols et ont des conséquences sur le fonctionnement du compartiment épigé de l'écosystème. Par exemple, une méta-analyse montre que la croissance des plantes est augmentée de 23 % en moyenne en présence de vers de terre [GRO 14].

Ces multiples fonctions écologiques sous-tendent la fourniture de nombreux services écosystémiques, comme la résistance du sol à l'érosion et la régulation de ses propriétés hydriques, la décomposition de la matière organique à l'origine du recyclage des nutriments essentiels aux plantes qui débouche sur la production agricole, la régulation du climat notamment par le stockage de carbone, la dépollution, la régulation d'organismes pathogènes ou parasites des plantes, ainsi que des services récréatifs et éducatifs [BLO 13, LAV 06] (voir dans la même collection, l'ouvrage *Les sols au cœur de la zone critique : fonctions et services*). Ces services écosystémiques sont essentiels au bien-être de l'espèce humaine [MIL 05] (voir dans la même collection l'ouvrage *Les sols au cœur de la zone critique : enjeux de société*). Pourtant, du fait de l'accroissement de la population humaine et de ses activités, des menaces pèsent sur la biodiversité et les services écosystémiques (voir dans la même collection, l'ouvrage *Les sols au cœur de la zone critique : dégradation et réhabilitation*). Le coût de l'inaction face à cette dégradation équivaldrait à 50 milliards d'euros par année et pourrait atteindre 14 000 milliards en 2050 [BRA 08].

Mieux connaître la biodiversité des sols, les fonctions dont elle est responsable et les services qu'elle fournit revient à intégrer des approches naturalistes développées indépendamment sur des groupes taxonomiques distincts tels que la faune, la végétation et les micro-organismes. La difficulté réside dans le fait que ces différents taxons ont des propriétés très différentes (taille des organismes, espace vital, taille des populations,

vitesse d'évolution, etc.) et que leur étude requiert des méthodologies d'observation spécifiques. Cela revient également à mieux comprendre les liens qui existent entre les organismes vivants et leur environnement biotique et abiotique. Une mise en perspective historique de ces recherches sur la faune, la végétation et les micro-organismes des sols permet de mieux comprendre les tendances actuelles qui convergent vers une écologie des sols de plus en plus intégrée.

## 1.2. Perspective historique

### 1.2.1. Faune : convergence entre sciences du sol et écologie

La formation et le fonctionnement écologique des sols sont le résultat d'interactions au cours du temps entre le climat, le substrat géologique et les organismes vivants. Après que Dokuchaev [DOK 89] a énoncé en 1889 ce principe fondateur, le cadre conceptuel a peu évolué durant près d'un siècle. L'écologie du sol a le plus souvent appliqué des modèles théoriques et des hypothèses de recherche venues principalement de l'écologie générale, en pratique, de l'étude des peuplements de la partie aérienne des écosystèmes, plantes, vertébrés et insectes principalement.

Le Programme biologique international (1964-1974) animé en France par Maxime Lamotte, François Bourlière et Claude Delamare Debutteville permit un premier inventaire quantitatif des organismes du sol et l'analyse de leurs bilans énergétiques. La participation française se fit avec des sites africains et métropolitains dans lesquels l'analyse de la structure des communautés, la dynamique des populations et les bilans énergétiques formèrent le cœur de la recherche. C'est à cette époque que se publient en France des travaux importants et divers sur les vers de terre (Bouché, Lavelle), les termites (Josens), les protozoaires (Pussard, Rouelle, Couteaux), les micro-arthropodes (Vannier, Athias) ou les larves d'insectes (Trehen, Deleporte).

La recherche s'oriente alors progressivement dans deux directions sous l'influence d'écoles de pensée nourries de sources différentes. L'une s'intéressait de plus en plus au rôle de la biodiversité dans le fonctionnement du sol (envisagé principalement sous l'angle de la minéralisation de la matière organique). Elle se base très largement sur des expérimentations en microcosmes popularisées par les travaux de Setälä en Finlande, que suivront ceux de Heemsbergen et Berg aux Pays-Bas, de Hedde en France (par exemple [HED 07, HEE 04, MIK 02]). Cette ligne de recherche très centrée sur les interactions entre organismes, principalement à travers les réseaux trophiques, a produit de nombreux travaux depuis les années 1980 [RUI 94]. L'usage indiscriminé de microcosmes, qui ne représentent que très imparfaitement le sol, amène parfois à questionner la validité de ses conclusions, surtout lorsque l'on extrapole sans discernement ces résultats à l'échelle des parcelles et des paysages. C'est cependant cette ligne de recherche qui décrit en détail l'organisation des communautés des éléments

microscopiques ou submicroscopiques du sol et montre l'existence de patrons bien différents suivant que les bactéries ou les champignons sont les décomposeurs primaires dominants, à la base du réseau trophique [HUN 87].

L'autre direction plus inspirée de la pédologie et de l'écologie des écosystèmes a analysé les interactions entre organismes en prenant en compte la nature très particulière du sol et les contraintes uniques qu'exerce ce milieu sur les organismes qui l'habitent. Le concept d'ingénieurs de l'écosystème défini *a posteriori* [JON 94] est au cœur de cette recherche. La nature des interactions les plus souvent mentionnées par cette recherche est le mutualisme, les processus envisagés, le fonctionnement hydrique du sol et l'ensemble des fonctions ainsi que leur traduction en services écosystémiques du sol. Largement abordée par les spécialistes de racines qui depuis longtemps décrivent les interactions et les rétroactions positives dans la rhizosphère (Coleman, Calot, Hinsinger, etc.), cette approche appliquée aux invertébrés du sol a surtout, mais pas exclusivement, été développée en France, avec une participation active des pédologues. La force et l'organisation de la science du sol en France ont offert des conditions très favorables pour ces développements, avec l'appui de sources de financement bien ciblées, en particulier du ministère de l'Environnement et de l'INSU. La somme des travaux réalisés dans les différentes unités universitaires (Paris VI, XI et XII notamment, Rennes, Rouen, Montpellier, Nancy et Toulouse), au CPB de Nancy, au Museum et à l'IRD a conduit à faire évoluer significativement le modèle initial de Dokuchaev [DOK 89], le rendant plus pratique et détaillé à la fois. La nature particulière du sol en tant qu'habitat pour les organismes nécessite un cadre conceptuel élargi qui prenne en compte les organismes, les structures qu'ils créent dans le sol et les processus (physiques chimiques et biochimiques) à travers la variété des échelles spatiales et temporelles pertinentes. La théorie de l'auto-organisation, déjà largement utilisée par les physiciens, les chimistes, les sociologues et les écologistes [PER 95] fournit ce cadre global [LAV 16].

Les progrès de l'écologie du sol ont toujours été dépendants de l'avènement de nouvelles options techniques. Les marquages isotopiques  $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$  ont permis une exploration fine des flux entre compartiments ; la spectroscopie proche infrarouge (*near-infrared spectroscopy*, NIRS) a permis d'identifier l'origine des structures biogéniques du sol, les outils moléculaires associés à la prise en compte des traits biologiques permettent maintenant de résoudre un grand nombre de problèmes, de la résolution taxonomique à la définition des régimes alimentaires et des fonctions écologiques des espèces.

### **1.2.2. Le système racinaire des plantes : la face cachée de l'écologie végétale**

Les racines, malgré leurs rôles essentiels dans le fonctionnement des végétaux, au travers des fonctions d'acquisition des ressources du sol (eau, nutriments), d'ancrage

et de réserve (notamment chez les plantes pérennes), demeurent largement méconnues comparativement aux parties aériennes. Elles jouent, en outre, un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes et les services qu'ils rendent, notamment au travers de leur impact majeur sur la formation des sols, les cycles biogéochimiques et la fourniture d'habitats pour les autres organismes du sol. Elles contribuent ainsi largement au statut d'ingénieur de l'écosystème [JON 94] que détiennent les végétaux.

Une large part des recherches consacrées aux systèmes racinaires s'est appliquée à décrire leur morphologie et architecture, éminemment diverses, mais aussi plastiques, ainsi qu'à développer des méthodologies adaptées pour observer ces organes souterrains invisibles si le sol n'est pas excavé au préalable. Les travaux de [KUT 60] et son *Wurzelatlas* publié en 1960 sont les plus complets en matière de description de l'architecture chez de très nombreuses espèces végétales. Il a fallu cependant attendre les années 1980 pour que des modèles formalisant les règles de construction des architectures racinaires se développent, avec les travaux de Pagès en France, en parallèle de ceux de Lynch aux USA. C'est plus récemment que des travaux s'appuyant sur l'approche des traits fonctionnels ont été appliqués au compartiment racinaire, principalement chez des espèces prairiales (notamment par Roumet au CNRS à Montpellier, ainsi qu'à l'INRA de Clermont-Ferrand et Toulouse) [ROU 16]. Compte tenu du caractère invasif des méthodes déployées pour réaliser des descriptions exhaustives au champ, une large part de la connaissance des systèmes racinaires se restreint aux racines de l'horizon superficiel, de sorte que nous en avons une vision tronquée, comme souligné dans les méta-analyses conduites par [SCH 02]. Des équipes françaises (autour de Jourdan au Cirad et de Pierret à l'IRD) ont cependant conduit des travaux pionniers au cours des années 2010, en vue de caractériser les racines profondes et leur importance [PRA 17]. Ces difficultés inhérentes au sol font qu'une large part de la connaissance sur les racines s'appuie sur des études hors-sol, avec les multiples limites qu'elles comportent.

En matière d'interactions entre les racines et le sol, c'est un chercheur allemand, Hiltner, qui a été le premier à définir la rhizosphère, en 1904, comme le volume de sol autour des racines soumis à leurs activités [HAR 08]. Il avait montré que la rhizosphère était un hotspot d'activité microbienne et depuis, une large part des travaux s'est attaché à comprendre le déterminisme de l'écologie microbienne de la rhizosphère, appliquée en France très largement aux symbioses rhizobienne et mycorhizienne (à Dijon, Montpellier, Nancy et Toulouse), mais aussi aux nombreuses autres communautés libres de l'environnement des racines (à Cadarache, Dijon, Lyon, Nancy et Rennes notamment). Ces points font l'objet de développements détaillés par ailleurs dans cet ouvrage (voir chapitre 4). Les travaux de Guckert et Morel dans les années 1970 ont été pionniers dans la compréhension des processus d'exsudation racinaire qui sont largement responsables de l'effet rhizosphère, en stimulant l'abondance et les activités du microbiote associé et en impactant sa diversité. Les travaux de Callot, Jaillard et Hinsinger à Montpellier, puis de Doussan à Avignon ont par ailleurs établi que les racines, par leurs multiples activités physiologiques, étaient capables de modifier profondément

les propriétés chimiques (pH notamment) et physiques de la rhizosphère [HIN 09], contribuant même à des transformations de la minéralogie des sols, et ainsi à la pédogenèse [HIN 13]. Outre la compréhension des interactions complexes et multi-trophiques dont la rhizosphère est le siège, un challenge est désormais de mieux comprendre comment les racines de plantes d'une communauté végétale communiquent et interagissent entre elles (voir chapitre 4), contribuant ainsi à la relation fréquemment positive qui est observée entre productivité et diversité au sein des peuplements plurispécifiques, y compris les agro-écosystèmes prairiaux, cultures associées, systèmes agroforestiers ou forêts mélangées.

### **1.2.3. Micro-organismes : du développement d'outils vers des concepts en écologie et évolution**

L'étude des sols a pendant longtemps difficilement appréhendé les micro-organismes du sol. Ces difficultés sont associées à la nature même des micro-organismes et à l'environnement tellurique dans lequel ils évoluent.

Ainsi, les micro-organismes, comme leur nom l'indique, sont de taille microscopique, de l'ordre du micromètre pour les bactéries. Il a fallu attendre l'amélioration du microscope par Leeuwenhoek vers 1670, inventé près de 100 ans plus tôt, pour visualiser ces bactéries. Mais les débuts de la microbiologie du sol remontent vraiment au XIX<sup>e</sup> siècle. La présomption de présence de micro-organismes dans les sols avait été formulée suite aux travaux de Boussingault (1802-1887) montrant que la dégradation de l'humus ne pouvait représenter la seule source d'azote dans les sols [BOU 97]. Le rôle des micro-organismes dans le processus de nitrification fut établi par Schloesing (1824-1919) et Muntz (1846-1917) confirmant ainsi l'hypothèse de Pasteur (1822-1895) sur l'origine microbienne des nitrates. L'isolement de micro-organismes impliqués dans la nitrification fut ensuite réalisé par Winogradsky (1856-1953) [WIN 49]. La fixation biologique de l'azote par les bactéries au sein des nodules de légumineuses fut quant à elle démontrée en 1886 et un agent bactérien responsable découvert par Beijerinck en 1888.

Pendant longtemps, les analyses des micro-organismes du sol se sont limitées à leur catégorisation sur :

- des critères morphologiques, par exemple pour les bactéries : bâtonnets (bactérium), bacilles (gros bâtonnets à endospores), bactéries filamenteuses (bactéries du soufre), bactéries en fourreaux dans lesquels les cellules sont alignées en chaînes (ferrobactéries) ;
- des critères physiologiques associés aux activités microbiennes en relation avec les cycles géochimiques (par exemple pour le cycle de l'azote, ammonifiants, nitrificateurs, dénitrificateurs, fixateurs d'azote atmosphérique libres ou symbiotiques) et à leurs exigences (phototrophes, chimiotrophes, autotrophes, hétérotrophes).

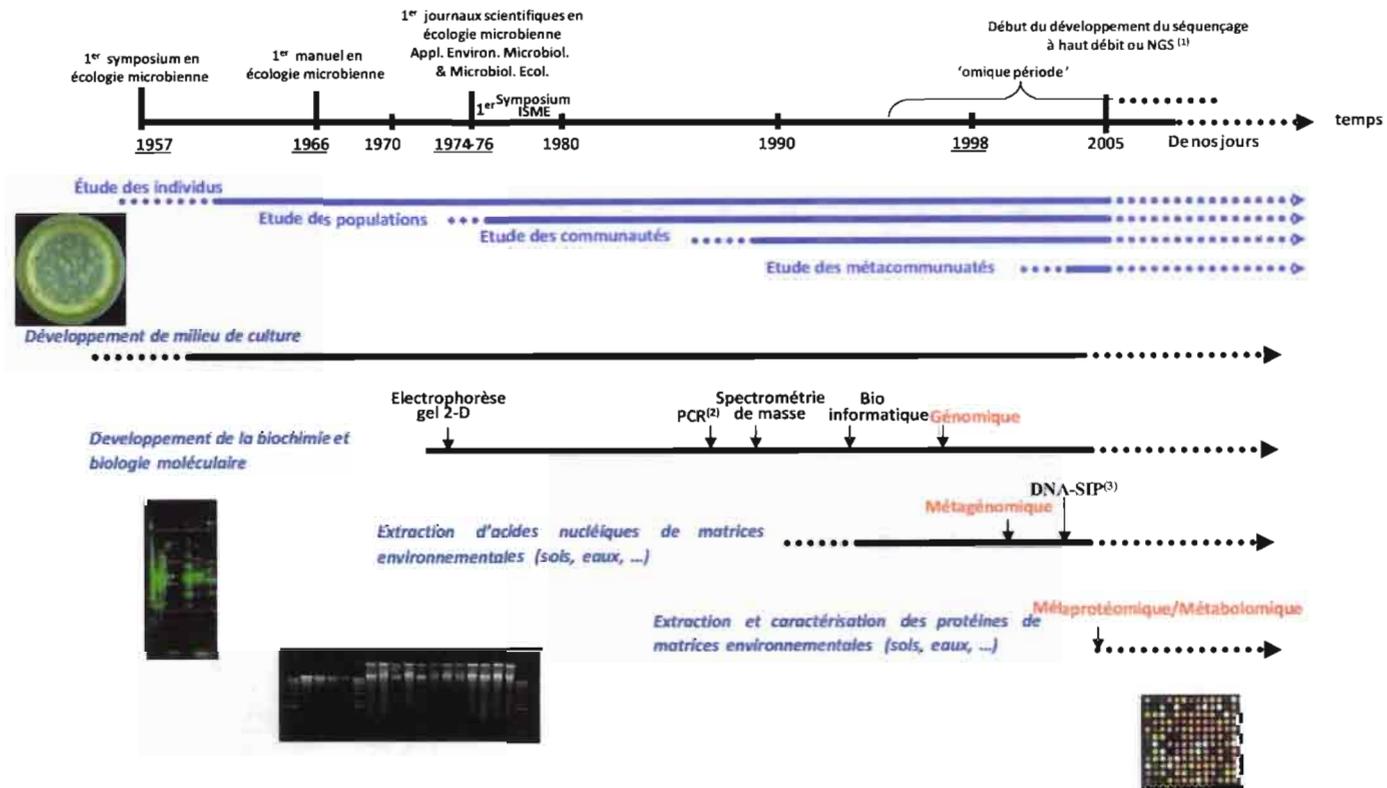
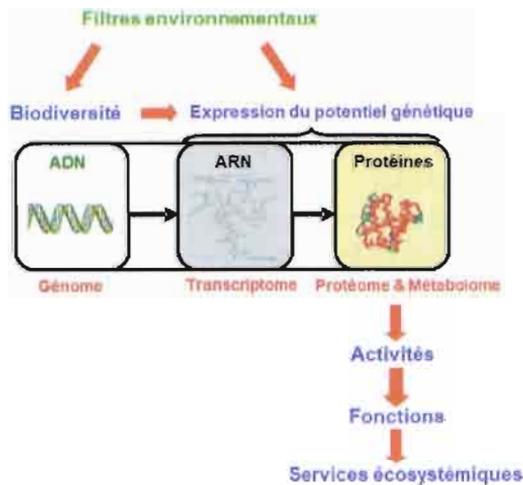


Figure 1.1. Principales étapes du développement de l'écologie microbienne des sols, adapté de [MAR 07]

d'analyses microbiologiques des sols permettant ainsi d'établir un diagnostic de la qualité biologique de ces sols comme c'était le cas depuis bien longtemps pour les propriétés physico-chimiques [LEM 15].

Au-delà de la seule description de la biodiversité sur la base de séquences à valeur taxonomique, il est également possible de cibler des gènes codant des activités impliquées dans des fonctions d'intérêt agronomique (par exemple synthèse d'antibiotiques impliqués dans la protection des plantes) et/ou environnemental (par exemple synthèse de N<sub>2</sub>O réductase minimisant les émissions de ce puissant gaz à effet de serre). Cependant, notre connaissance des gènes de fonction du sol demeure limitée et des initiatives de séquençage *in extenso* visent à mieux comprendre le fonctionnement biologique du sol et à découvrir de nouveaux gènes de fonction [VOG 09]. Pour importants qu'ils soient, ces gènes de fonctions ne représentent qu'un potentiel génétique et les recherches en écologie microbienne du sol ont pour ambition de construire une vision synthétique pour améliorer notre compréhension du fonctionnement biologique des sols et notre possibilité d'intervenir sur son fonctionnement. Pour cela, il est nécessaire de mettre en relation le potentiel génétique de la diversité microbienne avec son expression en termes de protéines et de métabolites, puis d'activités, de fonctions et finalement de services écosystémiques. Outre les développements méthodologiques correspondants (protéomique et métabolomique, voir figure 1.1), ceci requiert l'utilisation d'observatoires appareillés (Observatoire de recherche en environnement, ORE) permettant la mesure de fonctions d'intérêts agronomiques et environnementaux et des services écosystémiques correspondants (voir figure 1.2).



**Figure 1.2.** Représentation schématique de la relation entre biodiversités, expression du potentiel génétique, activités, fonctions et services écosystémiques, adapté de [LEM 15]

Au-delà des progrès méthodologiques majeurs réalisés au cours des dernières décades en microbiologie du sol, qui étaient indispensables au vu de la difficulté de son étude, la compréhension du fonctionnement microbiologique des sols requiert maintenant des développements conceptuels en écologie et évolution à l'image des études en écologie végétale et animale. Ces approches commencent à être appréhendées en particulier lors des études de biogéographie (par exemple relation aire-espèces) et des interactions plantes/micro-organismes (par exemple holobionte, voir chapitre 4).

### 1.3. Organisation de l'ouvrage

Comme indiqué ci-dessus, l'écologie des sols plonge ses racines, comme l'écologie des milieux aériens, dans l'histoire naturelle. Certaines études, fortement ancrées taxonomiquement, conduisent à des connaissances parfois spécifiques d'un taxon, parfois généralisables à tous les taxons. Cette vision écologique appliquée aux sols a néanmoins la particularité d'intégrer au moins partiellement les apports des sciences du sol (physique, chimie, biochimie). Par le renouvellement des méthodes d'observations et d'analyses (notamment moléculaires), le développement d'approches expérimentales et de la modélisation, c'est une écologie connectée avec les autres disciplines axées sur le sol qui émerge progressivement, et qui pourrait à terme influencer à son tour l'écologie des milieux épigés.

Nous verrons dans le chapitre 2, « Diversité des mécanismes impliqués dans les interactions écologiques du sol », comment écologie et sciences du sol ont convergé et continueront à converger, par une meilleure intégration des interactions entre les entités biotiques et abiotiques. Du fait de l'héritage taxonomique en écologie des sols, trois chapitres proposeront une synthèse sur les interactions entre grands groupes taxonomiques (faune, végétaux, micro-organismes) et fonctionnement du sol. Dans le chapitre 6, « La faune du sol : déterminants de la structure des communautés et impacts sur le fonctionnement du sol », seront présentés les différents types de classifications fonctionnelles de la faune et les connaissances qui en découlent en termes de fonctionnement du sol et de bio-indication. L'introduction à de nombreux concepts et théories écologiques sera présentée dans le chapitre 3 « Biodiversité et fonctionnement écologique des sols ». Les influences réciproques des plantes et des composantes biotiques et abiotiques des sols seront présentées dans le chapitre 5 « Interactions entre le sol et la végétation : structure des communautés de plantes et fonctionnement du sol ». Ces trois chapitres mêleront les méthodologies et les concepts spécifiques à chaque grand groupe taxonomique et d'autres génériques à tous les types d'organismes. Le chapitre 4 « Interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère » portera spécifiquement sur les interactions entre deux grands groupes taxonomiques, les plantes et les micro-organismes, avec un focus sur l'organisme

végétal en interaction avec les communautés microbiennes. Les deux chapitres suivants partiront de considérations générales sur l'évolution et les systèmes complexes pour analyser les implications pour la recherche en écologie des sols. Le chapitre 7 « Écologie moléculaire des organismes du sol : le cas des vers de terre » partira d'un organisme modèle pour illustrer les apports de la théorie de l'Évolution et de ses méthodes en termes d'identification des espèces, de connaissance du système de reproduction, à l'analyse des flux de gènes, de la variation génétique au sein des populations et de la phylogéographie. Le chapitre 8 « Rétroactions dans les sols : évidences et implications théoriques » présentera une vision des sols en tant que systèmes complexes dans lesquels s'établissent des interactions et des boucles de rétroaction avec des conséquences en termes de dynamique éco-évolutive, propriétés émergentes et d'auto-organisation. Le chapitre 9 offrira une perspective aux recherches en écologie du sol au travers de la dynamique éco-évolutive et proposera un mode de gestion renouvelé par l'ingénierie écologique.

Ces différents chapitres témoignent du fait que l'écologie des sols entre dans un nouvel âge. Les approches taxonomiques convergent grâce au cadre conceptuel transversal proposé par l'écologie. De plus, l'importance croissante des apports de la théorie de l'Évolution en écologie des sols pourrait amplifier le rapprochement de domaines de recherche, jusqu'ici isolés, par des questionnements communs. Enfin, la biologie moléculaire, devenue complètement indispensable pour l'étude des communautés microbiennes, progresse à grands pas, entraînant dans son sillage un renouvellement des techniques utilisées pour étudier les autres taxons.

#### 1.4. Bibliographie

- [BLO 13] BLOUIN M., HODSON M.E., DELGADO E.A., BAKER G., BRUSSAARD L., BUTT K.R., DAI J., DENDOOVEN L., PERES G., TONDOH J.E., CLUZEAU D., BRUN J.J., « A review of earthworm impact on soil function and ecosystem service », *European Journal of Soil Science*, n° 64, p. 161-276, 2013.
- [BOU 97] BOULAIN J., « Histoire abrégée de la science des sols », *Étude et gestion des sols*, n° 4, p. 141-151, 1997.
- [BRA 08] BRAAT L., TEN BRINK P., The cost of policy inaction. The case of not meeting the 2010 biodiversity target, étude pour la Commission européenne, 2008, disponible à l'adresse : <http://www.globio.info/downloads/85/Report%20-%20Baat%20&%20ten%20Brink%20eds%20%282008%29%20The%20Cost%20of%20Policy%20Ina.pdf>.
- [DEC 10] DECAËNS T., « Macroecological patterns in soil communities », *Global Ecology and Biogeography*, n° 19, p. 287-302, 2010.

- [DEE 16] DEEB M., GRIMALDI M., LERCH T.Z., PANDO A., GIGON A., BLOUIN M., « Interactions between organisms and parent materials of a constructed Technosol shape its hydrostructural properties », *Soil*, n° 2, p. 163-174, 2016.
- [DOK 89] DOKUCHAEV V.V., *The Zones of Russia*, Akademy Nauk, Moscou, 1889.
- [DOM 70] DOMMERMUES Y., MANGENOT F., *Écologie microbienne du sol*, Masson et Cie, Paris, 1970.
- [GRO 14] VAN GROENIGEN J.W., LUBBERS I.M., VOS H.M.J., BROWN G.G., DE DEYN G.B., VAN GROENIGEN K.J., « Earthworms increase plant production : a meta-analysis », *Scientific Reports*, vol. 4, n° 6365, 2014.
- [HAR 08] HARTMANN A., ROTHBALLER M., SCHMID M., « Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research », *Plant and Soil*, n° 312, p. 7-14, 2008.
- [HED 07] HEDDE M., BUREAU F., AKPA-VINCESLAS M., AUBERT M., DECAËNS T., « Beech leaf degradation in laboratory experiments : Effects of eight detritivorous invertebrate species », *Applied Soil Ecology*, n° 35, p. 291-301, 2007.
- [HEE 04] HEEMSBERGEN D.A., BERG M.P., LOREAU M., VAN HAL J.R., FABER J.H., VERHOEF H.A., « Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity », *Science*, n° 306, p. 1019-1020, 2004.
- [HIN 09] HINSINGER P., BENGOUGH A.G., VETTERLEIN D., YOUNG I.M., « Rhizosphere : biophysics, biogeochemistry and ecological relevance », *Plant and Soil*, n° 321, p. 117-152, 2009.
- [HIN 13] HINSINGER P., « Plant-induced changes of soil processes and properties », dans P.J. GREGORY, S. NORTCLIFF (DIR.), *Soil Conditions and Plant Growth*, p. 323-365, Wiley-Blackwell, Oxford, 2013.
- [HUN 87] HUNT H.W., COLEMAN D.C., INGHAM E.R., ELLIOTT E.T., MOORE J.C., ROSE S.L., REID C.P.P., MORLEY C.R., « The detrital foodweb in a shortgrass prairie », *Biology and Fertility of Soils*, n° 3, p. 57-68, 1987.
- [JON 94] JONES C.G., LAWTON J.H., SHACHAK M., « Organisms as ecosystem engineers », *Oikos*, n° 69, p. 373-386, 1994.
- [KUT 60] KUTSCHERA L., *Wurzelatlas Mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen*, DLG-Verlag, Frankfurt, 1960.
- [LAV 06] LAVELLE P., DECAËNS T., AUBERT M., BAROT S., BLOUIN M., BUREAU F., MARGERIE P., MORA P., ROSSI J.-P., « Soil invertebrates and ecosystem services », *European Journal of Soil Biology*, n° 42, p. S3-S15, 2006.
- [LAV 16] LAVELLE P., SPAIN A., BLOUIN M., BROWN G., DECAËNS T., GRIMALDI M., JIMÉNEZ J.J., MCKEY D., MATHIEU J., VELASQUEZ E., ZANGERLÉ A., « Ecosystem engineers in a self-organized soil », *Soil Science*, n° 181, p. 91-109, 2016.

Les micro-organismes correspondants étaient analysés à la suite de leur mise en culture sur des milieux appropriés [DOM 70]. À cette époque, le cours de microbiologie des sols de l'Institut Pasteur dispensait l'enseignement des méthodes correspondantes [POC 62]. Les recherches portaient alors sur le développement de milieux de cultures favorables (milieux électifs) au développement de souches particulières (voir figure 1.1) et sur les grands groupes fonctionnels sans connaître nécessairement les organismes responsables.

Ces milieux de culture électifs ont ensuite permis à partir des années 1970 d'analyser la diversité des souches sur la base de leurs activités et/ou leurs profils trophiques (aptitude à utiliser une gamme de composés organiques), permettant leur identification taxonomique à l'aide de clés dichotomiques [STA 66]. Dans le même temps paraissaient le premier ouvrage d'écologie microbienne du sol [DOM 70] et les premières revues internationales d'écologie microbienne (voir figure 1.1). Dans les années 1970-1980, des progrès en biochimie (électrophorèse) et en biologie moléculaire (PCR) permettaient l'analyse de la diversité de populations, isolées sur milieux électifs, appartenant donc à un même groupe taxonomique (communauté), au niveau moléculaire en ciblant des séquences répétées (par exemple ERIC, BOX) et/ou des séquences à valeur taxonomique (ADNr 16S pour les bactéries) [LEM 95]. Cependant, il est apparu par la suite que cette étape d'isolement induit un biais majeur car nous ne savons cultiver qu'une faible fraction des micro-organismes telluriques, de telle sorte que nous n'avions à l'époque qu'une vision tronquée de la diversité microbienne. Il a fallu attendre à nouveau des développements méthodologiques majeurs avec l'extraction de l'ADN du sol [MAR 01] pour réaliser l'immensité de cette diversité qui est de l'ordre d'un million d'espèces d'archées et de bactéries par gramme de sol [TOR 02]. L'analyse du polymorphisme de l'ADN extrait du sol permet maintenant d'avoir théoriquement accès à l'ensemble de la diversité microbienne en s'affranchissant de l'étape de mise en culture. Il devient ainsi possible d'analyser l'ensemble des communautés microbiennes (métacommunautés) et de leurs génomes (métagénome) [PIV 15]. Cette voie a été grandement favorisée par la diminution spectaculaire du coût du séquençage de l'ADN<sup>1</sup>, grâce aux développements méthodologiques générés par les grands programmes des séquençages du génome humain et du microbiote digestif.

L'étape suivante a porté sur les efforts de standardisation des procédures d'analyse. Il devenait alors possible de comparer la biodiversité tellurique dans des situations environnementales variées (type de sol, de climat, de mode d'usage). Les études de biogéographie correspondantes ont collectivement permis d'identifier les principaux filtres environnementaux impactant la diversité microbienne avec en premier lieu les propriétés physico-chimiques des sols (en particulier pH) et en deuxième lieu le mode d'usage des sols [RAN 13]. Ces recherches ont également débouché sur l'établissement de référentiels intégrant le type de sol et leur mode d'usage pour interpréter les résultats

---

1. Disponible à l'adresse : <http://www.genome.gov/sequencingcosts/>.

- [LEM 95] LEMANCEAU P., CORBERAND T., GARDAN L., LATOUR X., LAGUERRE G., BOEUFGRAS J.M., ALABOUVETTE C., « Effect of two plant species flax (*Linum usitatissimum* L.) and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) on the diversity of soilborne populations of fluorescent pseudomonads », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 61, p. 1004-1012, 1995.
- [LEM 15] LEMANCEAU P., MARON P.A., MAZURIER S., MOUGEL C., PIVATO B., PLASSART P., RANJARD L., REVELLIN C., TARDY V., WIPF D., « Understanding and managing soil biodiversity : A major challenge in agroecology », *Agronomy for Sustainable Development*, n° 35, p. 67-81, 2015.
- [MAR 07] MARON P.A., RANJARD L., MOUGEL C., LEMANCEAU P., « Metaproteomics : A new approach for studying functional microbial ecology », *Microbial Ecology*, n° 53, p. 486-493, 2007.
- [MAR 01] MARTIN-LAURENT F., PHILIPPOT L., HALLET S., CHAUSSOD R., GERMON J.C., SOULAS G., CATROUX G., « DNA extraction from soils : Old bias for new microbial diversity analysis methods », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 67, p. 2354-2359, 2001.
- [MEY 06] MEYSMAN F.J.R., MIDDELBURG J.J., HEIP C.H.R., « Bioturbation : a fresh look at Darwin's last idea », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 21, p. 688-695, 2006.
- [MIK 02] MIKOLA J., SALONEN V., SETÄLÄ H., « Studying the effects of plant species richness on ecosystem functioning : does the choice of experimental design matter ? », *Oecologia*, n° 133, p. 594-598, 2002.
- [MIL 05] MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, « Biodiversity Synthesis », dans *Ecosystems and Human Well-being*, World Resources Institute, Washington D.C., 2005.
- [ORG 16] ORGIAZZI A., BARDGETT R.D., BARRIOS E. *et al.* (DIR.), *Global Soil Biodiversity Atlas*, Office des publications de l'Union européenne, Luxembourg, 2016.
- [PER 95] PERRY D.A., « Self-organizing systems across scales », *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 10, n° 6, p. 241-244, 1995.
- [PIV 15] PIVATO B., CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURÉ N., LEMANCEAU P., « Microbiome du sol », dans M.C. CHAMPOMIER-VERGÈS, M. ZAGOREC (DIR.), *La méta-génomique, développements et futures applications*, Éditions Quæ, Versailles, 2015.
- [POC 62] POCHON J., TARDIEUX P., *Techniques d'analyse en microbiologie du sol*, Éditions de la Tourelle, Saint-Mandé, 1962.

- [PON 15] PONGE J.F., « The soil as an ecosystem », *Biology and Fertility of Soils*, n° 51, p. 645-658, 2015.
- [PRA 17] PRADIER C., HINSINGER P., LACLAU J.P., BOUILLET J.P., GUERRINI I.A., GONÇALVES J.L.M., ASENSIO V., ABREU-JUNIOR C.H., JOURDAN C., « Rainfall reduction impacts rhizosphere biogeochemistry in Eucalypts grown in a deep Ferralsol in Brazil », *Plant and Soil*, n° 414, p. 339-354, 2017.
- [RAN 13] RANJARD L., DEQUIEDT S., CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURÉ N., THIOULOUSE J., SABY N.P.A., LELIEVRE M., MARON P.A., MORIN F.E.R., BISPO A., JOLIVET C., ARROUAYS D., LEMANCEAU P., « Turnover of soil bacterial diversity driven by wide-scale environmental heterogeneity », *Nature Communications*, n° 4, 1434, 2013.
- [ROU 16] ROUMET C., BIROUSTE M., PICON-COCHARD C., GHESTEM M., OSMAN N., VRIGNON-BRENAS S., CAO K., STOKES A., « Root-structure function relationships in 74 species : evidence of a root economics spectrum related to carbon economy », *New Phytologist*, n° 210, p. 815-826, 2016.
- [RUI 94] DE RUITER P.C., NEUTEL A.M., MOORE J.C., « Modelling food webs and nutrient cycling in agro-ecosystems », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 9, p. 378-383, 1994.
- [SCH 02] SCHENK H.J., JACKSON R.B., « The global biogeography of roots », *Ecological Monographs*, n° 723, p. 311-328, 2002.
- [STA 66] STANIER R.Y., PALLERONI N.J., DOUDOROFF M., « The aerobic pseudomonads, a taxonomy study », *Journal of General Microbiology*, n° 43, p. 159-271, 1966.
- [TOR 02] TORSVIK V., DAAE F.L., SANDAA R.A., OVREAS L., « Microbial diversity and function in soil : From genes to ecosystems », *Current Opinion in Microbiology*, n° 5, p. 240-245, 2002.
- [VER 17] VERGNES A., BLOUIN M., MURATET A., LERCH T.Z., MENDEZ-MILLAN M., ROUELLE-CASTREC M., DUBS F., « Initial conditions during Technosol implementation shape earthworms and ants diversity », *Landscape and Urban Planning*, n° 159, p. 32-41, 2017.
- [VOG 09] VOGEL T.M., SIMONET P., JANSSON J.J., HIRSCH P.R., TIEDJE J.M., VAN ELSAS J.D., BAILEY M.J., NALIN R., PHILIPPOT L., « Editorial TerraGenome : a consortium for the sequencing of a soil metagenome », *Nature Review Microbiology*, n° 7, p. 252, 2009.
- [WIN 49] WINOGRADSKY S., *Microbiologie du sol : problèmes et méthodes*, Masson et Cie, Paris, 1949.

# Diversité des mécanismes impliqués dans les interactions écologiques du sol

---

### 2.1. Des interactions de nature diverse

L'écologie a été originellement définie par Haeckel comme l'étude des conditions d'existence des êtres vivants et de leurs relations avec le milieu [HAE 66]. Alors que cette définition met les organismes au cœur de la discipline écologique et la présente comme une sous-discipline de la biologie, les « facteurs » abiotiques ont toutefois été remis à l'honneur avec le concept d'écosystème, composé certes d'une biocénose (ou communauté), mais également d'un biotope [TAN 35]. Il existe donc deux types d'interactions qui rentrent dans le cadre de l'écologie *sensu stricto* :

- *abiotique*  $\Leftrightarrow$  *biotique* ;
- *biotique*  $\Leftrightarrow$  *biotique* [MAT 14].

Les interactions entre éléments abiotiques (*abiotique*  $\Leftrightarrow$  *abiotique*), dont se préoccupent la physique et la chimie appliquées à l'environnement (climatologie et pédologie notamment) ne relèvent traditionnellement pas de l'écologie *sensu stricto*. Mais la prise en compte de ce type d'interaction, nécessaire pour parvenir à une vision systémique exhaustive des écosystèmes et à une compréhension de leur fonctionnement, conduit à considérer ce type d'interaction comme faisant partie d'une écologie *sensu lato*.

Durant le XIX<sup>e</sup> siècle, les écologues ont caractérisé précisément les conditions abiotiques qui déterminent la présence des espèces végétales et animales. En s'appuyant sur l'effet *abiotique*  $\Rightarrow$  *biotique*, ces écologues ont pu identifier des biocénoses, présentes dans une gamme définie de paramètres abiotiques tels que la température, les précipitations, etc. En parallèle émergeait la théorie de l'Évolution [DAR 59] qui insiste

notamment sur l'effet de l'environnement, souvent considéré sous ses aspects abiotiques, sur les transformations que subissent les organismes vivants.

Avec la mise en évidence de l'importance des relations trophiques [ELT 27], l'écologie s'est emparée des interactions entre organismes d'espèces différentes (*biotique*  $\Leftrightarrow$  *biotique*). Le formalisme mathématique de type « système dynamique », appliqué aux situations de prédation et de compétition a permis à l'écologie de revendiquer une vocation prédictive [LOT 25, VOL 26]. Les interactions biotiques étaient également envisagées sur un pas de temps plus long, notamment dans le cadre de travaux sur la co-évolution plantes-pollinisateurs [DAR 62].

Les effets des organismes vivants sur le milieu abiotique (*biotique*  $\Rightarrow$  *abiotique*) étaient étudiés depuis longtemps, par exemple au travers de l'effet des vers de terre sur la formation de « terre végétale » [DAR 81]. Toutefois, ce n'est que récemment que les concepts d'organisme ingénieur [JON 94] et de domaine fonctionnel [LAV 02] ont permis de nommer, identifier et faire converger les recherches sur l'effet des organismes sur leur environnement physique. Cette prise en compte de l'effet des organismes sur leur environnement se développait également dans une perspective plus évolutive, avec les concepts de phénotype étendu (*extended phenotype*) [DAW 99] et de construction de niche (*niche construction*) [ODL 96].

L'écologie des sols a jusqu'ici peu participé aux développements théoriques en écologie générale (fondée sur des écosystèmes terrestres épigés et des écosystèmes aquatiques principalement). Dans les revues d'écologie des sols, il est d'ailleurs peu fait référence à la théorie de l'Évolution ou à la modélisation [BAR 07]. Parmi différentes explications, il en est une qui tient à la nature des écosystèmes étudiés. Par opposition aux milieux terrestres épigés, les sols hébergent des organismes difficilement observables car vivants dans un milieu opaque dont il est nécessaire de les extraire, sauf dans le cas de l'utilisation de techniques d'imagerie complexes. De plus, ces organismes peuvent atteindre des tailles très petites, de l'ordre du micromètre pour les micro-organismes, ce qui ne facilite pas leur observation ou leur dénombrement. La tendance à observer ce qui est le plus facilement observable conduit à un déficit taxonomique (pourcentage total de la diversité qui resterait non décrit) négativement corrélé à la taille des organismes [DEC 10]. L'immense diversité des organismes du sol, en particulier des micro-organismes, participe également à ce déficit taxonomique. Enfin, le sol est un milieu en grande partie solide et contraignant pour les déplacements des organismes ou pour la croissance des racines. De ce fait, le rôle des organismes capables de modifier l'environnement physique (*biotique*  $\Rightarrow$  *abiotique*) et de permettre l'occurrence de certaines interactions biotique  $\Leftrightarrow$  biotique comme la prédation est prépondérant. Par exemple, l'espace poral dans lequel se produisent les interactions biotiques entre organismes de la mésofaune peut être une galerie de vers de terre [LAV 97]. Le sol n'est donc pas un environnement propice à l'émergence d'un formalisme relativement simple comme les équations de prédation ou de compétition de

Lotka-Volterra. L'intégration des interactions biotique  $\Leftrightarrow$  abiotique, et par conséquent des interactions abiotique  $\Leftrightarrow$  abiotique qui peuvent modifier les premières, semble un préalable pour un cadre conceptuel exhaustif en écologie des sols, et donc en écologie générale.

Enfin, il est difficile de parler d'écologie des sols en faisant l'impasse sur les disciplines ayant récemment subi un profond renouvellement du fait des progrès techniques et méthodologiques de la biochimie et de la biologie moléculaire. La physiologie et l'écophysiologie végétale, animale et microbienne ont grandement tiré parti des méthodes telles que le western-blot ou la qPCR pour étudier la concentration des protéines et le niveau d'expression des gènes *via* la concentration des ARN messagers. Alors que chaque gène, ARN ou protéine était encore récemment étudié individuellement, les approches dites « -omics » (génomique, transcriptomique, protéomique) permettent d'étudier simultanément l'ensemble des gènes, ARN ou protéines d'un organisme, tissu ou cellule, sans avoir besoin de recourir à des hypothèses *a priori* sur les mécanismes étudiés, mais simplement par une procédure de criblage (*screening*) permettant d'avoir une vision d'ensemble d'un phénomène, au sein de laquelle on sélectionne l'information pertinente [THO 04]. Mais c'est probablement en écologie microbienne que les progrès ont été les plus marquants : des milliards d'organismes dont nous ignorions jusqu'alors l'existence faute de savoir les cultiver révèlent maintenant leur présence et leurs fonctions grâce aux approches développées en génomique environnementale, telles que la métagénomique. Ces approches permettent d'étudier avec un degré de détail jamais égalé le rôle de certains gènes dans les cycles biogéochimiques ou encore le rôle de molécules signal impliquées dans la pathogénicité ou la symbiose de micro-organismes et de macro-organismes tels que les plantes ou la faune. Ces connaissances se sont longtemps accumulées de façon relativement indépendante des théories écologiques, mais les méthodologies qui les sous-tendent permettent depuis peu de réinvestir des questions théoriques de l'écologie et d'y apporter un nouvel éclairage [VAN 10].

Comprendre le fonctionnement des écosystèmes et en particulier du sol requiert de parvenir à une synthèse qui aille des sciences du sol à l'étude de gènes impliqués dans des fonctions spécifiques, dans le cadre d'une écologie *sensu lato*. Cette vision élargie exige de considérer l'ensemble des différents types de mécanismes qui sous-tendent les interactions entre organismes (voir ci-dessous), étudiés au sein de disciplines parfois éloignées de l'écologie *sensu stricto*, comme la physique des sols, la biogéochimie ou la physiologie.

Pourquoi faudrait-il intégrer des mécanismes aussi divers et complexes et ne pas en rester à l'approche classique en écologie des communautés basée sur les effets nets résultant de l'interaction de deux catégories d'organismes (compétition  $-/-$ , prédation  $+/-$ , mutualisme  $+/+$ , etc.) ? Premièrement, parce que les bénéfices ou nuisances que chaque type d'organisme retire d'une interaction sont dépendants du contexte environnemental dans lequel cette interaction prend place. Par exemple, l'interaction

entre un champignon mycorhizien et une plante peut être positive pour les deux lorsque les conditions de fertilité du sol sont contraignantes (relation mutualiste +/+). Elle peut toutefois devenir déséquilibrée lorsque le sol est plus fertile, avec une plante qui ne tire plus aucun avantage de l'association (commensalisme : 0 pour la plante/+ pour le champignon) voire devenir négative pour la plante si le champignon détourne le métabolisme de celle-ci à son profit (parasitisme : - pour la plante/+ pour le champignon). Deuxièmement, parce que la modification récente du fonctionnement des écosystèmes par l'humain généralement appelée « changement global » [MIL 05] entraîne de nouvelles dynamiques écologiques, responsables d'une modification potentielle des interactions entre organismes dans un écosystème donné. Les effets nets des interactions entre organismes observées par le passé (compétition -/-, prédation +/-, mutualisme +/+, etc.) ne sont valables que dans la gamme de conditions déjà observées. Leur transposition à une situation future où règnent des modifications n'est *a priori* pas fiable, car elle constitue une extrapolation. Pour ces raisons, il n'est pas possible de prédire le fonctionnement d'un écosystème, et du sol en particulier, qu'en explicitant les différents mécanismes qui sous-tendent les interactions biotiques. Après avoir exposé ces mécanismes, je proposerai différentes approches permettant d'aborder cette complexité.

## 2.2. Une diversité de mécanismes écologiques

### 2.2.1. Les relations trophiques

Les relations trophiques sont historiquement au cœur de la description des communautés. Initialement, les espèces sont considérées comme étant organisées en chaînes trophiques (puis en réseaux trophiques, *food webs*) qui se combinent pour former un cycle trophique ; la nourriture d'un groupe trophique présente une certaine taille qui détermine notamment la niche de l'individu ; il existe une « pyramide des nombres » au sein d'une communauté, les individus des niveaux trophiques les plus bas étant plus nombreux que ceux des plus hauts [ELT 27]. Les relations entre un groupe trophique et ses ressources ont fait l'objet d'une formalisation mathématique [LOT 25, VOL 26], qui repose sur l'idée que la dynamique d'une population peut être prédite d'après la dynamique de la ressource dont elle s'alimente. Chaque population peut être assimilée à un compartiment, au sein duquel un élément ou de l'énergie transite. Dans le cas des chaînes ou réseaux trophiques, l'énergie passe de niveau trophique en niveau trophique, avec des pertes associées à chaque étape [LIN 42]. Dans le cas d'un élément (C, N, P, etc.), on fait parfois l'hypothèse que l'élément suit un parcours circulaire, avec un recyclage *via* les décomposeurs, décrivant ainsi un cycle biogéochimique [VER 29]. Du fait de la nature abiotique de certaines ressources (par exemple les nutriments pour les plantes), certains pionniers de l'écologie intégraient complètement le lien entre composantes biotiques et abiotiques : « Les analyses des

relations au sein du cycle trophique indiquent que la communauté biotique ne peut être clairement différenciée de son environnement abiotique ; l'écosystème est par conséquent regardé comme la plus fondamentale des unités écologiques. » [LIN 42]

Le grand nombre d'espèces présentes dans un écosystème et les multiples interactions qu'elles peuvent entretenir ont incité de nombreux écologues à s'approprier une description des écosystèmes basée sur la structure des réseaux d'interactions entre espèces d'une communauté, approche initialement développée en cybernétique [ASH 56]. L'analyse des réseaux d'interactions a permis d'aborder de nouvelles questions théoriques en écologie, telles que l'impact de la diversité spécifique d'un système écologique sur sa stabilité [GAR 70, MAY 72]. Paine (1980) distingue trois descriptions conceptuellement différentes des réseaux [PAI 80]. Les « réseaux de connectivité » (*connectedness web*) identifient principalement le régime alimentaire de chaque créature. Un « réseau de flux d'énergie » (*energy flow web*) enrichit le réseau de connectivité avec des estimations de taux de flux. Un « réseau fonctionnel » (*functional web*) identifie les interactions importantes pour la réponse dynamique du système à des perturbations telles que l'élimination d'une espèce. Avec l'accumulation de données sur des réseaux d'interactions, en particulier des réseaux trophiques, certaines questions reliant la communauté biologique avec son environnement abiotique ont pu être abordées, comme le lien entre structure des réseaux d'interactions et fluctuation de l'environnement abiotique [BRI 83].

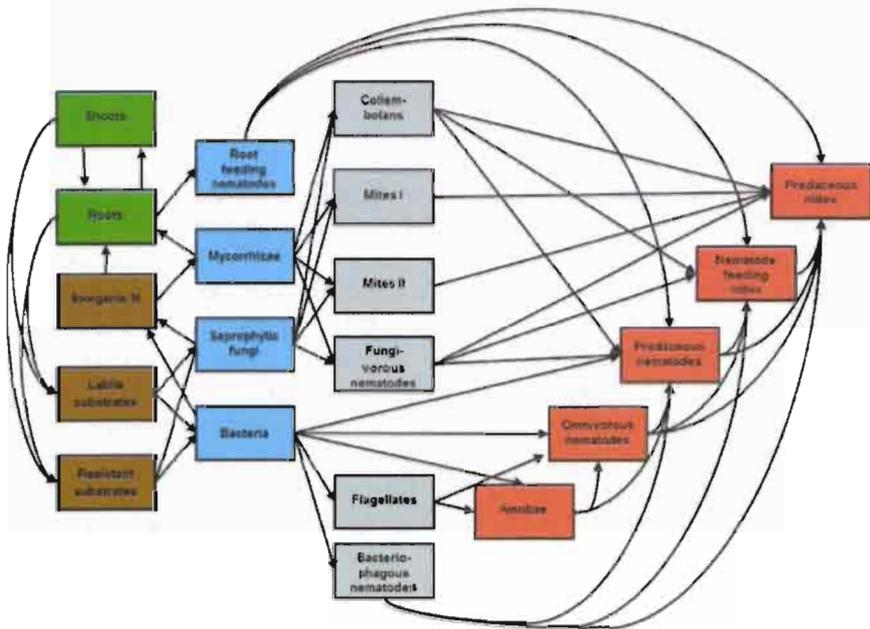
La description des réseaux trophiques du sol, appelés réseaux détritvires terrestres, a longtemps été très simplifiée du fait de la difficulté de prendre en compte les organismes de très petite taille comme les micro-organismes, les protozoaires, les nématodes ou les acariens. Le succès des réseaux détritvires tient au fait que ce sont souvent des réseaux de type « flux d'énergie » [PAI 80], qui permettent d'estimer la contribution des différents organismes du sol aux flux de nutriments, souvent d'azote, et par extension aux services écosystémiques [MIL 05] rendus par ces organismes du sol, notamment en termes d'approvisionnement des cultures (voir dans la même collection l'ouvrage *Les sols au cœur de la zone critique : fonctions et services*). Avec des modèles qui prennent en compte la dynamique saisonnière des groupes trophiques, il devient même possible d'envisager d'utiliser les réseaux détritvires pour étudier le couplage temporel entre minéralisation par les organismes du sol et prélèvements des minéraux par la plante.

Les réseaux détritvires du sol contrastent toutefois avec les réseaux dans lesquels le premier niveau trophique correspond aux herbivores, car dans le premier niveau des réseaux détritvires, les micro-organismes saprophytes n'entretiennent que des relations indirectes avec le taux de production primaire, ce qui peut conduire à des comportements différents de ces réseaux [WIE 71]. Ainsi, la dynamique et la stabilité de ces deux types de réseaux pourraient différer fondamentalement. Trois approches

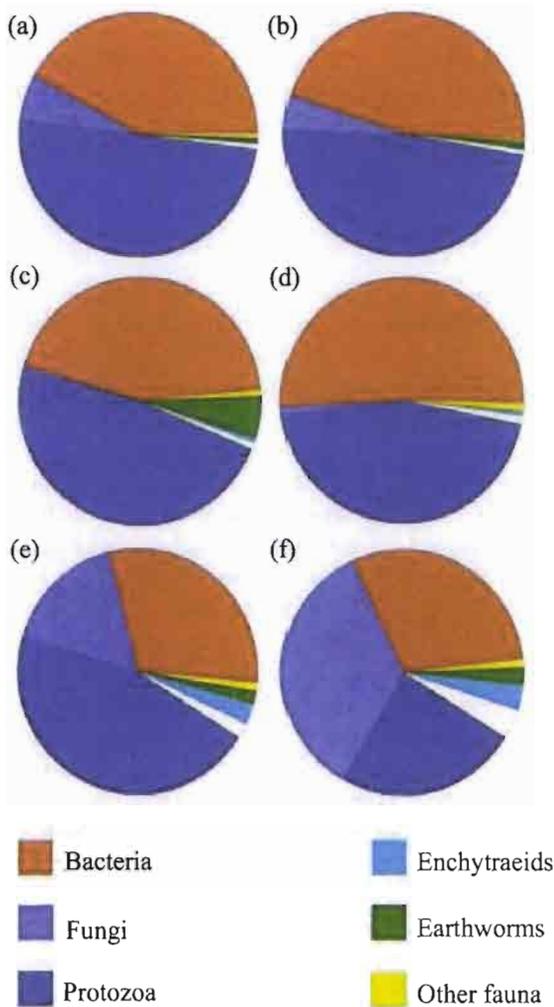
expérimentales ont été utilisées pour étudier l'influence des organismes du sol sur la minéralisation :

- stériliser le sol et y rajouter le groupe d'intérêt ;
- ajouter des biocides sélectifs pour éliminer des groupes spécifiques ;
- suivre la dynamique de groupes importants avec des intervalles de temps court par comparaison avec le temps de développement des organismes.

Un exemple de résultat de cette démarche est la reconstruction du réseau trophique présenté figure 2.1 [HUN 87]. Le réseau détritifère de la prairie (*shortgrass prairie*) du Colorado semble ainsi divisé en deux composants ou « modules » [PAI 80] basés sur les bactéries et sur les champignons qui forment deux chaînes parallèles. À partir de ce réseau, Hunt *et al.* [HUN 87] estiment que les bactéries minéralisent la plus grande part de l'azote organique ( $4,5 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ), suivies par la faune (2,9), et les champignons (0,3). Les amibes prédatrices de bactéries et les nématodes assurent à eux seuls 83 % de la minéralisation de l'azote par la faune.



**Figure 2.1.** Représentation du réseau détritifère d'une prairie. Les mites prédatrices de champignons sont séparées en deux groupes (I et II) pour distinguer les cryptosigmatides à croissance lente de ceux à croissance rapide. Certains flux, non représentés sur la figure par souci de clarté, incluent les transferts de chaque organisme vers les pools de substrats (mortalité) et les transferts de chaque animal vers les pools de substrats (défécation) et le pool d'azote inorganique (ammonification), d'après [HUN 87].



**Figure 2.2.** Contribution relative de divers groupes d'organismes à la minéralisation de l'azote dans les réseaux trophiques de Horseshoe Bend, Lovinkhoeve (blé d'hiver) et Kjettslinge (orge). Les estimations sont basées sur la couche de sol de 0-25 cm, excepté pour le réseau de Horseshoe Bend qui est basé sur la couche 0-15 cm. (a) Horseshoe Bend, sans labour ; (b) Horseshoe Bend, labour conventionnel ; (c) Lovinkhoeve, système de culture intégré ; (d) Lovinkhoeve, système de culture conventionnel ; (e) Kjettslinge, sans engrais ; (f) Kjettslinge, avec engrais, d'après [RUI 94].

D'autres études sont parvenues à des estimations plus ou moins analogues et des synthèses ont permis de mettre en avant l'importance de différents groupes trophiques, en particulier celui des protozoaires (voir figure 2.2). Ces modèles de réseaux trophiques

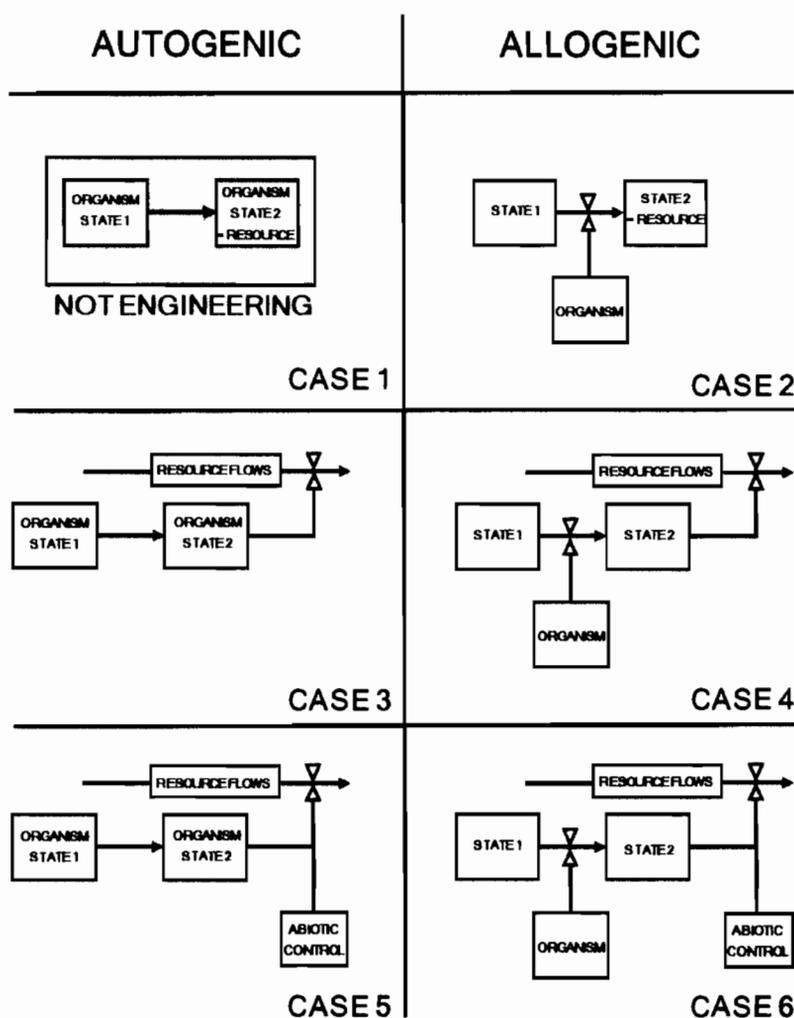
indiquent que les vers de terre, *a contrario*, jouent un rôle très mineur dans la minéralisation, ce qui amène certains scientifiques à remettre en cause la pertinence des hypothèses sur lesquelles reposent les réseaux trophiques, étant donné la biomasse considérable que représentent les vers de terre et leur effet déterminant sur l'ensemble du fonctionnement du système sol.

### 2.2.2. Modification physique

Selon Jones *et al.* (1994), les organismes ingénieurs de l'écosystème (*ecosystem engineers*) sont des « organismes qui modulent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour les autres espèces, en causant des changements d'état physique dans les matériels biotiques et abiotiques. Ce faisant, ils modifient, maintiennent ou créent des habitats » [JON 94]. Le fonctionnement de l'écosystème s'en trouve modifié. Différents types d'organismes ingénieurs peuvent être distingués : les ingénieurs autogéniques (*autogenic engineers*) modifient physiquement le milieu par leur propre structure (voir figure 2.3, cas 1, 3 et 5) alors que les ingénieurs allogéniques (*allogenic engineers*) exercent une action qui transforme le milieu (voir figure 2.3, cas 2, 4 et 6). Dans les sols, les ingénieurs allogéniques les plus reconnus sont les macro-invertébrés du sol (vers de terre, termites, fourmis) qui creusent des galeries, produisent des agrégats, concentrent des éléments dispersés dans l'écosystème, etc. [LAV 97]. Les ingénieurs autogéniques majeurs sont les racines des plantes capables de modifier la porosité, la densité, la tortuosité, etc. [HIN 05]. Les modifications de l'environnement par les organismes ingénieurs ont été volontairement restreintes aux modifications physiques de l'environnement, afin de circonscrire le concept à un ensemble de phénomènes bien identifiables (Clive Jones, communication personnelle). Toutefois, les propriétés physiques de l'environnement ne sont pas les seules à être modifiables par les organismes. Certains auteurs considèrent qu'il existe une ingénierie physique, mais aussi une ingénierie biochimique et une ingénierie des communautés [LAV 16]. La proposition faite dans le cadre de ce chapitre est de distinguer les différents impacts des organismes sur leur environnement abiotique selon la nature de cette modification, qui peut être de nature physique, chimique et biochimique.

### 2.2.3. Modification chimique

Certaines interactions entre organismes aptes à modifier le fonctionnement de l'écosystème sont de nature chimique, mais difficilement assimilables à une relation trophique dans laquelle de l'énergie est transmise d'un niveau à l'autre, parce qu'elles sont indirectes et reposent sur une modification de l'environnement. Un exemple fameux d'ingénierie chimique qui a transformé à jamais le visage de notre planète est le rejet de dioxygène dans l'atmosphère par les cyanobactéries et autres organismes photosynthétiques [MAR 89] : cette présence de dioxygène a été fatale pour de nombreux organismes, et a permis aux organismes réalisant la respiration cellulaire de s'imposer face à ceux qui réalisent la fermentation.



**Figure 2.3.** Modèles conceptuels d'ingénierie autogénique et allogénique par des organismes. Le symbole en sablier définit les points de modulation. Par exemple, les ingénieurs allogènes transforment des matériaux vivants ou non vivants de l'état 1 (matières premières) en l'état 2 (objets et matériaux issus de l'ingénierie), par des moyens mécaniques ou autres. Les produits équivalents (état 2) de l'ingénierie autogénique sont les tissus vivants et morts de l'ingénieur. Ces produits, issus à la fois d'ingénierie autogénique et allogénique, modulent le flux d'une ou plusieurs ressources pour d'autres espèces (cas 2-4) ou modulent un contrôleur abiotique majeur, ce qui modère les flux de ressources (cas 5-6). Le cas 1, consistant en la fourniture directe de ressources par une espèce à l'autre, n'est pas de l'ingénierie et ne comporte pas de modulation des flux de ressources, d'après [JON 94].

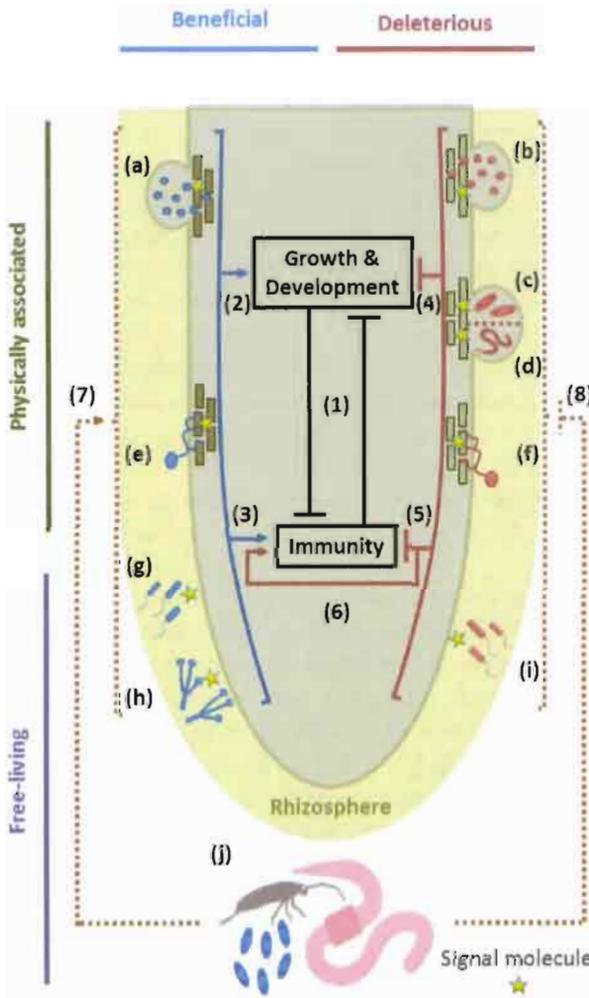
Dans les sols aussi, l'ingénierie chimique est un phénomène d'importance considérable. La composition minérale des sols tropicaux est fortement dépendante de l'activité biologique, avec notamment un recyclage de la silice par la végétation à des taux dépassant le simple besoin trophique. Cette ingénierie chimique des sols explique le gradient de silice décroissant depuis les horizons superficiels vers les horizons profonds, alors que les modèles géochimiques de formation du sol prédisent l'inverse [LUC 93]. Le pH du sol, qui détermine la disponibilité des différentes formes ioniques des nutriments, est également fortement influencé par les racines des plantes, *via* différents mécanismes tels que le relargage d'ions  $H^+$  ou  $OH^-$ . On peut voir dans ce relargage une adaptation pour compenser un prélèvement de cations/anions non équilibré à l'interface sol-racine, la diffusion passive de différents ions au travers de la membrane plasmique des cellules racinaires ou encore l'exsudation et la respiration racinaire [HIN 03].

#### 2.2.4. Modification biochimique

Les organismes peuvent également modifier leur environnement et celui perçu par les autres organismes *via* des molécules organiques. Certaines sont des enzymes à la fonction spécifique comme des phosphatases, protéases et arylsulfatases impliquées dans la solubilisation du phosphore [HIN 05]. D'autres molécules organiques, parfois très petites, représentent des informations émises volontairement ou pas, qui peuvent avoir pour conséquence une modification du fonctionnement de l'écosystème. Ces molécules ne sont informatives que parce qu'il existe dans l'environnement un organisme récepteur possédant un système de décodage de l'information. Par exemple, une proie peut émettre des signaux porteurs d'information, qui dissuadent ou convainquent le prédateur de se lancer à sa poursuite [HAS 91]. Négliger ce type de phénomène pourrait s'avérer préjudiciable pour le potentiel prédictif de l'écologie, en particulier dans les sols.

Dans le sol, les informations échangées par les organismes sont rarement de nature visuelle ou sonore du fait de la nature solide du sol et de son opacité, mais plus souvent de nature biochimique ; on appelle le support de cette information une molécule signal. Ce terme emprunté à la biologie cellulaire désigne des molécules ayant des effets importants sur la physiologie d'un organisme malgré leur présence à très faibles concentrations dans l'environnement [ZHU 13]. Ces molécules diffèrent des nutriments par le fait qu'elles induisent des changements qualitatifs tels que des modifications de développement et/ou d'immunité, qui peuvent toutefois par la suite entraîner des changements quantitatifs comme des modifications de la croissance [PUG 15]. Beaucoup de molécules signal émises par les organismes du sol ont un rôle important dans la physiologie de la plante. Une certaine catégorie regroupe les hormones végétales telles que les auxines, cytokinines, gibbérellines, acide abscissique, éthylène, acide jasmonique

et acide salicylique [PIN 04]. Par sélection naturelle, de nombreux organismes du sol ont acquis leur propre voie de biosynthèse pour les principales hormones végétales [FRA 95, PER 03], ce qui leur permet d'interagir avec les plantes. Ces interactions peuvent requérir ou pas un contact physique entre l'organisme du sol et la racine de la plante, et peuvent déboucher sur un effet positif ou négatif sur le développement et/ou l'immunité de la plante (voir figure 2.4). Cette capacité d'interagir avec les plantes, responsables de l'entrée d'énergie dans les sols, est une adaptation vitale pour les organismes du sol [PUG 15].



**Figure 2.4.** Interactions écologiques entre les organismes du sol et les plantes reposant sur la synthèse de molécules signal

COMMENTAIRES DE LA FIGURE 2.4.– Les organismes du sol peuvent être distingués en fonction de leur association physique avec les plantes : (a-f) micro-organismes/microfaune physiquement associés à la racine, (g-i) micro-organismes libres et (j) microfaune, mésofaune et macrofaune libres ; (a) *Rhizobium*, (b) *Agrobacterium*, (c) protozoaires, (d) nématodes, (e) champignons mycorrhiziens à arbuscules, ectomycorhiziens et champignons endophytes, (f) champignons pathogènes, (g) bactéries promotrices de la croissance des plantes (PGPB), (h) champignons promoteurs de la croissance des plantes (PGPF), (i) bactéries rhizosphériques délétères (DRB) et (j) micro-, méso-, macrofaune. Les flèches indiquent une promotion, les lignes terminées par une barre une inhibition et les flèches pointillées un effet indirect des interactions reposant sur la synthèse de molécules signal par les organismes du sol. (1) Les organismes qui affectent la croissance des plantes peuvent nuire à la défense des plantes et vice versa, en raison du compromis qui existe entre ces deux processus. Les organismes bénéfiques (2) favorisent le développement, induisent la formation d'organes spécialisés ou (3) provoquent la résistance systémique induite (ISR). Les organismes nuisibles (4) inhibent le développement, induisent la formation d'organes aberrants, (5) détournent la défense des plantes ou (6) après une infection restreinte induisent une résistance systémique acquise (SAR). Nous suggérons que l'impact de la micro-, méso- et macrofaune libres repose sur (7) l'activation de micro-organismes bénéfiques et (8) une inhibition des effets délétères. À noter que les interactions décrites peuvent se produire dans tout le système racinaire et pas exclusivement au niveau de l'extrémité d'une racine. Elles peuvent induire des réponses locales et systémiques. Reproduit à partir de *Environmental & Experimental Botany*, vol. 114, Puga-Freitas R. & Blouin M., « A Review of The Effects of Soil Organisms on Plant Hormone Signaling Pathways », 104-116, Copyright (2015), avec la permission d'Elsevier [PUG 15].

De leur côté, les plantes ont acquis la capacité de détecter des molécules « élicitrices » des organismes du sol, avec lesquels il peut s'avérer intéressant ou au contraire dommageable d'établir une interaction. Parmi ces molécules, certaines comme la chitine, la flagelline ou les lipopolysaccharides peuvent induire un mécanisme de défense chez la plante, appelé résistance systémique induite (ISR), qui la rend plus tolérante à des pathogènes ou parasites [BAK 07], à l'image des vaccins chez l'humain. Si un grand nombre des molécules mentionnées ci-dessus sont véhiculées par voie aqueuse, d'autres diffusent par voie gazeuse, tels que les composés organiques volatils [RYU 03] qui présentent des coefficients de diffusion plus grands que les molécules dissoutes. Les adaptations des organismes aux molécules signal sont surprenantes par leur complexité. Par exemple, certaines bactéries sont capables de diminuer la concentration d'éthylène, impliqué dans l'activation des défenses des plantes, du fait d'une activité ACC désaminase, qui dégrade le précurseur de l'éthylène chez la plante [GLI 05] (voir chapitre 4 « Interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère »).

Des interactions majeures entre micro-organismes, telles que la formation de biofilm, sont basées sur les molécules signal. Les molécules les plus étudiées sont les homosérines lactones (N-AHL), responsables du phénomène appelé « quorum sensing ». Ce phénomène correspond à une perception de sa propre densité par la communauté bactérienne, qui peut induire des changements physiologiques profonds lorsque la concentration de N-AHL dépasse un certain seuil. Ce mécanisme est impliqué dans l'infection d'une plante par un pathogène qui doit atteindre une densité suffisante pour que cette infection soit un succès [BOD 03]. Les plantes sont de leur côté capables de percevoir ces signaux bactériens et d'y interférer en sécrétant des composés qui imitent ces signaux bactériens, de façon à brouiller la communication des pathogènes [BAU 04]. Au sein de la communauté microbienne, d'autres bactéries sont capables de dégrader les N-AHL [URO 03]. Ces molécules signal se révèlent être un langage utilisé dans la communication entre différents règnes du vivant [GON 13]. Puisque ces molécules signal affectent le développement et l'immunité des organismes, et par conséquent leur croissance, elles impactent donc directement le fonctionnement de l'écosystème et leur prise en compte en écologie est donc nécessaire.

### 2.3. Un cadre conceptuel unique pour les interactions trophiques et non trophiques

Dans les sols, si l'on s'intéresse uniquement aux relations trophiques, on va considérer qu'un organisme décomposeur (comme un ver de terre) doit avoir *a priori* un effet positif sur un producteur comme une plante. Or on constate que ce n'est pas aussi simple. Les modifications de l'environnement induites par le décomposeur peuvent conduire à des situations dans lesquelles il aura un effet négatif sur la plante, par exemple en accélérant le dessèchement d'un sol et en accélérant les symptômes liés à un déficit hydrique [BLO 07]. Les catégories des interactions écologiques basées sur les effets nets (voir ci-dessus) peuvent s'avérer non pertinentes pour comprendre et prédire les conséquences d'une interaction dans de nombreuses situations abiotiques.

Si l'effet net des relations trophiques suffit parfois à modéliser le fonctionnement des milieux aériens, il n'en est pas de même dans les sols, comme démontré dans la partie précédente. Afin qu'une interaction soit possible, il est nécessaire que les deux organismes potentiellement en interaction :

- partagent une même aire de répartition. Cela peut se faire par dispersion active ou passive, *via* des organismes vecteurs. Cela renvoie aux travaux sur les méta-communautés ;
- partagent un même habitat, c'est-à-dire cohabitent dans un même domaine fonctionnel généralement issu d'une modification physique de l'environnement par un organisme ingénieur ;

– partagent une information. Dans ce cas, au moins un des deux organismes doit être capable de détecter dans l’environnement la présence de l’autre, généralement *via* une molécule signal ;

– partagent de la matière et de l’énergie. Les adaptations des différents organismes peuvent conduire à la maximisation ou à la minimisation de ces transferts de matière et énergie, en fonction de l’issue la plus fréquente de l’interaction trophique.

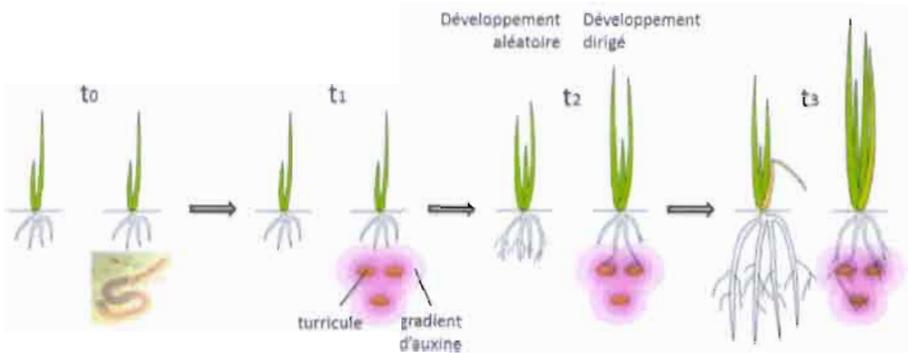
Dans l’exemple de l’effet des vers de terre sur les plantes, les vers de terre peuvent se retrouver dans une aire géographique ou une autre par dispersion active, *via* leurs propres moyens de locomotion, ou par dispersion passive, *via* un vecteur comme les oiseaux qui peuvent transporter des cocons dans leurs plumes ou les humains qui peuvent les transporter sur les roues des engins agricoles. Les graines des plantes peuvent être dispersées de façon passive sous l’effet de la gravité, du vent, d’un cours d’eau ou d’animaux. Le ver de terre peut produire des structures biogéniques comme les galeries et les turricules, avec lesquels les racines des plantes vont entrer en contact. Cette mise en contact peut être stimulée ou inhibée par la présence de molécules signal dans les turricules de vers de terre (auxines ou éthylène notamment). La plante peut alors prélever les nutriments rendus assimilables par le ver de terre.

#### **2.4. Perspectives de recherche : le cas des relations plantes/vers de terre/micro-organismes**

Face à cette nécessité de prendre en considération l’existence des différents mécanismes listés précédemment, on peut envisager deux stratégies de recherche :

– option 1 : la simplification. Cette approche est basée sur une conception *additive* de l’effet des différents mécanismes. Certains sont probablement plus importants que d’autres et il est possible de les hiérarchiser afin de se focaliser sur le mécanisme le plus important pour prédire le fonctionnement du sol. L’évaluation de l’importance relative des différents mécanismes passe souvent par la mise en place de protocoles d’observation ou d’expérimentation dans lesquels il est possible de neutraliser l’effet d’un mécanisme pour évaluer l’effet de son absence. Il est également possible de neutraliser tous les mécanismes sauf un, pour évaluer l’effet de sa présence. Par exemple, on déterminera si une plante est influencée par un ver de terre *via* la minéralisation de la matière organique et la libération d’azote en exposant plante et ver de terre à un gradient d’apport d’azote minéral, qui devrait atténuer l’effet dû au ver si ce dernier passe par l’azote minéral [BLO 06]. Dans une autre expérience, dans laquelle l’objectif est de tester l’action d’un ver sur la plante *via* des molécules signal [PUG 12], un turricule est enfermé dans une membrane de nylon d’une maille inférieure à la taille

d'une bactérie, qui ne laisse diffuser que de petites molécules. Il est placé dans une boîte de Pétri dont le gel d'agar contient tous les nutriments nécessaires à la plante, excluant la possibilité que le turricule agisse sur la plante par la diffusion de nutriments ou la dispersion de bactéries qui pourraient établir une relation physique avec la plante ;



**Figure 2.5.** Comparaison du développement racinaire hypothétique d'une plante en absence et en présence de vers de terre

COMMENTAIRES SUR LA FIGURE 2.5.— À  $t_0$ , un ver produit des turricules dans la zone de sol à proximité des racines de la jeune plante (modification physique de l'environnement). À  $t_1$ , des processus sous contrôle des micro-organismes, tels que la minéralisation de l'azote et la production de signaux, prennent place dans le turricule (modification chimique et biochimique de l'environnement). Ces signaux diffusent dans le sol de façon centrifuge. À  $t_2$ , les racines de la plante entrent en contact avec ce gradient de molécules signal, qui déclenche une émission de racines latérales fines. Ces racines fines maximisent la surface d'échange de la plante avec son environnement local, ce qui permet à la plante de prélever l'azote minéral produit dans les turricules (relation trophique) et d'en tirer parti en termes de croissance. La plante qui se développe en absence de turricules présente un développement aléatoire, non dirigé vers des zones riches en nutriments. À  $t_3$ , l'investissement énergétique localisé dans des zones riches permet à la plante en présence de turricules de prélever plus d'azote que la plante sans turricules pour une quantité donnée d'énergie investie dans le système racinaire (rapport coût/bénéfice favorable pour la plante en présence de turricules). Par conséquent, le différentiel d'énergie peut être investi dans la biomasse aérienne et permettre à la plante de capter plus d'énergie lumineuse.

– option 2 : le couplage. Cette approche est basée sur une conception *non additive* ou *interactive* de l'effet des différents mécanismes. La prise en compte de l'interaction entre les différents mécanismes y est nécessaire pour comprendre l'interaction entre deux organismes. L'effet des différents mécanismes n'est donc pas

considéré comme additif. Il faut alors imaginer les conditions nécessaires à l'étude de l'interaction entre les mécanismes. Le recours à des hypothèses transdisciplinaires doit permettre de coupler les mécanismes et d'éviter l'approche simplificatrice. Dans le cadre des interactions plantes-vers de terre-micro-organismes, notre hypothèse repose sur l'idée que le gradient d'auxine qui diffuse dans le sol depuis les turricules de vers de terre conduit à un développement racinaire privilégié en direction du turricule, qui aboutit à une prolifération accrue ou à une meilleure efficacité du prélèvement racinaire dans le turricule, où l'azote minéral est abondant (voir figure 2.5). Ce développement orienté pourrait être plus économe énergétiquement pour les plantes qu'un développement aléatoire, et pourrait ainsi expliquer pourquoi la production végétale est généralement augmentée en présence de vers de terre.

Bien que, dans le cadre de ce chapitre, l'accent ait été mis sur le cas des interactions plantes-vers de terre-micro-organismes, les relations trophiques et les modifications physiques, chimiques et biochimiques de l'environnement sont le fait de chaque organisme. Il est probable que ces modifications de l'environnement, dont la démonstration n'est plus à faire dans les sols, s'avèrent également jouer un rôle prépondérant dans de nombreux écosystèmes autres que le sol. Toutefois, certains mécanismes d'interactions sont privilégiés par certains taxons et il convient de s'interroger sur la pertinence d'adopter une approche par la simplification ou par le couplage des différents mécanismes selon le type d'écosystème auquel on s'intéresse (voir encadré 2.1).

Dans quels cas les interactions biotiques (prédation, compétition, mutualisme, etc.) décrites en écologie des communautés ne permettent pas de rendre compte des résultats d'observations ou d'expérimentations ?

Quelle est l'importance relative des différents mécanismes par lesquels deux organismes interagissent ?

Cette importance relative varie-t-elle selon le contexte environnemental et si oui, quelles sont les variables environnementales importantes ? Peut-on établir un modèle mécaniste prédictif de l'impact de ces variations environnementales sur l'interaction entre ces deux organismes ?

Est-il pertinent de ramener une interaction biotique à un seul mécanisme et si oui, lequel ?

Peut-on imaginer une hypothèse intégratrice dans laquelle les différents mécanismes sont couplés ?

**Encadré 2.1. Questions actuelles de recherche**

## 2.5. Bibliographie

- [ASH 56] ASHBY W.R., *An Introduction to Cybernetics*, Chapman & Hall, Londres, 1956.
- [BAK 07] BAKKER P.A.H.M., PIETERSE C.M.J., VAN LOON L.C., « Induced systemic resistance by fluorescent pseudomonas spp. », *Phytopathology*, n° 97, p. 239-243, 2007.
- [BAR 07] BAROT S., BLOUIN M., FONTAINE S., JOUQUET P., LATA J.C., MATHIEU J., « A tale of four stories : soil ecology, theory, evolution and the publication system », *PLoS One*, n° 2, p. e1248, 2007.
- [BAU 04] BAUER W.D., MATHESIUS U., « Plant responses to bacterial quorum sensing signals », *Current Opinion in Plant Biology*, n° 7, p. 429-433, 2004.
- [BLO 06] BLOUIN M., BAROT S., LAVELLE P., « Earthworms (*Millsonia anomala*, *Megascolecidae*) do not increase rice growth through enhanced nitrogen mineralization », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 38, p. 2063-2068, 2006.
- [BLO 07] BLOUIN M., LAVELLE P., LAFFRAY D., « Drought stress in rice (*Oryza sativa* L.) is enhanced in the presence of the compacting earthworm *Millsonia anomala* », *Environmental and Experimental Botany*, n° 60, p. 352-359, 2007.
- [BOD 03] VON BODMAN S.B., BAUER W.D., COPLIN D.L., « Quorum sensing in plant-pathogenic bacteria », *Annual Review of Phytopathology*, n° 41, p. 455-482, 2003.
- [BRI 83] BRIAND F., « Environmental control of food web structure », *Ecology*, n° 64, p. 253-263, 1983.
- [DAR 59] DARWIN C., *On the Origins of Species*, John Murray, Londres, 1859.
- [DAR 62] DARWIN C., *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilised by Insects*, John Murray, Londres, 1862.
- [DAR 81] DARWIN C., *The Formation of Vegetable Mould Through the Action of Worms, with Observations on their Habits*, John Murray, Londres, 1881.
- [DAW 99] DAWKINS R., *The Extended Phenotype*, Oxford University Press, Oxford, 1999.
- [DEC 10] DECAËNS T., « Macroecological patterns in soil communities », *Global Ecology and Biogeography*, n° 19, p. 287-302, 2010.
- [ELT 27] ELTON C.S., *Animal Ecology*, The Macmillan Company, New York, 1927.
- [FRA 95] FRANKENBERGER W.T., ARSHAD M., *Phytohormones in soils : Microbial production and function*, Marcel Dekker, New York, 1995.
- [GAR 70] GARDNER M.R., ASHBY W.R., « Connectance of large dynamic (cybernetic) systems : critical values for stability », *Nature*, n° 228, p. 784, 1970.

- [GLI 05] GLICK B.R., « Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase », *FEMS Microbiology Letters*, n° 251, p. 1-7, 2005.
- [GON 13] GONZÁLEZ J.F., VENTURI V., « A novel widespread interkingdom signaling circuit », *Trends in Plant Science*, n° 18, p. 167-174, 2013.
- [HAE 66] HAECKEL, E., *Generelle Morphologie der Organismen*, Reimer, Berlin, 1866.
- [HAS 91] HASSON O., « Pursuit-deterrent signals : communication between prey and predator », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 6, p. 325-329, 1991.
- [HIN 03] HINSINGER P., PLASSARD C., TANG C., JAILLARD B., « Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints : A review », *Plant and Soil*, n° 248, p. 43-59, 2003.
- [HIN 05] HINSINGER P., GOBRAN G.R., GREGORY P.J., WENZEL W.W., « Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical processes », *New Phytologist*, n° 168, p. 293-303, 2005.
- [HUN 87] HUNT H.W., COLEMAN D.C., INGHAM E.R., ELLIOTT E.T., MOORE J.C., ROSE S.L., REID C.P.P., MORLEY C.R., « The detrital foodweb in a shortgrass prairie », *Biology and Fertility of Soils*, n° 3, p. 57-68, 1987.
- [JON 94] JONES C.G., LAWTON J.H., SHACHAK M., « Organisms as ecosystem engineers », *Oikos*, n° 69, p. 373-386, 1994.
- [LAV 97] LAVELLE P., BIGNELL D., LEPAGE M., WOLTERS V., ROGER P., INESON P., HEAL O.W., DHILLION S., « Soil function in a changing world : the role of invertebrate ecosystem engineers », *European Journal of Soil Biology*, n° 33, p. 159-193, 1997.
- [LAV 02] LAVELLE P., « Functional domains in soils », *Ecological Research*, n° 17, p. 441-450, 2002.
- [LAV 16] LAVELLE P., SPAIN A., BLOUIN M., BROWN G., DECAËNS T., GRIMALDI M., JIMÉNEZ J.J., MCKEY D., MATHIEU J., VELASQUEZ E., ZANGERLÉ A., « Ecosystem engineers in a self-organized soil », *Soil Science*, n° 181, p. 91-109, 2016.
- [LIN 42] LINDEMAN R.L., « The trophic-dynamic aspect of ecology », *Ecology*, n° 23, p. 399-418, 1942.
- [LOT 25] LOTKA A.J., *Elements of Physical Biology*, Williams & Wilkins Company, Baltimore, 1925.
- [LUC 93] LUCAS Y., LUIZAO F.J., CHAUVEL A., ROUILLER J., NAHON D., « The relation between biological activity of the rain forest and mineral composition of soils », *Science*, n° 260, p. 521-523, 1993.
- [MAR 89] MARGULIS L., LOVELOCK J.E., « Gaia and geognosy », dans M.B. RAMBLER, L. MARGULIS, R. FESTER (DIR.), *Global ecology*, Academic Press, Londres, 1989.

- [MAT 14] MATTHEWS B., DE MEESTER L., JONES C.G., IBELINGS B.W., BOUMA T.J., NUUTINEN V., VAN DE KOPPEL J., ODLING-SMEE J., « Under niche construction : An operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science », *Ecological Monographs*, n° 84, p. 245-263, 2014.
- [MAY 72] MAY R.M., « Will a large complex system be stable ? », *Nature*, n° 238, p. 413-414, 1972.
- [MIL 05] MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, *Ecosystems and Human Well-being : Synthesis*, Island Press, Washington D.C., 2005.
- [ODL 96] ODLING-SMEE F.J., LALAND K.N., FELDMAN M.W., « Niche construction », *American Naturalist*, n° 147, p. 641-648, 1996.
- [PAI 80] PAINE R.T., « Food webs linkage interaction strenght and community infrastructure », *Journal of Animal Ecology*, n° 49, p. 667-685, 1980.
- [PER 03] PERSELLO-CARTIEAUX F., NUSSAUME L., ROBAGLIA C., « Tales from the underground : molecular plant-rhizobacteria interactions », *Plant Cell and Environment*, n° 26, p. 189-199, 2003.
- [PIN 04] PING L., BOLAND W., « Signals from the underground : bacterial volatiles promote growth in Arabidopsis », *Trends in Plant Science*, n° 9, p. 263-266, 2004.
- [PUG 12] PUGA-FREITAS R., BAROT S., TACONNAT L., RENOU J.P., BLOUIN M., « Signal molecules mediate the impact of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* on growth, development and defence of the plant *Arabidopsis thaliana* », *PLoS One*, n° 7, e49504, 2012.
- [PUG 15] PUGA-FREITAS R., BLOUIN M., « A review of the effects of soil organisms on plant hormone signalling pathways », *Environmental and Experimental Botany*, n° 114, p. 104-116, 2015.
- [RUI 94] DE RUITER P.C., NEUTEL A.M., MOORE J.C., « Modelling food webs and nutrient cycling in agro-ecosystems », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 9, p. 378-383, 1994.
- [RYU 03] RYU C.M., FARAG M.A., HU C.H., REDDY M.S., WEI H.X., PARE P.W., KLOEPPER J.W., « Bacterial volatiles promote growth in Arabidopsis », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, n° 100, p. 4 927-4 932, 2003.
- [TAN 35] TANSLEY A.G., « The use and abuse of vegetational terms and concepts », *Ecology*, n° 16, p. 284-307, 1935.
- [THO 04] THOMAS M.A., KLAPPER R., « Genomics for the ecological toolbox », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 19, p. 439-445, 2004.

- [URO 03] UROZ S., D'ANGELO-PICARD C., CARLIER A., ELASRI M., SICOT C., PETIT A., OGER P., FAURE D., DESSAUX Y., « Novel bacteria degrading N-acylhomoserine lactones and their use as quenchers of quorum-sensing-regulated functions of plant-pathogenic bacteria », *Microbiology*, n° 149, p. 1981-1989, 2003.
- [VAN 10] VANDENKOORNHUYSE P., DUFRESNE A., QUAISER A., GOUESBET G., BINET F., FRANCEZ A.J., MAHÉ S., BORMANS M., LAGADEUC Y., COUÉE I., « Integration of molecular functions at the ecosystemic level : breakthroughs and future goals of environmental genomics and post-genomics », *Ecology Letters*, n° 13, p. 776-791, 2010.
- [VER 29] VERNADSKY V., *La biosphère*, Librairie Félix Alcan, Paris, 1929.
- [VOL 26] VOLTERRA V., « Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically », *Nature*, n° 118, p. 558-560, 1926.
- [WIE 71] WIEGERT R.G., OWEN D.F., « Trophic structure, available resource and population density in terrestrial versus aquatic ecosystems », *Journal of Theoretical Biology*, n° 30, p. 69-81, 1971.
- [ZHU 13] ZHUANG X., GAO J., MA A., FU S., ZHUANG G., « Bioactive molecules in soil ecosystems : Masters of the underground », *International Journal of Molecular Sciences*, n° 14, p. 8841-8868, 2013.

# Biodiversité et fonctionnement écologique des sols

---

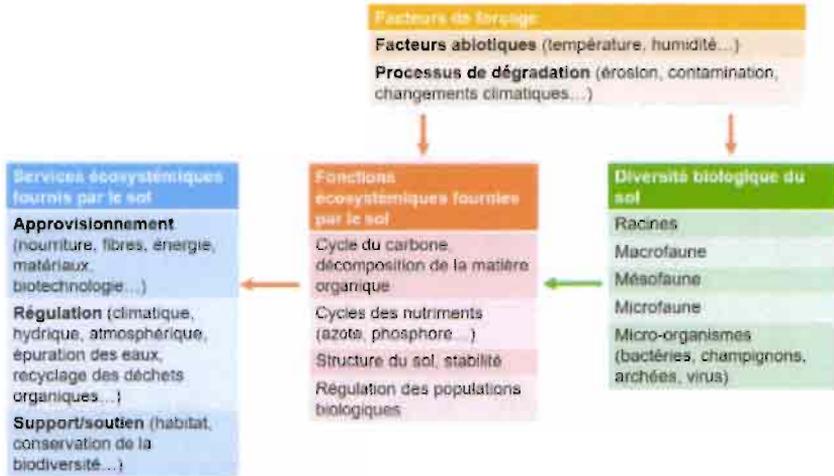
### 3.1. Importance de la biodiversité dans le fonctionnement des sols

#### 3.1.1. *Une diversité dont l'importance fonctionnelle a été reconnue tardivement*

Le sol se trouve à l'interface de quatre grandes sphères terrestres (atmosphère, hydrosphère, biosphère et lithosphère) et est le résultat des interactions entre ces sphères. C'est un milieu à la fois organique et minéral, où la matière organique morte constitue un réservoir de carbone estimé à 1 500 milliards de tonnes, soit au minimum deux fois plus que celui de la biomasse ou de l'atmosphère. Mais c'est également un milieu vivant, possédant la plus forte diversité d'organismes terrestres dont la plupart, en particulier les micro-organismes, sont liés aux grands cycles biogéochimiques, et donc au fonctionnement du sol et plus largement aux écosystèmes continentaux dans leur ensemble [LAT 13].

Comme pour les autres types d'écosystèmes, la question des relations entre biodiversité et fonctionnement dans les sols s'est révélée de plus en plus cruciale au fur et à mesure de la prise en compte de l'importance des perturbations que ces derniers subissaient. Ce questionnement apparaît cependant tardivement si on le compare à la prise en compte de l'importance de la biodiversité dans d'autres écosystèmes, comme les océans ou les parties visibles (aériennes) des écosystèmes terrestres. Pourtant, les services écosystémiques (*ecosystem services*) rendus par les sols sont intrinsèquement liés à sa biodiversité *via* la réalisation de multiples fonctions telles que la transformation

de la matière au travers des cycles biogéochimiques (*biogeochemical cycles*), la structuration et donc la stabilité du sol, l'atténuation (*mitigation*) des pollutions ou la régulation des populations biologiques (voir figure 3.1).



**Figure 3.1.** Relations entre diversité, fonctions et services écosystémiques fournis par le sol sous influence des paramètres abiotiques et des processus de dégradation anthropiques. Les services écosystémiques sont vus comme les bénéfices que les écosystèmes procurent aux hommes. Les interactions précises entre compartiments sont parfois floues, puisque potentiellement toutes les composantes de la biodiversité interagissent entre elles, et participent aux fonctions du sol. Voir aussi [MIL 05] et [ORG 16].

Plusieurs raisons peuvent potentiellement expliquer ce retard. Tout d'abord, le sol a longtemps été vu comme une ressource physique (support), chimique (fertilité) ou culturelle (esthétique des paysages, fonctions philosophiques et religieuses) parfois considéré comme inépuisable, dont la dégradation n'a souvent pas été prise en compte dans le passé, sauf lors de cas de dégradations majeures (érosion comme dans le cas du *Dust Bowl* aux États-Unis dans les années 1930 ou de pollutions massives lors d'accidents industriels). Cette vue restreinte du point de vue fonctionnel s'est de surcroît souvent limitée à la seule surface du sol, notamment pour des raisons pratiques d'études ou de pertinence par rapport aux pratiques agricoles (*agricultural practices*) comme la profondeur du labour (*ploughing/tilling depth*). L'inclusion des multiples fonctionnalités et de la diversité des sols profonds est d'ailleurs encore un verrou scientifique majeur. Alors que les sols profonds contribuent à plus de la moitié des stocks totaux de carbone du sol, les propriétés et dynamiques de ces stocks sont largement ignorées [RUM 11]. Pourtant, les pratiques culturales comme la fertilisation peuvent, par exemple, amener

une différenciation des communautés microbiennes des sols profonds (par lessivage) et non de celles des sols superficiels [LI 14].

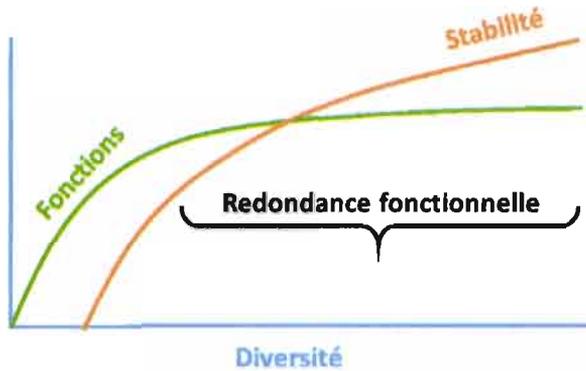
Enfin, la perception tardive de l'importance de la diversité dans le sol est liée à la nature même de ce milieu [LAT 13] où l'étude des processus écologiques nécessite de prendre en compte un mélange très hétérogène d'organismes, de substrats mais aussi de conditions physico-chimiques à des échelles très réduites. Ceci augmente les risques de distorsion de l'information obtenue, et fait que le sol est, encore aujourd'hui, trop souvent considéré comme une « boîte noire » (*black box*) [BAR 05]. La symbolique est que l'on peut mesurer assez aisément ce qui entre et sort de cette boîte (par exemple entrée de matière organique, émission de CO<sub>2</sub>, lixiviation [*leaching*] de nitrates), mais que les processus s'y déroulant et générant ces échanges sont encore mal compris. Ceci est valable à la fois pour les processus régulant les cycles biogéochimiques et ceux touchant les organismes du sol.

Concernant les premiers, il est par exemple difficile, voire impossible, de mesurer la dégradation *in solum* d'un substrat évoluant très rapidement à une échelle très petite (de l'ordre du  $\mu\text{m}$ ) où gaz, solides et liquides sont mélangés. Concernant les seconds, les micro-organismes constituent l'essentiel de la diversité du sol. Leur petite taille, leur extrême diversité et le fait que l'immense majorité (probablement > 95 %) soit peu ou pas cultivable ont été pendant longtemps un obstacle majeur à l'étude de leur diversité et de leur fonctionnement. L'étendue de leur diversité et de leur importance fonctionnelle dans les sols n'a donc été appréciée que très tardivement grâce aux progrès des méthodes moléculaires [TOR 02]. Cela n'empêche cependant pas les organismes de taille plus importante (invertébrés, vers de terre, taupes, etc. – voir chapitre 6 de ce volume), dont la plupart sont pourtant considérés comme des organismes ingénieurs de l'écosystème (*ecosystem engineers*), d'être encore peu étudiés sur le plan de leur diversité et de leur influence sur le fonctionnement du sol [LAV 06]. Même pour des groupes très étudiés comme les vers de terre, des lacunes importantes subsistent dans la connaissance de leur influence (effets positifs, nuls ou négatifs) sur le sol, de leur taxonomie et de leur comportement. Ces lacunes peuvent limiter l'utilisation des vers pour la gestion des fonctions et des services écosystémiques du sol [BLO 13].

### 3.1.2. Impact de la biodiversité sur le fonctionnement du sol

En raison de sa formation très lente, le sol constitue une ressource peu renouvelable. Il est actuellement soumis à de fortes perturbations, en particulier en raison de son exploitation pour la fourniture de nombreux services essentiels à l'homme, comme la production d'aliments et de matière [LAT 13]. Ces perturbations pouvant modifier

durablement la biodiversité au sein du sol, elles pourraient générer en retour des effets délétères sur le budget global des cycles biogéochimiques tels que l'émission de gaz à effet de serre vers l'atmosphère [BAR 08]. La compréhension du rôle des organismes dans la réalisation de ces cycles est donc primordiale afin de comprendre la stabilité du fonctionnement du sol face aux changements globaux. La stabilité (*stability*) d'un sol face aux perturbations est définie comme l'ensemble de sa résistance (*resistance*) (capacité à ne pas subir de changements) et de sa résilience (*resilience*) (capacité à retourner dans l'état auquel il aurait dû se trouver s'il n'avait pas été perturbé). Cette stabilité vis-à-vis des perturbations comme la pollution, le changement climatique ou le mode d'usage des sols, est dépendante de l'ensemble des composantes qui constituent ce sol. Par exemple, la stabilité peut être vue comme la conséquence des réponses individuelles des organismes du sol et de leurs interactions. Les liens entre biodiversité et stabilité peuvent donc être cruciaux, et plusieurs postulats issus de l'écologie suggèrent que la stabilité des écosystèmes augmenterait avec la diversité – la théorie de l'assurance écologique (*ecological insurance theory*) [YAC 99] (voir figure 3.2). Cette stabilité peut être discutée en termes de diversité d'organismes mais aussi en termes de réalisation de fonctions ou de services écosystémiques : c'est ce que l'on appelle la stabilité fonctionnelle (*functional stability*).



**Figure 3.2.** Vision classique de la relation entre diversité et fonctions en prenant en compte l'assurance écologique (la stabilité augmente avec la diversité) et la redondance fonctionnelle (*functional redundancy*) (les fonctions atteignent un palier [threshold] où l'augmentation de la diversité n'a plus d'effet).

Ces notions ont été testées pour les sols, grâce aux progrès récents de différentes techniques. La mise au point d'outils génomiques (*genomic tools*) permet d'extraire et séquencer massivement l'ADN (*DNA*), et donc de mieux estimer la diversité des organismes du sol. La distribution et l'implication de ces organismes dans les cycles

biogéochimiques peuvent être appréhendées grâce à l'utilisation de traceurs isotopiques stables (*stable isotopic tracer*) tels que le  $^{13}\text{C}$  ou le  $^{15}\text{N}$ , ou l'amélioration à très fine échelle de techniques d'observation ou de visualisation 3-D (par exemple tomographie rayons X [*X-ray tomography*]), ou encore de modélisation des processus. Cependant, il est encore difficile de dégager un consensus majeur concernant les liens entre biodiversité et cycles biogéochimiques dans les sols, plusieurs difficultés pouvant l'expliquer :

- la disparité d'échelle entre celle à laquelle se réalisent les processus associés aux organismes du sol et celle à laquelle est mesurée et modélisée la résultante globale de ces processus (par exemple celle d'un champ, d'un paysage) ;

- les difficultés d'apprécier dans un sol les interactions entre micro-organismes (par exemple compétition, prédation) d'une part, et d'autre part celles entre micro-organismes et macro-organismes (par exemple effet des vers de terre, des racines de plantes), et entre organismes et environnement physique (voir plus bas).

Ce dernier constat est d'autant plus contraignant que les organismes du sol possèdent une rapidité d'adaptation aux perturbations grâce à une forte plasticité (*plasticity*) et des dynamiques évolutives rapides (*rapid evolutionary dynamics*) [GRI 13]. Il en résulte une forte diversité physiologique et fonctionnelle qui augmente potentiellement la gamme des conditions environnementales sous lesquelles une fonction peut être remplie. Cela se traduit par une forte redondance fonctionnelle (voir figure 3.2) qui rend plus difficile notre capacité à prédire le fonctionnement d'un sol en fonction des conditions environnementales (par exemple climat) [GOB 10]. Parmi les raisons supposées à cette forte redondance fonctionnelle : une omnivorie commune dans un milieu où l'on peut difficilement choisir sa proie, et une basse compétition pour les ressources ; une forte prépondérance d'organismes saprophages (*saprophage organisms*) (consommant de la matière organique morte) ; des voies de transformation métaboliques (*metabolic pathways*) extrêmement variées dues à une très forte diversité et des possibilités d'échanges de gènes entre micro-organismes ; ou une saturation à une échelle très fine des sols en organismes, nutriments (*nutrients*) ou exoenzymes (*exoenzymes*) amenant de fortes interactions.

### 3.2. Principales questions de recherche actuelles

Malgré tous les verrous scientifiques évoqués plus haut, il existe des pistes de recherche privilégiées et des développements d'approches et de techniques importants afin d'améliorer la compréhension des liens entre biodiversité, cycles biogéochimiques et fonctionnement des sols.

### 3.2.1. Des liens biodiversité-fonctions impactés par les paramètres abiotiques et les perturbations

Même si un fort niveau de redondance fonctionnelle semble exister dans les communautés d'organismes du sol, les fonctions réalisées vont dépendre de plusieurs paramètres, dont la physiologie ou l'adaptation de ces organismes, et les conditions abiotiques (humidité, température, contenu en matières organiques, pH, salinité, texture [texture], etc.). On peut s'attendre à ce que l'adaptation des organismes en réponse à des changements environnementaux soit forte dans les sols, en particulier à cause de l'importance du compartiment microbien (*microbial compartment*), très réactif et à temps de génération court [WAL 12]. Cependant, la littérature montre qu'il n'y a pas de réponse générale aux perturbations (*disturbances*) et que le niveau de stabilité semble dépendre à la fois du contexte (type de sol), du type de perturbation (gestion du sol, pollution métallique ou organique, température, événements pluvieux, etc.) et de l'histoire du sol [GRI 13]. L'adaptation des communautés semble donc soumise à différents niveaux et seuils de contraintes [WAL 12] : les traits d'une communauté peuvent être régis par des compromis écologiques, et l'adaptation d'une communauté à une perturbation dépend du taux potentiel de changement dans la composition des communautés rapporté à la vitesse de changement de l'environnement.

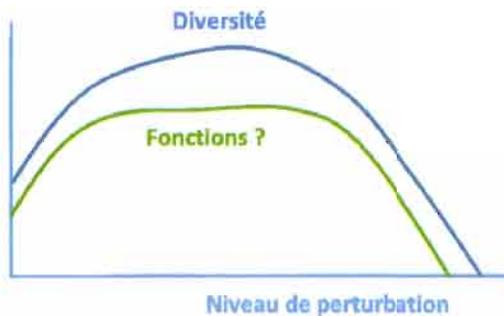
Au-delà de ces phénomènes adaptatifs, et à cause de la difficulté d'étudier la boîte noire qu'est le sol, milieu par essence très hétérogène à une échelle fine, il n'est pas facile de comprendre pourquoi un sol, dans deux situations contrastées, exprime deux niveaux de fonctions différents. Cela pourrait être le fait de communautés réellement distinctes et qui ont *de facto* des capacités métaboliques différentes associées à des conditions environnementales (des niches écologiques) différentes. Mais cela pourrait également être le fait d'états physiologiques différents pour ces communautés (c'est-à-dire organismes actifs ou dormants). Deux concepts majeurs émergent de ce constat, à la fois cruciaux et limitants pour l'écologie des organismes du sol.

Le premier est le concept de dormance (*dormancy*), état de repos cellulaire caractérisé par une activité métabolique très faible, souvent en réaction à des conditions de stress environnemental. Cet état complique considérablement l'application de théories écologiques de dynamiques de population qui usuellement se fondent sur des individus actifs, d'autant que les techniques basées sur l'ADN total du sol ne permettent pas la distinction entre les organismes morts, en dormance, potentiellement actifs (répondant rapidement à des conditions environnementales meilleures) ou actifs [BLA 13]. Sachant que dans un sol moyen sans substrats facilement disponibles les micro-organismes actifs du sol semblent ne composer qu'entre 0,1 et 2 % de la biomasse totale, l'analyse des fractions actives pour la réalisation des différentes fonctions du sol semble, dans le futur, particulièrement cruciale [BLA 13]. Cependant, les organismes en dormance, même s'ils ne contribuent pas directement aux processus écosystémiques à un temps t,

peuvent le devenir à un temps  $t+1$  suite à des fluctuations des conditions environnementales, et sont également importants pour la résilience des communautés face à une perturbation [JON 10].

Le deuxième concept majeur est celui de la niche écologique (*ecological niche*). Beaucoup de processus biogéochimiques dans le sol se produisent à des échelles fines au sein desquelles se déroulent également des processus de mouvement et de diffusion de gaz et d'eau. Ceci crée une mosaïque de microsites et de gradients, résultant en des habitats variés pour les organismes du sol. Suivant les conditions abiotiques, une partie seulement de ces habitats pourra être occupée ou non. Du fait de la distribution très hétérogène des ressources dans les sols [ETT 02], la distribution spatiale des organismes est donc elle-même hétérogène. Ils sont répartis en *patches* à faible richesse spécifique et *hotspots* de biodiversité et de fonctions [FRA 07]. Enfin, comme la structure du sol peut être variable dans le temps [SIX 04], cela implique également que la distribution spatiale des organismes et/ou de leur habitat puisse changer très rapidement [KUZ 15].

Enfin, le niveau de perturbation que subissent les sols est un facteur important pour les relations diversité-fonctions. D'un côté, plus le niveau d'une perturbation est élevé, plus grand pourrait être l'impact sur la diversité et/ou les fonctions. Cependant, les perturbations pourraient également augmenter la diversité en augmentant le nombre de niches écologiques. Plusieurs hypothèses alternatives ont ainsi émergé, telles que l'IDH (*intermediate disturbance hypothesis*) stipulant que la diversité des espèces est maximisée lorsque la perturbation écologique n'est ni trop rare ni trop fréquente (c'est-à-dire à un niveau intermédiaire) (voir figure 3.3). L'IDH pourrait expliquer un niveau supérieur de biodiversité à des niveaux intermédiaires de perturbations en raison de la coexistence d'organismes ayant des stratégies différentes, assurant ainsi la stabilité de l'écosystème [GRI 12].



**Figure 3.3.** Hypothèse de perturbation intermédiaire (ou *Intermediate Disturbance Hypothesis - IDH*) où la diversité des espèces est maximisée lorsque la perturbation écologique n'est ni trop rare ni trop fréquente en raison de la coexistence d'organismes ayant des stratégies écologiques différentes, assurant ainsi la stabilité de l'écosystème.

### 3.2.2. Biodiversité-fonctions et cycles des nutriments

Toutes les considérations ci-dessus ont particulièrement été testées dans l'étude du cycle des nutriments et en particulier des cycles du carbone, de l'azote et du phosphore (C, N, P). Il serait long et fastidieux de détailler ici la somme des connaissances accumulées sur ces cycles et les relations supposées avec le niveau de diversité, tout d'abord parce que les études sont extrêmement nombreuses (en particulier pour le carbone), mais également parce que les résultats peuvent être extrêmement hétérogènes suivant les conditions des milieux (climat, pH, gestion du sol, relation avec le couvert végétal en place, etc.). Trois types de résultats et de changements conceptuels majeurs ont cependant marqué les dernières décennies.

Tout d'abord, les changements globaux, en particulier les changements climatiques et d'usage des sols, sont devenus des facteurs de forçages extrêmement étudiés en particulier pour discuter du stockage du carbone dans les sols et des boucles de rétroactions vers l'atmosphère. On sait en particulier avec les rapports de l'IPCC<sup>1</sup> que le changement climatique affectera certainement un grand nombre d'aspects de notre vie quotidienne d'ici le milieu et la fin du siècle en cours. Cette prise de conscience fait du climat et des prédictions de son évolution un sujet important de l'agenda de recherche sur les sols. De très nombreuses études cherchent à regarder en quoi la biodiversité répond et peut s'adapter aux changements globaux (voir par exemple le récent rapport prospectif de la Fondation pour la recherche sur la biodiversité – FRB [FON 15]), et ces considérations devraient augmenter avec la mise en place de la Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques<sup>2</sup>.

Cependant et une fois de plus, le sol peut être vu comme un parent pauvre, en particulier pour les raisons de complexités de mesures et d'hétérogénéité de ce milieu. Un effort notable est actuellement engagé afin de comprendre par exemple, parallèlement aux changements de valeurs moyennes de températures et de précipitations, en quoi la nature des événements extrêmes (sécheresses, pluies intensives) croisée aux pratiques agricoles peut modifier la diversité et le fonctionnement des organismes du sol associés au cycle du carbone [KAI 13, KAI 15], y compris à des échelles très fines comme l'échelle porale du sol [RUA 11]. Ces problématiques sont également au cœur de l'initiative 4 pour 1 000 (voir encadré 3.1) initiée par la France et cherchant à fédérer tous les acteurs volontaires du public et du privé afin de montrer que l'agriculture, et en particulier les sols agricoles, peut jouer un rôle crucial pour la sécurité alimentaire

---

1. Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, disponible à l'adresse : <https://www.ipcc.ch/>.

2. IPBES, disponible à l'adresse : <http://www.ipbes.net>.

et le changement climatique en stockant plus de carbone. La réponse à ces questions, bien que passionnante, promet d'être cependant relativement complexe. Une simple question peut à elle seule résumer toutes les interrogations ou tous les antagonismes qui se nichent au sein de cette complexité : « Qu'est-ce qu'un bon sol ? » : un sol qui minéralise fortement la matière organique et fournit donc aux plantes les nutriments nécessaires à leur croissance ? Ou un sol qui minéralise très peu, sera plus défavorable aux plantes, mais émettra moins de gaz à effet de serre ? Un des moyens de réponses pour l'agriculture passera par une meilleure intégration et un meilleur pilotage du fonctionnement racinaire des plantes et des variétés (peu fait jusqu'ici). En effet, les plantes dans leur rhizosphère peuvent partiellement contrôler les organismes du sol et leurs fonctions comme la minéralisation du carbone et la production de CO<sub>2</sub>, mais également d'autres fonctions comme celles liées aux pertes d'azote et à l'eutrophication (*eutrophication*) [SUB 13].

L'initiative 4 pour 1 000, lancée par la France, consiste à fédérer tous les acteurs volontaires du public et du privé (États, collectivités, entreprises, organisations professionnelles, ONG, établissements de la recherche, etc.) dans le cadre du Plan d'action Lima-Paris (LPAA). Elle vise à montrer que l'agriculture, en particulier les sols agricoles, peut jouer un rôle crucial pour la sécurité alimentaire et dans la réponse au changement climatique. Le lancement officiel de l'opération a eu lieu pendant la COP21 le 1er décembre 2015.

Le 4 ‰ représente le taux de croissance annuel du stock de carbone dans les sols qui permettrait de compenser l'augmentation actuelle du CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère. Ce taux de croissance n'est pas une cible normative pour chaque pays, mais vise à illustrer qu'une augmentation, même faible, du stock de carbone des sols (agricoles, y compris les prairies et pâtures, et forestiers) est un levier majeur pour participer au respect de l'objectif de long terme de limiter la hausse des températures à + 2 °C. Au-delà de ce seuil, l'IPCC (GIEC) indique que les conséquences induites par le changement climatique seraient d'une ampleur significative.

En s'appuyant sur une documentation scientifique solide, cette initiative invite donc tous les partenaires à faire connaître ou mettre en place les actions concrètes sur le stockage du carbone dans les sols et le type de pratiques pour y parvenir (agroécologie, agroforesterie, agriculture de conservation, gestion des paysages, etc.).

L'ambition de l'initiative est d'inciter les acteurs à s'engager dans une transition vers une agriculture productive, hautement résiliente, fondée sur une gestion adaptée des sols, créatrice d'emplois et de revenus et ainsi porteuse de développement durable.

### **Encadré 3.1. L'initiative 4 pour 1 000 [4PE 17]**

Un deuxième changement majeur est que les outils moléculaires actuels permettent de plus en plus de relier la biodiversité des sols à leurs fonctions. Ainsi, certaines fonctions clés du cycle de l'azote, comme la nitrification (*nitrification*), ont longtemps été considérées comme réalisées par un nombre limité d'organismes (quelques espèces de bactéries autotrophes [*autotrophic bacteria*] – capables de se développer à partir des seuls éléments minéraux – réalisant de façon séparée les deux étapes de la nitrification : oxydation de l'ammonium en nitrite, puis du nitrite vers le nitrate), ce qui limitait l'application du concept de redondance fonctionnelle pour cette fonction. Successivement, il a été découvert, il y a une quinzaine d'années, que les archées (appartenant à un autre règne du monde vivant que les bactéries) étaient non seulement capables de réaliser la nitrification, mais également qu'elles étaient majoritaires dans les sols [LEI 06]. Cependant, beaucoup d'auteurs questionnent le rôle des archées (*archaea*) dans la nitrification, et suggèrent que leur contribution réelle à cette fonction ne peut être déduite de l'abondance et doit être évaluée [HEI 15]. Enfin, en 2015, alors que la nitrification avait toujours été considérée comme un processus en deux étapes catalysé par des micro-organismes oxydant soit l'ammonium, soit le nitrite, a été découvert le premier organisme (une bactérie) capable de réaliser les deux étapes [DAI 15]. Ces bouleversements significatifs montrent comment, pour une fonction clé du sol étudiée depuis plus d'un siècle, et alors même qu'elle peut conduire à la production de N<sub>2</sub>O (gaz à effet de serre 300 fois plus puissant que le CO<sub>2</sub> et 12 fois plus puissant que le méthane) par dénitrification du nitrate, il est devenu en peu de temps nécessaire de redéfinir la relation entre gènes, diversité et fonction réalisée, en se demandant quelles niches écologiques pourraient favoriser l'une ou l'autre de ces (nouvelles) populations nitrifiantes (*nitrifying populations*).

Enfin, au-delà des trois cycles biogéochimiques majoritairement étudiés dans les sols (C, N, P), un besoin de plus en plus fort se fait sentir dans la communauté scientifique et celle des praticiens d'aller vers plus de couplage entre ces cycles déjà connus mais également vers plus de stœchiométrie (*stoichiometry*) (l'étude de l'équilibre des éléments chimiques dans les interactions et les processus écologiques, ainsi que des flux d'énergie et de matière au sein des écosystèmes). En effet, il est notable que la plupart des études se focalisent sur le carbone et l'importance du CO<sub>2</sub> comme gaz à effet de serre (y compris dans des initiatives comme le 4 pour 1 000) alors que l'azote et le phosphore sont des éléments limitants reconnus et que les organismes du sol (par exemple bactéries et champignons) peuvent avoir des contraintes stœchiométriques différentes. Le couplage des cycles, au minimum ceux du C, N et P, semble pourtant crucial pour évaluer la limitation en nutriments des processus écosystémiques dans

le sol [CLE 07], y compris à une large échelle où cette stœchiométrie a été estimée être un prédicteur puissant de la diversité et de la composition bactérienne à l'échelle régionale [DEL 17].

### 3.2.3. Développement des approches et techniques

Un certain nombre d'approches et de techniques ont permis de beaucoup avancer dans les dernières années sur le questionnement des relations entre diversité, fonctions et services écosystémiques fournis par le sol [LAT 13]. Cependant, il est toujours difficile de comprendre les dynamiques complexes et rapides de populations ou de fonctions obtenues *in situ*. Un des moyens pour mieux comprendre quels facteurs jouent sur ces dynamiques est de mieux intégrer les compartiments biologiques des sols dans la modélisation biogéochimique des écosystèmes. Un autre est l'utilisation de systèmes contrôlés qui permettent en particulier d'étudier les micro-organismes, la microfaune (comme les collemboles) ou la macrofaune (comme les vers de terre) sous différentes conditions environnementales. À l'inverse, des projets *in situ* à une échelle très large permettent d'observer à plus long terme l'évolution de la qualité des sols sous l'effet de grands facteurs naturels (climat par exemple) et des activités humaines. Un réseau systématique de sites dit « Réseau de mesures de la qualité des sols » a ainsi été mis en place sur le territoire français [RAN 13] et permet d'évaluer pour les sols français à la fois leurs propriétés physico-chimiques et également leur biodiversité à une échelle d'espace inédite. À une échelle *in situ* dite stationnelle (parcelle agricole, parcelle forestière, etc.), le développement récent de mesures automatisées des paramètres climatiques et des gaz émis par les écosystèmes augure d'un meilleur couplage entre dynamiques des processus biogéochimiques et de la diversité des organismes. C'est ce qui est en particulier mis en œuvre en France dans les observatoires de recherche en environnement (ORE) depuis 2002, et dans les systèmes d'observation et d'expérimentation au long terme pour la recherche en environnement (SOERE) depuis 2009 [ALL 13].

Enfin, et malgré ces avancées, une des plus grandes gageures demeure la compréhension des interrelations entre organismes du sol. Les mesures en microcosmes peuvent être un des moyens de calculer des seuils critiques de conditions environnementales (par exemple niveaux de précipitations, d'accroissement de température) au-delà desquels une modification de biodiversité ou de co-occurrence entre organismes (présence simultanée) pourrait induire une diminution ou un arrêt des fonctions et services fournis par les sols. Cela améliorera notre compréhension de la manière dont les relations directes ou indirectes entre organismes sont susceptibles d'influencer la résistance et la résilience des écosystèmes et des sols aux perturbations [GRI 13].

Défis d'évaluation	Outils	Verrous	Bénéfices attendus de l'évaluation
Diversité taxonomique du sol	Séquençage de nouvelle génération (NGS) ; détermination taxonomique	Coûts du NGS ; capacité à conserver les échantillons avant analyse ; manque d'experts/guides pour la faune, algues, virus... du sol ; quasi aucune connaissance sur le sol profond (moins de 30 cm)	Meilleure communication sur l'importance des fonctions rendues par le sol ; meilleure estimation des paramètres de qualité/fertilité et résistance/résilience du sol
Diversité fonctionnelle du sol	Potential fonctionnel par évaluation de quantité de gènes de fonctions particulières (PCR quantitative - qPCR)	Capacité à conserver les échantillons avant analyse ; quasi aucune connaissance sur le sol profond ; connaissance des gènes fonctionnels faible à nulle pour un certain nombre de sols peu étudiés (par exemple tropicaux)	Meilleure estimation des émissions de gaz à effet de serre et du service de biofiltration de l'eau ; meilleure estimation des paramètres de qualité/fertilité et résistance/résilience du sol
Stocks et flux biogéochimiques / fonctions/services	Isotopie ; analyses élémentaires ; tours à flux...	Changement d'échelles ; difficulté à lier la diversité aux fonctions due à la redondance fonctionnelle ; certains groupes et compartiments totalement ignorés (par exemple algues du sol, sol profond) ; stœchiométrie trop limitée à C, N ou P	Meilleure estimation des émissions de gaz à effet de serre et du service de biofiltration de l'eau ; meilleure estimation des paramètres de qualité/fertilité et résistance/résilience du sol
Facteurs environnementaux (eau, T°, feux, herbivorie, géologie, patrons de végétation, gestion des écosystèmes, etc.)	Cartographie ; drones ; stations météorologiques ; satellites, mesures radar ; sondes automatisées ; approches sciences humaines	Manque d'expertise sur le microbiote de certains écosystèmes ; stations automatisées réparties de façon inégale entre écosystèmes et zones biogéographiques ; pas suffisamment de manipulations à long terme ; pas suffisamment de liens entre sciences humaines et sociales, et sciences dites « dures »	Conseils pour la gestion en eau et la gestion des écosystèmes ; communication vers les parties prenantes ; comparaison globale

Tableau 3.1. Défis, outils, verrous et bénéfices attendus de la recherche actuelle sur les liens biodiversité-fonctions dans le sol

Il reste un certain nombre de verrous importants à lever pour atteindre ces buts (voir tableau 3.1). Ces verrous sont à la fois techniques (par exemple capacité à conserver les échantillons avant leur analyse en laboratoire), méthodologiques (par exemple mieux apprécier les relations entre mesures *in situ* et en milieux contrôlés) ou plus simplement matériels (par exemple coûts du séquençage massif). Ils impactent négativement la possibilité de recourir à des mesures systématiques et répétées en conditions naturelles, en particulier pour des régions où les ressources techniques ou financières sont difficiles (pays en voie de développement). Parmi les défis majeurs restant à surmonter, on peut citer le manque de connaissances sur le fonctionnement et l'écologie de certains groupes d'organismes, ainsi que sur les réseaux d'interactions qui les lient dans les sols. Cela est vrai pour un certain nombre de micro-organismes du sol, à cause de la difficulté à les cultiver, mais également pour des pans entiers de certains groupes d'organismes (par exemple les virus dans les sols sont très peu étudiés, alors qu'ils peuvent influencer l'écologie des communautés de micro-organismes grâce à la fois à leur capacité de transférer des gènes mais également comme cause majeure de mortalité microbienne par lyse cellulaire [KIM 08] ; actinomycètes dont l'importance des fonctions écologiques est encore débattue, etc.). Enfin, un dernier défi concerne le développement de plus d'approches transdisciplinaires, l'écologie des sols et ses spécialistes utilisent en particulier encore trop peu la modélisation et les approches évolutives [BAR 07].

#### **3.2.4. *Prise de conscience de l'importance de la biodiversité dans le fonctionnement des sols pour les sociétés humaines***

Accompagnant le développement des techniques et approches scientifiques, une importante prise de conscience est actuellement associée aux questions de recherche relatives aux liens entre la biodiversité du sol et son fonctionnement. Un des moteurs de cet engouement réside dans la prise en compte du sol dans le rôle qui est le sien (le plus grand stock terrestre de carbone organique) face aux changements climatiques. Par exemple, le rôle du dégel du pergélisol (permafrost) face au réchauffement climatique, et la décomposition microbienne de carbone organique préalablement congelé en résultant (libérant du CO<sub>2</sub> ou du méthane, puissants gaz à effet de serre) est l'une des rétroactions potentielles les plus importantes des écosystèmes terrestres vers l'atmosphère face à un climat changeant [SCH 08]. Par ailleurs, la reconnaissance du rôle de la biodiversité du sol pour l'agriculture, et en particulier pour la réalisation de fonctions liées à la fertilité et la gestion des intrants (comme l'azote), a connu récemment un développement exponentiel tout en accompagnant une transition vers une agriculture de conservation et des systèmes plus raisonnés. À cet égard, la prise en compte de la biodiversité pour les fonctions et services rendus par les sols est un des moteurs des nouvelles générations d'agriculteurs (qu'ils travaillent d'ailleurs en systèmes très intensifs ou en agriculture traditionnelle) les poussant à rediscuter de façon collective des pratiques et des conséquences de ces pratiques afin de les optimiser.

Tout cet engouement s'accompagne de nombreuses publications à destination du grand public, des décideurs et des praticiens. Ces publications se trouvent tout d'abord au niveau national, à différents degrés de vulgarisation (voir par exemple : [EGL 10, GIS 11, LAN 15, STE 09]). Des initiatives comme le 4 pour 1 000 ou le RMQS, cités plus haut, participent à cette dynamique nationale. Au niveau européen, l'adoption en 2007 par le Parlement européen d'une Stratégie thématique en faveur de la protection des sols, qui propose des orientations pour la protection et la restauration des sols européens<sup>3</sup>, participe de cet élan et le prolonge, alors qu'en même temps la Commission européenne publie un rapport sur les relations entre diversité biologique des sols, fonctions, menaces et outils pour les décideurs [TUR 10]. Dans ce rapport, il est stipulé que « les conséquences de la mauvaise gestion de la biodiversité des sols ont été estimées à plus de 1 billion (mille milliards) de dollars par an dans le monde ». Cela souligne d'autant l'importance des initiatives plus globales, comme la *Global Soil Biodiversity Initiative* [GLO 17], de multiples rapports ou supports de la FAO (par exemple [FAO 15a]) et l'année 2015 déclarée année internationale du sol [FAO 15b]. À noter que la Commission européenne associée à la *Global Soil Biodiversity Initiative* a permis de publier le premier atlas mondial de la biodiversité des sols [ORG 16]. Cette publication, libre d'accès, est également accompagnée de la sortie d'atlas des sols aux échelles continentales, comme l'atlas des sols d'Afrique issue d'une initiative conjointe de l'Union européenne, de l'Union africaine et de la FAO [JON 13]. Cette initiative est très bienvenue alors que la biodiversité des sols de nombreuses zones géographiques (comme l'Afrique) et sa capacité à aider les écosystèmes à résister au changement climatique et à améliorer l'agriculture sont encore trop mal connues [WIL 16].

### 3.3. Bibliographie

- [4PE 17] « 4 PER 1000 » INITIATIVE, site internet disponible à l'adresse : <http://4p1000.org/>.
- [ALL 13] ALLIANCE NATIONALE DE RECHERCHE POUR L'ENVIRONNEMENT, « Les Systèmes d'observation et d'expérimentation au long terme pour la recherche en environnement », *AllEnvi*, 2013, disponible à l'adresse : <http://www.allenvi.fr/groupe-transversaux/infrastructures-de-recherche/les-soere/que-sont-les-soere>.
- [BAR 05] BARDGETT R.D., USHER M.B., HOPKINS D.W., *Biological Diversity and Function in Soils*, Cambridge University Press, Cambridge, 2005.
- [BAR 08] BARDGETT R.D., FREEMAN C., OSTLE N.J., « Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks », *The ISME Journal*, n° 2, p. 805-814, 2008.
- [BAR 07] BAROT S., BLOUIN M., FONTAINE S., JOUQUET P., LATA J.C., MATHIEU J., « A tale of four stories : soil ecology, theory, evolution and the publication system », *PLoS One*, n° 2, e1248, 2007.

---

3. Disponible à l'adresse : [http://ec.europa.eu/environment/soil/three\\_en.htm](http://ec.europa.eu/environment/soil/three_en.htm).

- [BLA 13] BLAGODATSKAYA E., KUZYAKOV Y., « Active microorganisms in soil : Critical review of estimation criteria and approaches », *Soil Biology & Biochemistry*, n° 67, p. 192-211, 2013.
- [BLO 13] BLOUIN M., HODSON M.E. *et al.*, « A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services », *European Journal of Soil Science*, n° 64, p. 161-182, 2013.
- [CLE 07] CLEVELAND C.C., LIPTZIN D., « C:N:P stoichiometry in soil : is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass ? », *Biogeochemistry*, n° 85, p. 235-252, 2007.
- [DAI 15] DAIMS H., LEBEDEVA E. *et al.*, « Complete nitrification by *Nitrospira* bacteria », *Nature*, n° 528, p. 504-509, 2015.
- [DEL 17] DELGADO-BAQUERIZO M., REICH P.B. *et al.*, « It is elemental : Soil nutrient stoichiometry drives bacterial diversity », *Environmental Microbiology*, 2017.
- [EGL 10] EGLIN T., BLANCHART E. *et al.*, *La vie cachée des sols*, MEDDTL, Paris, 2010.
- [ETT 02] ETTEMA C., WARDLE D., « Spatial soil ecology », *Trends in Ecology & Evolution*, n° 17, p. 177-183, 2002.
- [FAO 15a] FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, Sols et biodiversité, plaquette, 2015, disponible à l'adresse : <http://www.fao.org/3/a-i4551f.pdf>.
- [FAO 15b] FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, site internet disponible à l'adresse : <http://www.fao.org/soils-2015/en/>.
- [FON 15] FONDATION POUR LA RECHERCHE SUR LA BIODIVERSITÉ, Réponses et adaptations aux changements globaux : quels enjeux pour la recherche sur la biodiversité ? Prospective de recherche, document de prospective scientifique, Paris, 2015.
- [FRA 07] FRANKLIN R., MILLS A., *The Spatial Distribution of Microbes in the Environment*, Springer Netherlands, Dordrecht, 2007.
- [GIS 11] GIS SOL, L'état des sols de France, rapport, 2011.
- [GLO 17] GLOBAL SOIL BIODIVERSITY INITIATIVE, site internet disponible à l'adresse : <https://globalsoilbiodiversity.org/>.
- [GOB 10] GOBAT J.M., ARAGNO M., MATTHEY W., *Le sol vivant – Bases de pédologie – Biologie des sols*, Presses universitaires romandes, Lausanne, 2010.
- [GRI 13] GRIFFITHS B.S., PHILIPPOT L., « Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community », *FEMS Microbiol Rev*, n° 37, p. 112-129, 2013.

- [HEI 15] HEIL J., VEREECKEN H., BRÜGGEMANN N., « A review of chemical reactions of nitrification intermediates and their role in nitrogen cycling and nitrogen trace gas formation in soil », *European Journal of Soil Science*, n° 67, p. 23-29, 2015.
- [JON 13] JONES A., BREUNING-MADSEN H. *et al.*, *Soil Atlas of Africa*, Offices des publications Office de l'Union européenne, Luxembourg, 2013.
- [JON 10] JONES S.E., LENNON J.T., « Dormancy contributes to the maintenance of microbial diversity », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, n° 107, p. 5881-5886, 2010.
- [KAI 13] KAISERMANN A., ROGUET A., NUNAN N., MARON P.A., OSTLE N., LATA J.C., « Agricultural management affects the response of soil bacterial community structure and respiration to water-stress », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 66, p. 69-77, 2013.
- [KAI 15] KAISERMANN A., MARON P.A., BEAUMELLE L., LATA J.C., « Fungal communities are more sensitive to non-extreme soil moisture variations than bacterial communities », *Applied Soil Ecology*, n° 86, p. 158-164, 2015.
- [KIM 08] KIMURA M., JIA Z.J., NAKAYAMA M., ASAKAWA S., « Ecology of viruses in soils : Past, present and future perspectives », *Soil Science and Plant Nutrition*, n° 54, p. 1-32, 2008.
- [KUZ 15] KUZYAKOV Y., BLAGODATSKAYA E., « Microbial hotspots and hot moments in soil : Concept & review », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 83, p. 184-199, 2015.
- [LAN 15] LANGLAIS A., WALTER C., BISPO A., SCHWARTZ C., « Les services écosystémiques des sols : du concept à sa valorisation », *Cahiers Demeter*, vol. 15, p. 53-68, 2015.
- [LAT 13] LATA J.C., KAISERMANN A., « Sols vivants et cycles biogéochimiques », dans A. EUZEN, L. EYMARD, F. GAILL (DIR.), *Le développement durable à découvert*, p. 80-81, CNRS Éditions, Paris, 2013.
- [LAV 06] LAVELLE P., DECAËNS T., AUBERT M., BAROT S., BLOUIN M., BUREAU F., MARGERIE P., MORA P., ROSSI J.P., « Soil invertebrates and ecosystem services », *European Journal of Soil Biology*, n° 42, p. S3-S15, 2006.
- [LEI 04] LEININGER S., URICH T. *et al.*, « Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils », *Nature*, n° 442, p. 806-809, 2004.
- [LI 14] LI C., YAN K., TANG L., JIA Z., LI Y., « Change in deep soil microbial communities due to long-term fertilization », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 75, p. 264-272, 2014.
- [MIL 05] MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, « Biodiversity Synthesis », dans *Ecosystems and Human Well-being*, World Resources Institute, Washington D.C., 2005.

- [ORG 16] ORGIAZZI A., BARDGETT R.D. *et al.*, *Global Soil Biodiversity Atlas*, Office des publications de l'Union européenne, Luxembourg, 2016.
- [RAN 13] RANJARD L., DEQUIEDT S., CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURÉ N., THIOULOUSE J., SABY N.P.A., LELIEVRE M., MARON P.A., MORIN F.E.R., BISPO A., JOLIVET C., ARROUAYS D., LEMANCEAU P., « Turnover of soil bacterial diversity driven by wide-scale environmental heterogeneity », *Nature Communications*, n° 4, p. 1434, 2013.
- [RUA 11] RUAMPS L.S., NUNAN N., CHENU C., « Microbial biogeography at the soil pore scale », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 43, p. 280-286, 2013.
- [RUM 11] RUMPEL C., KÖGEL-KNABNER I., « Deep soil organic matter – a key but poorly understood component of terrestrial C cycle », *Plant and Soil*, n° 338, p. 143-158, 2011.
- [SCG 08] SCHUUR E.A.G., BOCKHEIM J. *et al.*, « Vulnerability of permafrost carbon to climate change: implications for the global carbon cycle », *BioScience*, n° 58, p. 710-714, 2008.
- [SIX 04] SIX J., BOSSUYT H., DEGRYZE S., DENEK K., « A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics », *Soil and Tillage Research*, n° 79, p. 7-31, 2004.
- [STE 09] STENGEL P., BRUCKLER L., BALESSENT J., *Le sol*, Éditions Quæ, Versailles, 2009.
- [SUB 13] SUBBARAO G.V., SAHRAWAT K.L., NAKAHARA K., RAO I.M., ISHITANI M., HASH C.T., KISHII M., BONNETT D., BERRY W.L., LATA J.C., « A paradigm shift towards low-nitrifying production systems : the role of biological nitrification inhibition (BNI) », *Annals of Botany*, n° 112, p. 297-316, 2013.
- [TOR 02] TORSVIK V., ØVREÅS L., « Microbial diversity and function in soil : from genes to ecosystems », *Current Opinion in Microbiology*, n° 5, p. 240-245, 2002.
- [TUR 10] TURBÉ A., DE TONI A. *et al.*, *Soil biodiversity : functions, threats and tools for policy makers*, rapport pour la Commission européenne, 2010, disponible à l'adresse : [http://ec.europa.eu/environment/archives/soil/pdf/biodiversity\\_report.pdf](http://ec.europa.eu/environment/archives/soil/pdf/biodiversity_report.pdf).
- [WAL 12] WALLENSTEIN M.D., HALL E.K., « A trait-based framework for predicting when and where microbial adaptation to climate change will affect ecosystem functioning », *Biogeochemistry*, n° 109, p. 35-47, 2012.
- [WIL 16] WILD S., « Quest to map Africa's soil microbiome begins », *Nature*, n° 539, p. 152, 2016.
- [YAC 99] YACHI S., LOREAU M., « Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : The insurance hypothesis », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, n° 96, p. 1463-1468, 1999.



---

# Interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère

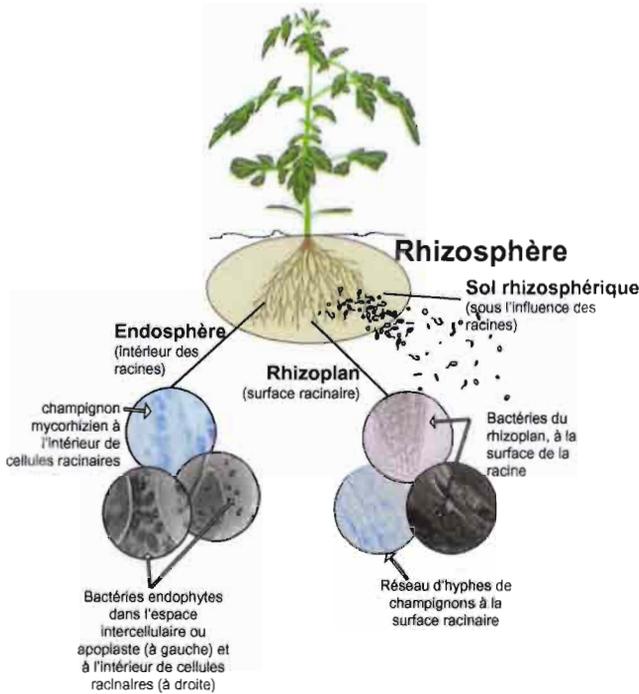
---

### 4.1. La rhizosphère, un lieu d'échanges multiples

Contrairement aux animaux, les plantes ne peuvent se déplacer pour échapper aux stress et elles ont donc développé des stratégies d'adaptation à l'environnement dans lequel elles évoluent. Parmi ces stratégies, les associations que les plantes entretiennent avec les micro-organismes jouent un rôle majeur. Les plantes sont en effet colonisées par une myriade de micro-organismes, regroupés sous le terme de microbiote, aux niveaux aérien (phylosphère, *phylosphere*) et souterrain (spermosphère et rhizosphère, *spermosphere*, *rhizosphere*).

Cette colonisation microbienne est particulièrement abondante dans la rhizosphère. Ce terme proposé pour la première fois par Hiltner [HIL 04] comprend le sol entourant, attaché et influencé par les racines, plus les racines elles-mêmes [HAR 08]. Les plantes libèrent dans la rhizosphère une grande quantité de composés organiques (5-21 % du carbone fixé lors de la photosynthèse) [BAI 06] constitués de cellules et tissus racinaires desquamés, de mucilages, de composés volatils, de lysats solubles et d'exsudats racinaires [CUR 86]. Cette libération massive de rhizodépôts (*rhizodeposits*) promeut les communautés microbiennes, principalement hétérotrophes (*heterotroph*) voire biotrophes (*biotroph*), issues du sol qui représente un environnement mésotrophe (*mesotroph*) voire oligotrophe (*oligotroph*). Les micro-organismes correspondants sont localisés dans les différents compartiments de la rhizosphère comprenant la zone de

sol influencée par les racines (sol rhizosphérique), la surface racinaire (rhizoplan, *rhizoplane*) et les tissus racinaires (endosphère, *endosphere*) (figure 4.1).



**Figure 4.1.** Représentation schématique de la rhizosphère et de ses compartiments illustrée avec des photographies d'observations en microscopie de micro-organismes

La rhizosphère est un lieu d'échanges importants entre le sol, la racine et les organismes vivants du sol, en particulier le microbiote. Ces échanges sont multiples et sont associés à :

- la libération par la racine de composés organiques et d'ions, et réciproquement l'absorption par celle-ci d'eau et d'ions ;
- la respiration de la racine et du microbiote associé ;
- la synthèse de nombreux métabolites microbiens (antibiotiques, sidérophores, etc.).

Ces échanges conduisent à une augmentation de la teneur en matière organique et une modification des équilibres ioniques et gazeux de la rhizosphère. Ils se traduisent par des modifications des propriétés physiques et chimiques du sol rhizosphérique

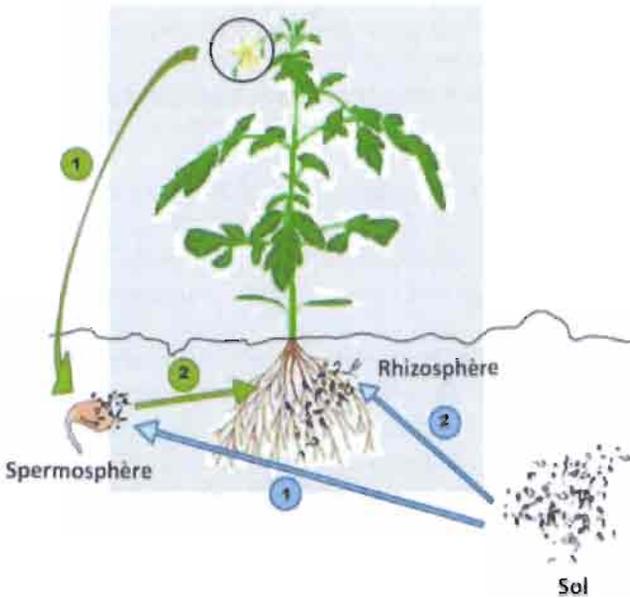
telles que la structure (agrégation), la porosité, les pressions partielles en O<sub>2</sub> et CO<sub>2</sub>, la disponibilité en eau, le pH, la biodisponibilité de certains ions [HIN 09]. Ces modifications influencent en retour la nutrition de la plante ainsi que la diversité et les activités microbiennes. L'ensemble de ces modifications détermine « l'effet rhizosphère ».

L'investissement majeur de la plante-hôte dans la libération des rhizodépôts est balancé par les effets bénéfiques du microbiote rhizosphérique sur la nutrition, la croissance et la santé de la plante-hôte contribuant ainsi à son adaptation aux stress biotiques (pathogènes) et abiotiques (déficit en eau et nutriments) (voir section 4.4).

Les bénéfices réciproques des interactions plantes/micro-organismes (voir section 4.4) sont le résultat d'une longue histoire commune (voir section 4.3) qui a conduit à l'évolution de traits végétaux assurant le recrutement de populations microbiennes présentant des traits favorables à la plante-hôte (voir section 4.2). Un challenge majeur des recherches actuelles est de développer des systèmes agro-écologiques (*agroecological systems*) qui valorisent ces interactions bénéfiques afin de promouvoir la nutrition et la santé des cultures tout en réduisant l'utilisation d'intrants de synthèse (voir section 4.5).

## 4.2. Recrutement des micro-organismes dans la rhizosphère

La plantule est d'abord colonisée par un microbiote abondant et diversifié provenant de la graine dont elle est issue. Les micro-organismes correspondants sont transmis du porte-graine à la graine *via* le système vasculaire de la plante, les fleurs ou le contact des graines avec les résidus de cultures (transmission verticale, figure 4.2). Les graines une fois semées sont colonisées par le microbiote tellurique qui représente un fantastique réservoir de biodiversité, un des tout premiers de la planète. À la faveur de la libération par la graine de composés organiques (sucres, acides aminés, lipides), des populations particulières sont favorisées (transmission horizontale à partir du sol, figure 4.2). Par analogie avec la rhizosphère, la zone de sol influencée par la graine en germination est appelée spermosphère. Lors de la germination, les micro-organismes telluriques entrent en compétition avec ceux transmis par les semences pour les ressources et l'espace. L'issue de ces interactions microbiennes conditionne la composition des communautés microbiennes associées aux racines puis aux racines. En effet, lors de leur développement dans le sol, les racines puis les racines rencontrent et attirent, par chimiotactisme, une myriade de micro-organismes (transmission horizontale, figure 4.2). Ces micro-organismes se développent à la faveur des rhizodépôts libérés, ainsi la capacité d'accueil du sol rhizosphérique est significativement supérieure à celle du sol nu.



**Figure 4.2.** Représentation schématique du recrutement du microbiote rhizosphérique à partir du microbiote tellurique (transmission horizontale) et du microbiote spermosphérique issu du sol (transmission horizontale) et de la fleur (phylosphère, transmission verticale). Les transmissions horizontales et verticales sont indiquées respectivement en bleu et en vert, adapté de [LEM 17b].

Cependant, toutes les populations telluriques ne sont pas favorisées de façon équivalente par ces rhizodépôts comme l'indique la plus faible diversité microbienne dans la rhizosphère comparée à celle du sol nu [GRA 13]. Le microbiote rhizosphérique est en effet spécifique de l'espèce [BUL 15, GAR 98, LAT 96, PIV 07] et même du génotype [INC 10, ZAN 13] végétal. Son recrutement est de plus un processus dynamique qui évolue au cours du temps (développement de la plante) [CHA 13, DEL 10, MOU 06] et de l'espace (zones racinaires) [MAR 11, YAN 00]. La spécificité et la dynamique du recrutement sont conditionnées par des traits végétaux et microbiens, liés principalement à la composition des rhizodépôts et l'aptitude des micro-organismes à en tirer profit. La composition des rhizodépôts varie en effet selon les génotypes végétaux, le stade de développement et la zone racinaire [NGU 03]. Or les populations microbiennes répondent de façon différenciée aux composés organiques des rhizodépôts (sucres, acides aminés, acides organiques) [EIC 12, GOL 11, SHI 11]. Les variations de compositions de rhizodépôts impactent donc la diversité microbienne dans la rhizosphère. À titre d'exemple, en dépit de la versatilité de leur métabolisme, seule une faible fraction des populations de *Pseudomonas* sont aptes à utiliser le tréhalose

[LAT 97, RAA 96] et ces populations sont plus abondantes [LAT 96] et compétitives [GHI 12] dans la rhizosphère de tomate qui libère ce sucre. Le métabolisme carboné et énergétique des populations microbiennes joue un rôle déterminant dans leur adaptation à la rhizosphère [LAT 97]. Ce métabolisme repose sur l'aptitude à utiliser les composés organiques (donneurs d'électrons), mais également sur celle à utiliser des accepteurs d'électrons. Ainsi, les populations de *Pseudomonas* les plus compétitives dans la rhizosphère possèdent en commun l'aptitude à utiliser deux types d'accepteurs d'électrons ( $\text{FeIII}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ) *via* respectivement la synthèse de sidérophore et de nitrate réductase [GHI 12]. Cette double synthèse confère aux *Pseudomonas* un avantage compétitif dans les conditions variables de pression partielle en oxygène [MIR 01] auxquelles est soumise la rhizosphère. La plante influence le recrutement du microbiote rhizosphérique non seulement *via* la libération de composés organiques mais également *via* le prélèvement de nutriments. Ainsi, l'hyperaccumulation de fer chez un mutant de tabac dérégulé dans la synthèse de ferritine s'accompagne d'une déplétion en fer dans la rhizosphère et de la sélection de populations adaptées au stress ferrique grâce à la synthèse de sidérophores très performants dans l'acquisition de  $\text{FeIII}$  [ROB 06a, ROB 07].

Outre les relations trophiques, le recrutement du microbiote rhizosphérique est régulé par une communication moléculaire complexe et subtile *via* des molécules signal et hormones présentes dans les rhizodépôts. Ainsi, une hormone clé des réactions de défense de la plante, l'acide salicylique (AS), impacte le microbiote racinaire d'*A. thaliana* avec un enrichissement des taxa aptes à utiliser l'AS [LEB 15]. La relation entre signalisation et interaction trophique est particulièrement bien illustrée dans le cas d'*Agrobacterium tumefaciens*. Ces bactéries transfèrent des gènes bactériens (ADN-T) dans le génome de la plante qui induisent la prolifération de tumeurs (galle du collet). Ces tumeurs produisent des composés xénotopiques (opines) spécifiquement utilisés par *Agrobacterium* et confèrent ainsi un avantage compétitif à ces bactéries qui sont enrichies dans la rhizosphère correspondante [PLA 14]. Il a par ailleurs été montré que des acides organiques (acide citrique, acide malique) se comportent comme des signaux induisant un chimiotactisme attirant les bactéries vers les plantes [RUD 08, ZHA 14]. Les acides organiques promeuvent également la formation de biofilms et en conséquence la colonisation racinaire [RUD 08, ZHA 14]. La formation de biofilms est en effet favorable à la colonisation racinaire par la création de niches qui protègent les bactéries des stress biotiques et abiotiques [BOG 13]. La formation de ces biofilms est contrôlée par le phénomène de « quorum sensing » (QS) [BOG 13] qui correspond à un système de communication moléculaire entre bactéries leur permettant de réguler l'expression de gènes selon leur densité cellulaire [FUQ 01]. Effectivement, les populations de *Pseudomonas* présentant l'aptitude à produire des N-acylhomoserine lactones (N-AHSL), molécules signal du QS, sont plus compétitives [GHI 12] et plus abondantes dans la rhizosphère que dans le sol nu [ELA 01].

En résumé, les populations microbiennes enrichies dans la rhizosphère présentent :

- un métabolisme carboné et énergétique particulier leur permettant de valoriser les rhizodépôts ;
- une réactivité aux molécules signal présentes dans ces rhizodépôts (incluant le chimiotactisme ;
- une adaptation à la déplétion de la rhizosphère en certains nutriments provoquée par la plante ;
- l’aptitude à former des biofilms.

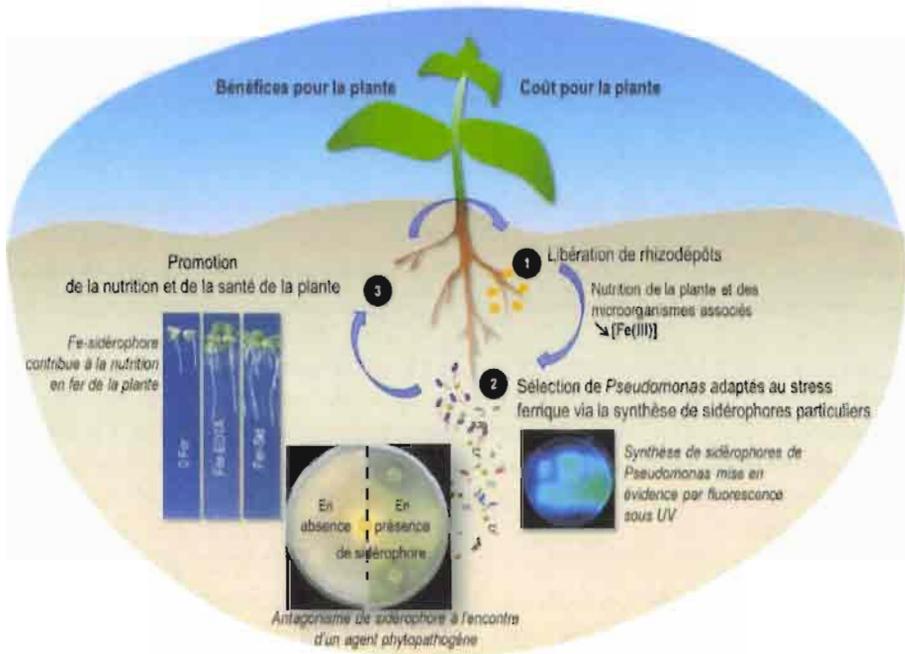
La spécificité du microbiote associé à un génotype végétal a conduit à la proposition de la présence d’un microbiote central (*core microbiota*) commun pour les plantes d’une même espèce ou d’un même génotype végétal. Ainsi l’analyse de la diversité bactérienne rhizosphérique d’*Arabidopsis* par séquençage profond de l’ARNr 16S a permis de mettre en évidence un « core » microbiote typique d’*Arabidopsis* [BUL 12, LUN 12]. Cependant, la variation des taxons microbiens selon les sols indiquée par les études de biogéographie [RAN 13] limite le domaine d’application de ce « core » microbiote taxonomique [LEM 17a]. Ce constat amènerait à faire évoluer la caractérisation moléculaire du « core » microbiote qui ne reposerait plus uniquement sur des marqueurs taxonomiques mais également sur des traits fonctionnels microbiens que les plantes recruteraient au sein de taxons microbiens pouvant différer d’un sol à l’autre (voir section 4.3). Ce « core » microbiote fonctionnel pourrait ainsi être invariable quel que soit le type de sol [LEM 17a].

### 4.3. Interactions plantes/micro-organismes, une longue histoire

Le « core » microbiote fonctionnel serait le résultat de la longue évolution commune des plantes et des micro-organismes qui aurait favorisé les traits végétaux et microbiens bénéfiques pour chacun des partenaires. Les associations établies entre plantes et micro-organismes sont en effet très anciennes comme en atteste la découverte de fossiles de champignons en association avec des plantes datant de 400 millions d’années [RED 00]. Ces associations auraient contribué au passage des plantes de la vie aquatique à la vie terrestre comme suggéré par les analyses des microbiotes associés à des algues et à des bryophytes [KNA 15]. Durant cette longue histoire commune, les plantes ont développé des stratégies pour favoriser dans leur rhizosphère des populations microbiennes (voir section 4.2) qui leur soient favorables. Il est remarquable de constater qu’en dépit de son coût pour la plante, la libération des rhizodépôts se soit maintenue au cours de l’évolution végétale et soit partagée par l’ensemble des espèces végétales. Ce constat suggère que l’investissement représenté par la libération des rhizodépôts

favorables au microbiote rhizosphérique contribue à la valeur sélective (*fitness*) de la plante. Le coût important de la libération des rhizodépôts, constituant une part significative des photosynthétats, est effectivement compensé par les effets bénéfiques des activités microbiennes pour la plante-hôte en termes de nutrition, croissance et santé. Ces échanges à bénéfices réciproques entre plante et microbiote rhizosphérique représentent une boucle de rétroaction positive (*positive feedback loop*).

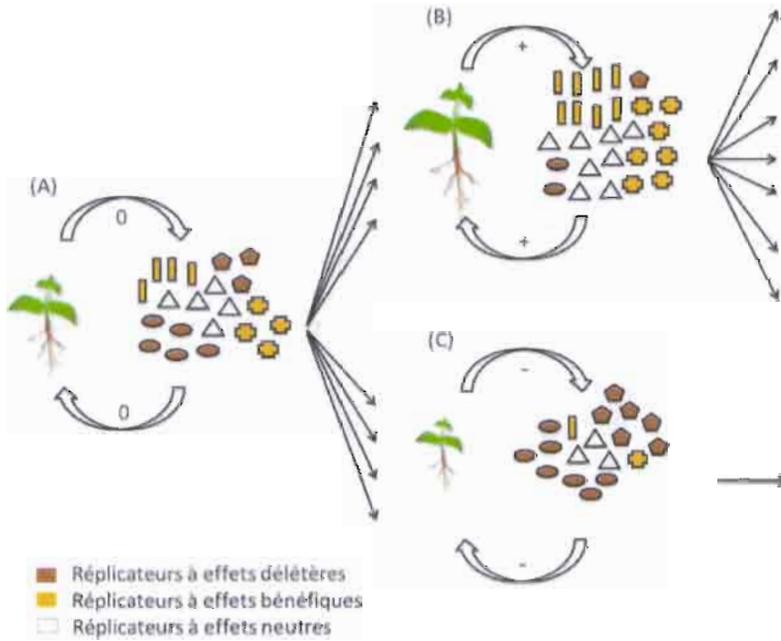
Les interactions en relation avec la dynamique du fer dans la rhizosphère représentent une illustration de boucle de rétroaction positive (figure 4.3) [LEM 09].



**Figure 4.3.** Boucle de rétroaction représentant schématiquement les interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère en relation avec le fer. La plante libère des rhizodépôts promouvant l'abondance et l'activité microbienne, la nutrition de la plante et des micro-organismes associés s'accompagne d'une réduction de la biodisponibilité du fer dans la rhizosphère (1) ; cette réduction de biodisponibilité du fer se traduit par la sélection de populations de *Pseudomonas* produisant des sidérophores efficaces dans l'acquisition du fer, leur conférant un avantage compétitif (2) ; ces sidérophores chélatent le fer de façon plus efficace que ceux des champignons et oomycètes, réduisant ainsi leur croissance saprophyte et donc les infections racinaires par compétition pour le fer, ces sidérophores améliorent de plus la nutrition en fer de la plante ; les *Pseudomonas* bénéficiant des rhizodépôts de la plante améliorent donc en retour sa croissance et sa santé (3), adapté de [LEM 17b].

Ainsi, en dépit de son abondance (4<sup>e</sup> élément de l'écorce terrestre), le fer est très peu disponible dans les sols aux conditions de pH et d'oxygénation compatibles avec la plupart des cultures [ROB 08]. Dans la rhizosphère, la biodisponibilité en fer est même plus faible compte tenu de la nutrition en fer de la plante et du microbiote associé. Ce phénomène peut même être amplifié par la culture d'une plante transgénique suraccumulant le fer (dérégulation de la synthèse de ferritine, une protéine de stockage du fer) et se traduit par la sélection de populations de *Pseudomonas* mobilisant fortement le fer *via* la synthèse de sidérophores particuliers [ROB 06a, ROB 06b, ROB 07]. Ces sidérophores présentent en effet une forte affinité pour le fer qui entre en compétition avec l'oomycète phytopathogène testé (antagonisme microbien [ROB 07]). La plante, qui est un organisme eucaryote tout comme cet agent phytopathogène, n'est non seulement pas soumise à la compétition pour le fer déterminée par les sidérophores microbiens mais au contraire bénéficie des complexes Fe-sidérophores pour sa nutrition en fer [SHIR 11, VAN 07]). Ces sidérophores bactériens peuvent également influencer l'équilibre entre mécanismes régulant la croissance et l'immunité de la plante-hôte [TRA 16]. Ils sont d'ailleurs capables d'extraire le fer des colloïdes argileux du sol, le rendant ainsi plus disponible pour la plante. En conclusion, la plante investit dans l'interaction en entretenant des populations particulières, qui en retour promeuvent sa santé et sa nutrition.

La plus grande valeur sélective (*fitness*) de la plante-hôte et des micro-organismes associés comparée à celle de chaque type de partenaire pris séparément ainsi que la spécificité de l'association plante/microbiote a conduit certains auteurs à proposer de considérer cette association comme un holobionte [VAN 15]. L'holobionte est défini comme l'entité comprenant la plante-hôte et son microbiote ; cette entité peut donc être assimilée à un super-organisme [WIL 89]. Le microbiote rhizosphérique assure des fonctions essentielles pour la performance de l'holobionte telles que la santé et la nutrition des composantes de l'holobionte (nutriments pour la plante et exsudats pour les micro-organismes). Ces fonctions résultent d'activités codées par des gènes (réplicateurs) au sein d'organismes considérés comme des « véhicules », selon la célèbre proposition de Dawkins [DAW 76]. Bien évidemment, les processus évolutifs ne sont pas nécessairement favorables à la plante et certains peuvent clairement déboucher sur des interactions délétères pour la plante-hôte (figure 4.4 (C)). Toutefois, l'hypothèse a été formulée qu'au cours de l'évolution, les boucles de rétroactions positives ont permis d'accroître la survie et la reproduction de la plante et des micro-organismes associés (figure 4.4 (B)) sous l'effet de la sélection naturelle [LEM 17a]. Cette sélection naturelle aurait conduit à la dissémination des holobiontes bénéficiant des boucles positives et *a contrario* à la régression des holobiontes sujets à des boucles négatives (figures 4.4 (B) et (C)). Sur la base de ces processus évolutifs, le microbiote fonctionnel rhizosphérique serait donc globalement bénéfique pour la plante-hôte.



**Figure 4.4.** Représentation schématique de la sélection de boucles de rétroaction positives entre la plante et le « core » microbiote fonctionnel. Le « core » microbiote fonctionnel comprend des gènes (répicateurs) déterminant des effets positifs, délétères ou neutres sur la croissance et la santé de la plante-hôte. (A) Lorsque les répicateurs à effets bénéfiques et à effets délétères sont présents en proportion équivalente, le bilan de ces effets sur la plante est nul. À l'occasion de changements au sein du microbiote, de nouvelles boucles de rétroaction peuvent apparaître. (B) Lorsque des boucles de rétroaction positives se développent, la croissance et la santé de la plante-hôte sont promues, de sorte que la capacité d'accueil de la rhizosphère et la valeur sélective (*fitness*) des holobiontes sont augmentées, conduisant à la dissémination des holobiontes correspondants. (C) lorsque des boucles de rétroactions négatives se développent, la croissance et la santé de la plante sont déprimées, de sorte que la capacité d'accueil de la rhizosphère et la performance des holobiontes sont diminuées, conduisant à la régression des holobiontes correspondants. Le microbiote est représenté par des formes différentes selon les populations et des couleurs différentes selon le type de répicateurs, les formes colorées correspondent donc à des véhicules comportant différents types de répicateurs, adapté de [LEM 17a].

Le phénomène de déclin naturel du piétin (*take-all decline*), maladie d'origine tellurique grave affectant le blé, provoquée par l'espèce fongique *Gaeumannomyces graminis tritici* (Ggt), représente un bel exemple de sélection naturelle d'une communauté fonctionnelle favorable à la plante-hôte par enrichissement de populations porteuses

de réplicateurs bénéfiques [KWA 13]. Ce phénomène se manifeste après des cultures répétées de la plante-hôte en présence de Ggt au cours desquelles est enrichie une communauté fonctionnelle constituée de populations bactériennes appartenant à différentes espèces de *Pseudomonas* (véhicules) ayant en commun la présence de gènes (réplicateurs) codant une classe d'antibiotiques (2,4-diacétylphloroglucinol) réduisant la croissance saprophyte de Ggt et donc la gravité de la maladie [RAA 98]. De façon remarquable, ce phénomène a été décrit dans des sols très différents, les réplicateurs pouvant être portés dans des véhicules différents selon les sols en fonction de la diversité taxonomique des *Pseudomonas* résidents [DEL 06]. Cependant en cas de rupture de la monoculture, la densité des populations productrices de l'antibiotique diminue de telle sorte que la culture de blé suivante est à nouveau sensible à la maladie qui s'aggrave au cours des cultures successives jusqu'à ce que les racines infectées aient à nouveau suffisamment favorisé les populations productrices d'antibiotique. Les populations productrices d'antibiotique ne sont donc recrutées que par les racines infectées par le champignon phytopathogène et ne sont ainsi entretenues que lorsqu'elles représentent un bénéfice pour la plante (protection biologique contre le piétin).

#### 4.4. Microbiote rhizosphérique, des bénéfiques pour la plante

Le microbiote rhizosphérique détermine une série d'effets bénéfiques pour la nutrition, la croissance et la santé de la plante-hôte.

La promotion de la nutrition repose sur une facilitation de l'accès de la plante aux ressources (par exemple azote, phosphore, fer, eau). Ainsi, les rhizobia, bactéries diazotrophes (*diazotroph*) établissent une symbiose avec les légumineuses leur permettant de fixer l'azote atmosphérique. Cette symbiose est le résultat d'une reconnaissance spécifique entre bactéries et plante-hôtes basée sur un dialogue moléculaire élaboré. Les légumineuses produisent des flavonoïdes qui induisent la synthèse bactérienne de lipochitooolosaccharides appelés facteurs Nod, chez les rhizobia spécifiques de l'espèce végétale, conduisant à la formation de nodosités racinaires. Au sein de ces nouveaux organes, les bactéries changent de phénotype pour devenir des bactéroïdes qui réduisent l'azote moléculaire en ammoniac *via* l'activité de l'enzyme nitrogénase, réciproquement ces bactéroïdes endophytes bénéficient directement des nutriments de la plante-hôte [OLR 11]. Cette symbiose rhizobia/légumineuses est apparue il y a 58 millions d'années [SPR 07] et atteste de la longue évolution commune entre plantes et micro-organismes associés (voir section 4.3). Il est d'ailleurs intéressant de constater que les microbiotes des sols français sont dépourvus de l'espèce bactérienne *Bradyrhizobium japonicum* qui nodule le soja, espèce végétale ayant été introduite récemment (XVIII<sup>e</sup> siècle) d'Extrême-Orient ; cette plante doit donc être inoculée avec une souche de *B. japonicum* pour bénéficier de la fixation biologique de l'azote

atmosphérique [CAT 01]. D'autres micro-organismes diazotrophes comme les actinobactéries symbiotiques du genre *Frankia* et des micro-organismes libres du genre *Azospirillum* [SAN 13] peuvent également faciliter l'assimilation de l'azote chez des plantes non légumineuses. Les symbioses entre racines et champignons (mycorhizes, *mycorrhiza*) sont même plus anciennes que celles fixatrices d'azote puisqu'elles dateraient de 400 millions d'années [RED 00]. Il est remarquable de constater que l'ensemble des plantes établissant des endosymbioses (mycorhizes à arbuscules, associations rhizobiennes et actinorhizobiennes) présente un module central conservé d'une voie commune de signalisation de la symbiose (*common symbiotic signaling pathway*), suggérant une évolution commune de cette voie de signalisation [MAR 17]. Les endomycorhizes à arbuscules (AM) s'établissent entre 80 % des plantes vasculaires terrestres et les champignons appartenant au phylum des Glomeromycota. Leurs hyphes s'étendent dans le parenchyme cortical des racines et forment des arbuscules représentant des structures d'échanges entre champignon et végétal. Les ectomycorhizes s'établissent entre les arbres forestiers et des champignons appartenant aux ascomycètes, basidiomycètes ou zygomycètes. Ils ne pénètrent pas les cellules végétales, mais forment autour des racines un manteau de mycélium et établissent un réseau entre les parois des cellules de la racine. Les mycorhizes facilitent l'alimentation de la plante en nutriments en particulier en phosphore [HEI 15], mais également en eau [AUG 01, SMI 10]. En retour, le champignon bénéficie des composés carbonés d'origine végétale issus de la photosynthèse. Les symbioses peuvent être promues par des micro-organismes auxiliaires (*helpers*) amplifiant donc leurs effets bénéfiques sur la nutrition des plantes [FRE 07, SAN 14, TIL 06]. Des micro-organismes mutualistes mais non symbiotiques facilitent également l'accès de la plante aux nutriments du sol. C'est le cas pour la nutrition :

- en eau *via* la production de glucides ou d'exopolysaccharides [ALA 00, SUA 08] ;
- en phosphates par des bactéries [OTE 15] et des champignons [KAR 10] améliorant leur solubilité ;
- en fer *via* les sidérophores bactériens (figure 4.3 et section 4.3).

De façon générale, l'altération des minéraux telluriques sous l'effet des activités microbiennes est essentielle à la nutrition minérale des forêts non fertilisées cultivées en sols pauvres [URO 11].

Les micro-organismes rhizosphériques influencent la croissance et le développement de la plante en modulant les équilibres hormonaux. Ainsi, certaines bactéries du sol synthétisent des molécules identiques ou analogues aux hormones végétales (par exemple auxines, gibbérellines, cytokinines, éthylène, etc.) régulant la croissance et le développement de la plante [BOT 04, GLI 14, MOR 87, RIB 06, SPA 11]. Elles

peuvent également cataboliser certaines de ces molécules. Un exemple bien documenté est la synthèse par certaines bactéries de l'enzyme ACC déaminase (1-aminocyclopropane-1-carboxylate déaminase) qui dégrade un précurseur immédiat de l'éthylène, l'empêchant ainsi d'atteindre des niveaux inhibiteurs de croissance ; cette synthèse se traduit donc par un effet positif sur la croissance végétale [GLI 14]. La modulation des équilibres hormonaux par le microbiote rhizosphérique améliore également la croissance de la plante en augmentant sa résistance au stress hydrique (voir ci-dessus) et la santé de la plante en élicitant ses réactions de défense (voir ci-dessous). De façon plus générale, croissance et santé des plantes sont souvent étroitement liées. Ainsi, l'équilibre entre régulation de l'immunité et de la croissance apparaît impacté par un métabolite bactérien (sidérophore) [TRA 16]. De même, des bactéries promeuvent la croissance des plantes en réduisant la croissance saprophyte (figure 4.5) et donc la fréquence des infections racinaires par des organismes délétères déprimant la croissance de la plante sans toutefois induire de symptômes apparents [SCH 87].

Au sein du microbiote rhizosphérique, d'autres populations sont pathogènes et affectent donc négativement la santé de la plante. Ces pathogènes provoquent ainsi soit des nécroses racinaires (par exemple *Pythium*, *Rhizoctonia*), soit une obstruction des vaisseaux criblo-vasculaires de la plante (par exemple *Fusarium oxysporum* f. spp.), soit des galles (par exemple *Agrobacterium tumefaciens*). Les populations microbiennes bénéfiques de la rhizosphère peuvent exprimer leurs effets positifs pendant la phase saprophyte de développement de ces pathogènes en réduisant leur croissance et donc la fréquence des infections racinaires par compétition (par exemple compétition pour le fer déterminée par les sidérophores, voir section 4.3), par antibiose (voir section 4.3) et par lyse [LOO 03].



**Figure 4.5.** Mise en évidence de l'antagonisme exercé par une souche de *Pseudomonas* (spots disposés en triangle à la périphérie de la boîte de Pétri) à l'encontre du champignon phytopathogène *Rhizoctonia solani* (au centre de la boîte de Pétri). La photo de gauche illustre la réduction de la croissance saprophyte du champignon à proximité des bactéries du fait de la diffusion d'un métabolite antagoniste (sidérophore) visualisé sur la photo de droite par sa fluorescence sous irradiation avec lumière UV.

Les activités favorables des micro-organismes bénéfiques de la rhizosphère s'expriment également pendant la phase parasite du développement des pathogènes endophytes en stimulant les réactions des défenses de la plante-hôte (*induced systemic resistance*) avant même l'infection racinaire [PIE 14].

Un autre type d'activité favorable à la santé de la plante repose sur la perturbation de la signalisation moléculaire associée au quorum sensing qui est essentielle pour le passage de la phase saprophyte à la phase parasite de bactéries phytopathogènes (*Dickeya* et *Pectobacterium*). Cette perturbation (*quorum quenching*) associée à la lyse des molécules signal impliquées (N-acyl homosérine lactones) se traduit par réduction très significative des symptômes de nécroses [CRE 12].

#### 4.5. Valorisation des interactions plantes/micro-organismes en agro-écologie

Les recherches sur les interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère suscitent de fortes attentes en agroécologie afin de mieux tirer parti des relations biotiques pour réduire l'usage des intrants de synthèse [LEM 15]. Il s'agit de valoriser les rhizodépôts pour orienter les populations et activités microbiennes de la rhizosphère afin de promouvoir la nutrition et la santé de la plante hôte. Cette ambition représente une formidable marge de progrès au vu de la proportion majeure de photosynthétats dédiés aux rhizodépôts jusqu'alors peu ou pas exploités en agriculture.

Un des enjeux majeurs est de progresser dans la connaissance des traits génétiques végétaux et microbiens impliqués dans la signalisation et les bénéfices réciproques pour les partenaires, l'objectif étant d'introduire ces traits dans les génotypes de plantes lors de programmes d'amélioration des plantes. Il s'agit d'un changement de paradigme majeur car l'intensification agricole s'est traduite par une minimisation du rôle de la biodiversité et des interactions biotiques dans la nutrition, la croissance et la santé des plantes lors de la conception des systèmes agricoles [PHI 13]. Ainsi, la sélection des génotypes végétaux a été conduite en situations fertiles sur des critères tels que la productivité, la résistance aux maladies, la qualité technologique, n'incluant pas les interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère, de telle sorte que la domestication des plantes a pu s'accompagner de la contre-sélection de traits liés au développement racinaire et au recrutement de populations microbiennes bénéfiques *via* les rhizodépôts [PER 16]. Or, des gènes végétaux candidats gouvernant l'aptitude d'une souche de *Bacillus* à protéger la tomate contre la fonte de semis [SMI 99] et celle d'une souche de *Pseudomonas* à promouvoir la biomasse et l'architecture racinaire chez *Arabidopsis* [WIN 16] ont été mis en évidence. Ces observations confirment la possibilité d'identifier des traits végétaux promouvant les interactions biotiques bénéfiques et l'intérêt que représenterait leur introduction lors de programmes

de sélection [WIS 09]. Pour identifier ces traits, il a été proposé de « revenir aux racines » en explorant le microbiote de plantes natives afin de rechercher des traits végétaux, promouvant les interactions biotiques, qui auraient pu être perdus dans les cultivars actuels [PER 16].

De façon plus générale, l'application des recherches en écologie de la rhizosphère à l'agroécologie pour la conception de systèmes agricoles, économes en intrants et valorisant la diversité, requiert une intégration d'expertises variées dans des domaines complémentaires : agronomie, écologie, écophysiologie et génétique végétale, sciences du sol, etc. Les interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère doivent être positionnées dans le cadre plus vaste de l'agro-écosystème en intégrant à la fois :

- les propriétés du sol et le climat ;
- les associations végétales dans le temps (rotation) et l'espace (assolement) ;
- les pratiques agricoles (par exemple fertilisation, travail du sol).

La simplification des rotations et des assolements ainsi que l'utilisation d'intrants de synthèse minimisent la contribution de la biodiversité végétale et microbienne à la nutrition et à la santé des plantes. Ainsi, les études de biogéographie montrent que le microbiote tellurique est d'autant plus abondant que la diversité végétale est grande [DEQ 11]. Dans ce contexte, des associations végétales bien choisies peuvent promouvoir la productivité et la qualité des produits. Il a été démontré qu'une légumineuse favorise la nutrition en azote d'une graminée associée *via* des mécanismes de complémentarité de niches et de facilitation [HIN 11, LES 13], et que les mycorhizes à arbuscules favorisent le transfert de l'azote fixé par la légumineuse à la graminée [MEN 15]. Réciproquement, la graminée améliore la nutrition en fer de la légumineuse [ZUO 09], essentielle à la fixation biologique de l'azote atmosphérique, et nous formulons l'hypothèse selon laquelle le microbiote associé à la graminée contribuerait à la facilitation de la nutrition en fer de la légumineuse.

Un autre exemple concerne la culture de graminées, recrutant des populations de *Pseudomonas* productrices de 2,4-diacétylphloroglucinol [MAZ 04], en entre-rangs dans les vergers de pommiers afin de les protéger contre l'agent phytopathogène *Rhizoctonia solani*. À l'inverse, les plantes en association peuvent avoir un effet délétère pour la culture, c'est bien sûr le cas des adventices qui entrent en compétition avec les plantes de rente. Des recherches en cours visent à explorer la possibilité de réduire la croissance des adventices *via* le microbiote rhizosphérique afin de donner un avantage compétitif à la culture et ainsi minimiser l'utilisation d'herbicides représentant la plus grande part des pesticides utilisés en agriculture.

La valorisation des interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère comporte également l'inoculation microbienne de souches visant à compenser la déficience du microbiote tellurique (par exemple inoculation du soja avec *B. japonicum*

dans les sols français, voir section 4.4) voire d'améliorer la performance des effets bénéfiques des interactions plantes/micro-organismes. Les exemples de succès concernent principalement les associations symbiotiques avec l'inoculation de rhizobia sur légumineuses et celle de champignons mycorhiziens. Les premières applications agronomiques de l'inoculation de rhizobia datent du début du XX<sup>e</sup> siècle, époque où il a commencé à être possible de cultiver ces bactéries et donc de préparer des *inocula* apportés aux graines des légumineuses lors du semis. Différentes légumineuses sont inoculées, qu'elles soient à valeur fourragère (par exemple luzerne, trèfle) ou productrices de graines (par exemple pois, haricot, soja). Des millions d'hectares sont inoculés chaque année à travers le monde avec différentes espèces de rhizobia [CAT 01]. Les recherches actuelles visent à rechercher les combinaisons optimales entre génotype de plante et génotype microbien inoculé. Concernant, l'inoculation de champignons mycorhiziens, il faut à nouveau distinguer les ectomycorhizes des endomycorhizes du fait de la différence des conditions de production des *inocula* correspondants. En effet, celle des champignons ectomycorhiziens peut se faire en l'absence de plante-hôte compte tenu de leur aptitude à la croissance saprophyte de telle sorte que leur inoculation est couramment appliquée en pépinière pour la production d'arbres forestiers. Cette inoculation se traduit par un gain de précocité et en moyenne une croissance supérieure à celle des arbres naturellement mycorhizés ; cet effet bénéfique se maintient plusieurs années après plantation [SEL 00]. À l'inverse, la production de champignons endomycorhiziens à arbuscules est plus coûteuse car ces champignons sont des symbiotes obligatoires et leur multiplication doit s'effectuer en présence d'une plante-hôte. Cette contrainte limite les domaines d'applications de ces *inocula* aux plantes élevées en pépinière telles que les plantes horticoles, maraichères pérennes et fruitières. Cependant l'évolution des techniques de production d'*inocula* directement sur parcelle de pépinière pour des usages *in situ*, vers une production en conteneurs en serre et plus récemment *in vitro* ouvrent de nouvelles perspectives pour des usages plus larges [DRA 17].

D'autres applications de l'inoculation microbienne ont fait l'objet de nombreux essais avec des micro-organismes mutualistes afin d'améliorer la nutrition et la santé des plantes. Cependant les résultats obtenus manquent de reproductibilité compte tenu en particulier de la persistance insuffisante des *inocula* dans le sol. Ce défaut est associé à la plus grande adaptation du microbiote résident à l'environnement du sol considéré.

#### 4.6. Conclusion et perspectives

Les recherches sur la rhizosphère représentent un front de sciences très actif comme en atteste, à titre d'exemple, la série d'ouvrages [BRU 13, MON 15, STE 98], et, de numéros spéciaux [BRI 16, DES 03, DES 09, HAR 08], de colloques (Montpellier,

Dijon, Munich, Montpellier, Wageningen) qui lui ont été dédiés au cours des dernières années. Les recherches sur les interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère bénéficient d'avancées méthodologiques très prometteuses permettant d'envisager la définition d'un « core microbiote » fonctionnel spécifique du génotype végétal. Les recherches sur la rhizosphère bénéficient de plus des analogies avec le microbiote digestif et donc des avancées conceptuelles et méthodologiques dans ce domaine [HAC 15]. Elles contribuent à la réflexion plus globale des relations entre microbiote et hôte avec la proposition du concept d'holobionte. Outre l'intérêt cognitif de ces recherches, elles ouvrent des perspectives majeures en agroécologie et de façon plus générale en ingénierie écologique.

Quels sont les traits microbiens et les traits végétaux impliqués dans le recrutement par la plante de populations microbiennes favorables à sa nutrition et sa santé ?

La domestication des espèces végétales s'est-elle traduite par la perte de traits végétaux impliqués dans le recrutement de populations microbiennes favorables à leur nutrition et santé ?

Le même core microbiote fonctionnel est-il recruté par un génotype de plante donné quel que soit le type de sol ? Les réplicateurs, correspondant aux gènes codant des activités bénéfiques pour la plante, sont-ils distribués dans des fonds génétiques (véhicules) différents selon les sols ?

Peut-on améliorer la nutrition et la santé de génotypes végétaux performants en introduisant les traits génétiques correspondants et ainsi réduire l'utilisation d'intrants de synthèse ?

#### Encadré 4.1. Questions actuelles de recherche

## 4.7. Bibliographie

- [ALA 00] ALAMI Y., ACHOUAK W., MAROL C., HEULIN T., « Rhizosphere soil aggregation and plant growth promotion of sunflowers by an exopolysaccharide-producing *Rhizobium* sp. strain isolated from sunflower roots », *Applied Environmental Microbiology*, n° 66, p. 3393-3398, 2000.
- [AUG 01] AUGÉ R.M., « Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis », *Mycorrhiza*, n° 11, p. 3-42, 2001.
- [BAI 06] BAI H., WEIR T., PERRY L., GILROY S., VIVANCO J., « The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms », *Annual Review of Plant Biology*, n° 57, p. 233-266, 2006.

- [BAR 12] BÁRZANA G., AROCA R., PAZ J.A., CHAUMONT F., MARTINEZ-BALLESTA M.C., CARVAJAL M., RUIZ-LOZANO J.M., « Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases relative apoplastic water flow in roots of the host plant under both well-watered and drought stress conditions », *Annals of Botany*, n° 109, p. 1009-1017, 2012.
- [BOG 13] BOGINO P.C., DE LAS MERCEDES OLIVA L., SORROCHE F.G., GIORDANO W., « The role of bacterial biofilms and surface components in plant-bacterial associations », *International Journal of Molecular Sciences*, n° 14, p. 15838-15859, 2013.
- [BOT 04] BOTTINI R., CASSÁN F., PICCOLI P., « Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion and yield increase », *Applied Microbiology and Biotechnology*, n° 65, p. 497-503, 2004.
- [BRI 16] BRINK S.C., « Unlocking the secrets of the rhizosphere », *Trends in Plant Science*, n° 21, p. 169-170, 2016.
- [BRU 13] DE BRUIJN F.J., *Molecular Microbial Ecology of the Rhizosphere*, Wiley-Blackwell, Oxford, 2013.
- [BUL 12] BULGARELLI D., ROTT M., SCHLAEPPI K., VAN THEMAAT E.V.L., AHMADINEJAD N., ASSENZA F., SCHULZE-LEFERT P., « Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota », *Nature*, n° 488, p. 91-95, 2012.
- [BUL 15] BULGARELLI D., GARRIDO-OTER R., MÜNCH P.C., WEIMAN A., DRÖGE J., PAN Y., MCHARDY A.C., SCHULZE-LEFERT P., « Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley », *Cell Host and Microbe*, n° 17, p. 392-403, 2015.
- [CAT 01] CATROUX G., HARTMANN A., REVELLIN C., « Trends in rhizobial inoculum production and use », *Plant and Soil*, n° 230, p. 21-30, 2001.
- [CHA 13] CHAPARRO J.M., BADRI D.V., BAKKER M.G., SUGIYAMA A., MANTER D.K., VIVANCO J.M., « Root exudation of phytochemicals in *Arabidopsis* follows specific patterns that are developmentally programmed and correlate with soil microbial functions », *PLoS One*, n° 8, e55731, 2013.
- [CRE 12] CRÉPIN A., BARBEY C., CIROU A., TANNIÈRES M., ORANGE N., FEUILLOLEY M., DESSAUX Y., BURINI J.F., FAURE D., LATOUR X., « Biological control of pathogen communication in the rhizosphere : A novel approach applied to potato soft rot due to *Pectobacterium atrosepticum* », *Plant and Soil*, n° 358, p. 27-37, 2012.
- [CUR 86] CURL E.A., TRUELOVE B., « The Rhizosphere », dans *Advanced Series in Agricultural Sciences*, Springer-Verlag, Berlin, 1986.
- [DAW 76] DAWKINS R., *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford, 1976.

- [DEL 06] DE LA FUENTE L., MAVRODI D.V., LANDA B.B., THOMASHOW L.S., WELLER D.M., « *phlD*-based genetic diversity and detection of genotypes of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas fluorescens* », *FEMS Microbiology and Ecology*, n° 56, p. 64-78, 2006.
- [DEL 10] DE-LA-PENA C., BADRI D.V., LEI Z., WATSON B.S., BRANDA M.M., SILVA-FILHO M.C., VIVANCO J.M., « Root secretion of defense-related proteins is development-dependent and correlated with flowering time », *Journal of biological Chemistry*, n° 285, p. 30654-30665, 2010.
- [DEQ 11] DEQUIEDT S., SABY N.P.A., LELIEVRE M., JOLIVET C., THIOULOUSE J., TOUTAIN B., ARROUAYS D., BISPO A., LEMANCEAU P., RANJARD L., « Biogeographical patterns of soil molecular microbial biomass as influenced by soil characteristics and management », *Global Ecology and Biogeography*, n° 20, p. 641-652, 2011.
- [DES 03] DESSAUX Y., HINSINGER P., LEMANCEAU P., « Third rhizosphere conference », *Agromonie*, n° 23, 373, 2003.
- [DES 09] DESSAUX Y., HINSINGER P., LEMANCEAU P., « Rhizosphere : Achievements and challenges », *Plant and Soil*, n° 321, p. 1-3, 2009.
- [DRA 17] DRAIN A., PFISTER C., ZERBIB J., LEBORGNE-CASTEL N., ROY S., COURTY P.E., WIPF D., « Mécanismes cellulaires et moléculaires et ingénierie écologique des mycorhizes à arbuscules », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions Quæ, Versailles, 2017.
- [EIC 12] EICHORST S.A., KUSKE C.R., « Identification of cellulose-responsive bacterial and fungal communities in geographically and edaphically different soils by using stable isotope probing », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 78, p. 2316-2327, 2012.
- [ELA 01] ELASRI M., DELORME S., LEMANCEAU P., STEWART G., LAU B., GLICKMANN E., DESSAUX Y., « Acyl-homoserine lactone production is more common amongst plant-associated than soil-borne *Pseudomonas* spp. », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 67, p. 1198-1209, 2001.
- [ELM 12] EL-MESBAHI M.N., AZACÓN R., RUIZ-LOZANO J.M., AROCA R., « Plant potassium content modifies the effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis on root hydraulic properties in maize plants », *Mycorrhiza*, n° 22, p. 555-564, 2012.
- [FRE 07] FREY-KLETT P., GARBAYE J., TARKKA M., « The mycorrhiza helper bacteria revisited », *New Phytologist*, n° 176, p. 22-36, 2007.
- [FUQ 01] FUQUA C., PARSEK M.R., GREENBERG E.P., « Regulation of gene expression by cell-to-cell communication : acyl-homoserine lactone quorum sensing », *Annual Review of Genetics*, n° 35, p. 439-468, 2001.

- [GAR 98] GARCÍA-SALAMANCA A., MOLINA-HENARES M.A., VAN DILLEWIJN P., SOLANO J., PIZARRO-TOBIAS P., ROCA A., DUQUE E., RAMOS J.L., « Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 30, p. 369-378, 1998.
- [GHI 12] GHIRARDI S., DESSAINT F., MAZURIER S., CORBERAND T., RAALMAKERS J.M., MEYER J.M., DESSAUX Y., LEMANCEAU P., « Identification of traits shared by rhizosphere-competent strains of fluorescent pseudomonads », *Microbial Ecology*, n° 64, p. 725-737, 2012.
- [GLI 14] GLICK B.R., « Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to free the world », *Microbial Research*, n° 169, p. 30-39, 2014.
- [GOL 11] GOLDFARB K.C., KARAOZ U., HANSON C.A., SANTEE C.A., BRADFORD M.A., TRESEDER K.K., BRODIE E.L., « Differential growth responses of soil bacterial taxa to carbon substrates of varying chemical recalcitrance », *Frontiers in Microbiology*, n° 2, 94, 2011.
- [GRA 13] GRAYSTON S.J., WANG S., CAMPBELL C.D., EDWARDS A.C., « Bacterial diversity in the rhizosphere of maize and the surrounding carbonate-rich bulk soil », *Microbial Biotechnology*, n° 6, p. 36-44, 2013.
- [HAC 15] HACQUARD S., GARRIDO-OTER R., GONZÁLEZ A., SPAEPEN S., ACKERMANN G., LEBEIS S., MCHARDY A.C., DANGL J.L., KNIGHT R., LEY R., SCHULZE-LEFERT P., « Microbiota and host nutrition across plant and animal kingdoms », *Cell Host and Microbe*, n° 17, p. 603-616, 2015.
- [HAR 08] HARTMANN A., LEMANCEAU P., PROSSER J.I., « Multitrophic interactions in the rhizosphere – Rhizosphere microbiology : At the interface of many disciplines and expertises », *FEMS Microbiology Ecology*, n° 65, p. 179, 2008.
- [HEI 15] VAN DER HEIJDEN M.G.A., MARTIN F., SELOSSE M.A., SANDERS I.R., « Mycorrhizal ecology and evolution : the past, the present, and the future », *New Phytologist*, n° 205, p. 1406-1423, 2015.
- [HIL 04] HILTNER L., « Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache », *Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft*, n° 98, p. 59-78, 1904.
- [HIN 09] HINSINGER P., GLYN BENGOUGH A., VETTERLEIN D., YOUNG I.M., « Rhizosphere : biophysics, biogeochemistry and ecological relevance », *Plant and Soil*, n° 321, p. 117-152, 2009.
- [HIN 11] HINSINGER P., BETENCOURT E., BERNARD L., BRAUMAN A., PLASSARD C., SHEN J., TANG X., ZHANG F., « P for two, sharing a scarce resource : Soil phosphorus acquisition in the rhizosphere of intercropped species », *Plant Physiology*, n° 156, p. 1078-1086, 2011.

- [INC 10] INCEOGLU O., FALCAO SALLES J., VAN OVERBEEK L., VAN ELSAS J.D., « Effect of plant genotype and growth stage on the Betaproteobacterial communities associated with different potato cultivars in two fields », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 11, p. 3675-3684, 2010.
- [KAR 10] KARAMANOS R.E., FLORE N.A., HARAPIAK J.T., « Re-visiting use of *Penicillium bilaii* with phosphorus fertilisation of hard red spring wheat », *Canadian journal of Plant Science*, n° 90, p. 265-277, 2010.
- [KNA 15] KNACK J.J., WILCOX L.W., DELAUX P.M., ANÉ J.M., PIOTROWSKI M.J., COOK M.E., GRAHAM J.M., GRAHAM L.E., « Microbiomes of streptophyte algae and bryophytes suggest that a functional suite of microbiota fostered plant colonization of Land », *International Journal of Plant Sciences*, n° 176, p. 405-420, 2015.
- [KWA 13] KWAK Y.S., WELLER D.M., « Take-all of wheat and natural disease suppression : A review », *Plant Pathology Journal*, n° 29, p. 125-135, 2013.
- [LAT 96] LATOUR X., CORBERAND T., LAGUERRE G., ALLARD F., LEMANCEAU P., « The composition of fluorescent pseudomonad population associated with roots is influenced by plant and soil type », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 62, p. 2449-2456, 1996.
- [LAT 97] LATOUR X., LEMANCEAU P., « Carbon and energy metabolism of oxidase-positive saprophytic fluorescent *Pseudomonas* spp. », *Agronomy*, n° 17, p. 427-443, 1997.
- [LEB 15] LEBEIS S.L., PAREDES S.H., LUNDBERG D.S., BREAKFIELD N., GEHRING J., MCDONALD M., MALFATTI S., GLAVINA DEL RIO T., JONES C.D. TRINGE S.G., DANGL J.L., « Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa », *Science*, n° 349, p. 860-864, 2015.
- [LEM 09] LEMANCEAU P., BAUER P., KRAEMER S., BRIAT J.F., « Iron dynamics in the rhizosphere as a case study for analyzing interactions between soils, plants and microbes », *Plant and Soil*, n° 321, p. 513-535, 2009.
- [LEM 15] LEMANCEAU P., MARON P.A., MAZURIER S., MOUGEL, C., PIVATO B., PLASSART P., RANJARD L., REVELIN, C., TARDY V., WIPF, D., « Understanding and managing soil biodiversity: a major challenge in agroecology », *Agronomy for Sustainable Development*, n° 35, p. 67-81, 2015.
- [LEM 17a] LEMANCEAU P., BLOUIN M., MUELLER D., MOËNNE-LOCCOZ Y., « Let the core microbiota be functional », *Trends in Plant Science*, n° 22, p. 583-595, 2017.
- [LEM 17b] LEMANCEAU P., MAZURIER S., PIVATO B., AVOSCAN L., « Les sols et la vie souterraine », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Compréhension et valorisation des interactions entre plantes et micro-organismes telluriques : des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions Quæ, Versailles, 2017.

- [LES 13] LESUFFLEUR F., SALON C., JEUDY C., CLIQUET J.B., « Use of a  $^{15}\text{N}_2$  labelling technique to estimate exudation by white clover and transfer to companion ryegrass of symbiotically fixed N », *Plant and Soil*, n° 369, p. 187-197, 2013.
- [LOO 98] VAN LOON L.C., BAKKER P.A.H.M., PIETERSE C.M.J., « Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria », *Annual Review of Phytopathology*, n° 36, p. 453-483, 1998.
- [LOO 03] VAN LOON L.C., BAKKER P.A.H.M., « Signaling in rhizobacteria-plant interactions », dans H. DE KRON, E.J.W. VISSER (DIR.), *Root Ecology*, p. 297-330, Springer, Berlin, 2003.
- [LOO 07] VAN LOON L.C., « Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria », *European Journal of Plant Pathology*, n° 119, p. 243-254, 2007.
- [LUN 12] LUNDBERG D.S., LEBEIS S.L., PAREDES S.H., YOURSTONE S., GEHRING J., MALFATTI, S., DANGL J.L., « Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome », *Nature*, n° 488, p. 86-90, 2012.
- [MAR 11] MARSCHNER P., CROWLEY D., RENGEL Z., « Rhizosphere interactions between microorganisms and plants govern iron and phosphorus acquisition along the root axis-model and research methods », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 43, p. 883-894, 2011.
- [MAR 17] MARTIN F., UROZ S., BARKER D.G., « Ancestral alliances : Plant mutualistic symbioses with fungi and bacteria », *Science*, n° 356, n° 6340, 2017.
- [MAZ 04] MAZZOLA M., FUNNELL D.L., RAAIJMAKERS J.M., « Wheat cultivar-specific selection of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing fluorescent *Pseudomonas* species from resident soil populations », *Microbial Ecology*, n° 48, p. 338-348, 2004.
- [MEN 15] MENG L., ZHANG A., WANG F., HAN X., WANG D., LI S., « Arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobium facilitate nitrogen uptake and transfer in soybean/maize intercropping system », *Frontiers in Plant Sciences*, n° 6, 319, 2015.
- [MIR 01] MIRLEAU P., PHILIPPOT L., CORBERAND T., LEMANCEAU P., « Involvement of nitrate reductase and pyoverdine in competitiveness of *Pseudomonas fluorescens* strain C7R12 in soil », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 67, p. 2627-2635, 2001.
- [MON 15] MONTGOMERY D.R., BICKLÉ A., *The Hidden Half of Nature : The Microbial Roots of Life and Health*, W.W. Norton & Company, New York, 1987.
- [MOR 87] MORRIS R.O., « Genes specifying auxin and cytokinin biosynthesis in prokaryotes », dans P.J. DAVIES (DIR.), *Plant Hormones and their Role in Plant Growth and Development*, p. 636-655, Springer Netherlands, Dordrecht, 1987.

- [MOU 06] MOUGEL C., OFFRE P., RANJARD L., CORBERAND T., GAMALERO E., ROBIN C., LEMANCEAU P., « Dynamic of the genetic structure of bacterial and fungal communities at different developmental stages of *Medicago truncatula* Gaertn. cv. Jemalong line J5 », *New Phytologist*, n° 170, p. 165-175, 2006.
- [NGU 03] NGUYEN C., « Rhizodeposition of organic C by plants : mechanisms and controls », *Agronomie*, n° 23, p. 375-396, 2003.
- [OLR 11] OLDROYD G.E., MURRAY J.D., POOLE P.S., DOWNIE J.A., « The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis », *Annual Review of Genetics*, n° 45, p. 119-144, 2011.
- [OTE 15] OTEINO N., LALLY R.D., KIWANUKA S., LLOYD A., RYAN D., GERMAINE K.J., DOWLING D.N., « Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates », *Frontiers in Microbiology*, n° 6, p. 745, 2015.
- [PER 16] PEREZ-JARAMILLO J.E., MENDES R., RAAIJMAKERS J.M., « Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions », *Plant Molecular Biology*, n° 90, p. 635-644, 2016.
- [PHI 13] PHILIPPOT L., RAAIJMAKERS J.M., LEMANCEAU P., VAN DER PUTTEN W.H., « Going back to the roots : The microbial ecology of the rhizosphere », *Nature Reviews Microbiology*, n° 11, p. 789-799, 2013.
- [PIE 14] PIETERSE C.M.J., ZAMIODIS C., BERENDSEN R.L., WELLER D.M., VAN WEES S.C.M., BAKKER P.A.H.M., « Induced systemic resistance by beneficial microbes », *Annual Review of Phytopathology*, n° 52, p. 347-375, 2014.
- [PIV 07] PIVATO B., MAZURIER S., LEMANCEAU P., SIBLOT S., BERTA G., MOUGEL C., VAN TUINEN D., « *Medicago* species affect the community composition of arbuscular mycorrhizal fungi associated with roots », *New Phytologist*, n° 176, p. 197-210, 2007.
- [PLA 14] PLATT T.G., MORTON E.R., BARTON I.S., BEVER J.D., FUQUA C., « Ecological dynamics and complex interactions of *Agrobacterium* megaplasmids », *Frontiers in Plant Science*, vol. 14, n° 635, p. 1-15, 2014.
- [RAA 96] RAAIJMAKERS J.M., WELLER D.M., « Exploiting genotypic diversity of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas* spp. : characterization of superior root colonizing *P. fluorescens* strain Q8r1-96 », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 67, p. 2545-2554, 1996.
- [RAA 98] RAAIJMAKERS J.M., WELLER D.M., « Natural plant protection by 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas* spp. in take-all decline soils », *Molecular Plant-Microbe Interactions*, n° 11, p. 144-152, 1998.

- [RAN 13] RANJARD L., DEQUIEDT S., CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURÉ N., THIOULOUSE J., SABY N.P.A., LELIEVRE M., MARON P.A., MORIN F.E.R., BISPO A., JOLIVET C., ARROUAYS D., LEMANCEAU P., « Turnover of soil bacterial diversity driven by wide-scale environmental heterogeneity », *Nature Communications*, vol. 4, n° 1434, 2013.
- [RED 00] REDECKER D., KODNER R., GRAHAM L.E., « Glomalean fungi from the Ordovician », *Science*, n° 289, p. 1921-1921, 2000.
- [RIB 06] RIBAUDO C.M., KRUMPHOLZ E.M., CASSAN F.D., BOTTINI R., CANTORE M.L., CURA J.A., « *Azospirillum* sp. promotes root hair development in tomato plants through a mechanism that involves ethylene », *Journal of Plant Growth Regulation*, n° 25, p. 175-185, 2006.
- [ROB 06a] ROBIN A., MOUGEL C., SIBLOT S., VANSUYT G., MAZURIER S., LEMANCEAU P., « Effect of ferritin over-expression in tobacco on the structure of bacterial and pseudomonad communities associated with the roots », *FEMS Microbiology Ecology*, n° 58, p. 492-502, 2006.
- [ROB 06b] ROBIN A., VANSUYT G., CORBERAND T., BRIAT J.F., LEMANCEAU P., « The soil type affects both the differential accumulation of iron between wild type and ferritin over-expressor tobacco plants and the sensitivity of their rhizosphere bacterioflora to iron stress », *Plant and Soil*, n° 283, p. 75-83, 2006.
- [ROB 07] ROBIN A., MAZURIER S., MOUGEL C., VANSUYT G., CORBERAND T., MEYER J.M., LEMANCEAU P., « Diversity of root-associated fluorescent pseudomonads as affected by ferritin over-expression in tobacco », *Environmental Microbiology*, n° 9, p. 1724-1737, 2007.
- [ROB 08] ROBIN A., HINSINGER P., MEYER J.M., BRIAT J.F., LEMANCEAU P., « Iron dynamics in the rhizosphere : consequences for plant health and nutrition », *Advances in Agronomy*, n° 99, p. 183-225, 2008.
- [ROS 61] ROSS A.F., « Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants », *Virology*, n° 14, p. 340-358, 1961.
- [RUD 08] RUDRAPPA T., CZYMEK K.J., PARÉ P.W., BAIS H.P., « Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria », *Plant Physiology*, n° 148, p. 1547-1556, 2008.
- [SAN 14] SÁNCHEZA A.C., GUTIÉRREZ R.T., SANTANAB R.C., URRUTIAB A.R., FAUVARTA M., MICHIELSA J., VANDERLEYDENA J., « Effects of co-inoculation of native *Rhizobium* and *Pseudomonas* strains on growth parameters and yield of two contrasting *Phaseolus vulgaris* L. genotypes under Cuban soil conditions », *European journal of Soil Biology*, n° 62, p. 105-112, 2014.

- [SAN 16] SÁNCHEZ-ROMERA B., RUIZ-LOZANO J.M., ZAMARREÑO Á.M., GARCÍA-MINA J.M., AROCA R., « Arbuscular mycorrhizal symbiosis and methyl jasmonate avoid the inhibition of root hydraulic conductivity caused by drought », *Mycorrhiza*, n° 26, p. 111-122, 2016.
- [SAN 13] SANTI C., BOGUSZ D., FRANCHE C., « Biological nitrogen fixation in non-legume plants », *Annals of Botany*, n° 111, p. 743-767, 2013.
- [SCH 87] SCHIPPERS B., BAKKER A.W., BAKKER P.A.H.M., « Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere microorganisms and the effect of cropping practices », *Annual Review of Phytopathology*, n° 25, p. 339-358, 1987.
- [SEL 00] SELOSSE M.A., BOUCHARD D., MARTIN F., LE TACON F., « Effect of *Laccaria bicolor* strains inoculated on Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) several years after nursery inoculation », *Canadian Journal of Forest Research*, n° 30, p. 360-371, 2000.
- [SHI 11] SHI S., RICHARDSON A.E., O'CALLAGHAN M., DEANGELIS K.M., JONES E.E., STEWART A., CONDRON L.M., « Effects of selected root exudate components on soil bacterial communities », *FEMS Microbiology Ecology*, n° 77, p. 600-610, 2011.
- [SHIR 11] SHIRLEY M., AVOSCAN L., BERNAUD E., VANSUYT G., LEMANCEAU P., « Comparison of iron acquisition from Fe-pyoverdine by strategy I and strategy II plants », *Botany*, n° 89, p. 731-735, 2011.
- [SMI 99] SMITH K.P., HANDELSMAN J., GOODMAN R.M., « Genetic basis in plants for interactions with disease-suppressive bacteria », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, n° 96, p. 4786-4790, 1999.
- [SMI 10] SMITH S.E., FACELLI E., POPE S., SMITH F.A., « Plant performance in stressful environments : interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas », *Plant and Soil*, n° 326, p. 3-20, 2010.
- [SPA 11] SPAEPEN S., VAN DER LEYDEN J., « Auxin and plant-microbe interactions », *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, n° 3, 2011.
- [SPR 07] SPRENT J., « Evolving ideas of legume evolution and diversity : a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation », *New Phytologist*, n° 174, p. 11-25, 2007.
- [STE 98] STENGEL P., GELIN S., *Sol, interface fragile*, Éditions Quæ, Versailles, 1998.
- [SUA 08] SUÁREZ R., WONG A., RAMÍREZ M., BARRAZA A., DEL CARMEN OROZCO M., CEVALLOS M.A., LARA M., HERNÁNDEZ G., ITURRIAGA G., « Improvement of drought tolerance and grain yield in common bean by overexpressing trehalose-6-phosphate synthase in Rhizobia », *Molecular Plant – Microbe Interactions*, n° 21, p. 958-966, 2008.

- [TIL 06] TILAK K.V.B.R., RANGANAYAKI N., MANOHARACHARI C., « Synergistic effects of plant-growth promoting rhizobacteria and *Rhizobium* on nodulation and nitrogen fixation by pigeonpea (*Cajanus cajan*) », *European journal of Soil Science*, n° 57, p. 67-71, 2006.
- [TRA 16] TRAPET P., AVOSCAN L., KLINGUER A., PATEYRON S., CITERNE S., CHERVIN C., MAZURIER S., LEMANCEAU P., WENDEHENNE D., BESSON-BARD A., « The *Pseudomonas fluorescens* siderophore pyoverdine weakens *Arabidopsis thaliana* defense in favor of growth in iron-deficient conditions », *Plant Physiology*, n° 171, p. 675-693, 2016.
- [URO 11] UROZ S., OGER P., LEPLEUX C., COLLIGNON C., FREY-KLETT P., TURPAULT M.P., « Bacterial weathering and its contribution to nutrient cycling in temperate forest ecosystems », *Research in Microbiology*, n° 162, p. 820-831, 2011.
- [VAN 15] VANDENKOORNHUYSE P., QUAISSER A., DUHAMEL M., LE VAN A., DUFRESNE A., « The importance of the microbiome of the plant holobiont », *New Phytologist*, n° 206, p. 1196-1206, 2015.
- [VAN 07] VANSUYT G., ROBIN A., BRIAT J.F., CURIE C., LEMANCEAU P., « Iron acquisition from Fe-pyoverdine by *Arabidopsis thaliana* », *Molecular Plant-Microbe Interactions*, n° 20, p. 441-447, 2007.
- [WIL 89] WILSON D.S., SOBER E., « Reviving the superorganism », *Journal of Theoretical Biology*, n° 136, p. 337-356, 1989.
- [WIN 16] WINTERMANS P.C.A., BAKKER P.A.H.M., PIETERSE C.M.J., « Natural genetic variation in *Arabidopsis* for responsiveness to plant growth-promoting rhizobacteria », *Plant Molecular Biology*, n° 90, p. 623-634, 2016.
- [WIS 09] WISSUWA M., MAZZOLA M., PICARD C., « Novel approaches in plant breeding for rhizosphere-related traits », *Plant and Soil*, n° 321, p. 409-430, 2009.
- [YAN 00] YANG C.H., CROWLEY D.E., « Rhizosphere microbial community structure in relation to root location and plant iron nutritional status », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 66, p. 346-351, 2000.
- [ZAN 13] ZANCARINI A., MOUGEL C., TERRAT S., SALON C., MUNIER-JOLAIN N., « Combining ecophysiological and microbial ecological approaches to study the relationship between *Medicago truncatula* genotypes and their associated rhizosphere bacterial communities », *Plant and Soil*, n° 365, p. 183-199, 2013.
- [ZHA 14] ZHANG N., WANG D., LIU Y., LI S., SHEN Q., ZHANG R., « Effects of different plant root exudates and their organic acid components on chemotaxis, biofilm formation and colonization by beneficial rhizosphere-associated bacterial strains », *Plant and Soil*, n° 374, p. 689-700, 2014.
- [ZUO 09] ZUO Y., ZHANG F., « Iron and zinc biofortification strategies in dicot plants by intercropping with gramineous species, A review », *Agronomy for Sustainable Development*, n° 29, p. 63-71, 2009.



# Interactions entre le sol et la végétation : structure des communautés de plantes et fonctionnement du sol

---

### 5.1. Introduction

#### 5.1.1. *Le couple sol-plantes au cœur des écosystèmes*

Les écosystèmes sont des entités complexes caractérisées par des flux de matières et d'énergie et de multiples interactions entre composantes vivantes et non vivantes. Au cœur des écosystèmes, les sols et les plantes sont à la fois sous l'influence de paramètres abiotiques, tels le climat, la roche mère et la topographie, et de celle des organismes vivants [CHA 11]. L'ensemble de ces influences biotiques et abiotiques ont de multiples implications en termes de genèse, d'organisation spatiale et de fonctionnement des sols, ainsi que de structuration des communautés de plantes. Enfin, les sols et les plantes sont intimement liés et interdépendants.

La disponibilité et les flux des ressources du sol (par exemple composition et transferts d'éléments minéraux et d'eau entre les différents horizons de sol) ainsi que la structuration du sol en tant qu'habitat (par exemple phénomènes érosifs, mélange entre horizons de sol) sont des déterminants majeurs de l'identité et de l'activité des organismes vivants, en particulier des plantes. La plupart des plantes sont en effet en interaction directe avec le sol tout au long de leur existence, de la graine jusqu'aux débris végétaux, et reposent largement sur lui pour leur alimentation en eau, leur nutrition minérale et leur ancrage. En retour, les plantes sont des ingénieures du sol.

Elles influencent notamment les propriétés physico-chimiques (par exemple pH, agrégation, porosité) et hydriques du sol et constituent l'essentiel des apports de matières organiques aux sols, ce qui les place en amont de tous les réseaux trophiques.

Ainsi, les sols et les plantes forment des couples dynamiques en interaction permanente, s'influençant mutuellement, avec des conséquences multiples et de grande ampleur sur l'ensemble des cycles biogéochimiques (par exemple carbone, azote, eau) (voir chapitre 3 « Biodiversité et fonctionnement écologique des sols ») et des composantes des écosystèmes terrestres : roche mère, microtopographie, microclimat, faune (voir chapitre 6 « La faune du sol : déterminants de la structure des communautés et impacts sur le fonctionnement du sol ») et microbiote (voir chapitre 4 « Interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère ») souterrains et aériens.

### **5.1.2. Décrire l'interaction entre les plantes et le sol : traits de réponse (response traits), traits d'effet (effect traits) et boucles de rétroaction (feedback loops)**

L'ensemble des plantes partagent de nombreuses fonctions, parmi lesquelles la synthèse de composés carbonés organiques et le relargage d'oxygène dans l'atmosphère. Néanmoins, le règne végétal est très diversifié, des algues unicellulaires jusqu'aux arbres géants (par exemple *Boscia albitrunca*, dont les racines atteignent 68 m de profondeur ; ou *Sequoia sempervirens*, culminant à 115 m de hauteur). Pour caractériser et comparer de manière standardisée les interactions de l'ensemble de ces plantes avec leur environnement et le sol en particulier, il est possible de recourir à des mesures quantitatives ou qualitatives communes à une majorité de plantes telles que les traits fonctionnels (*functional traits*) (voir revue par [GAR 13]).

L'utilisation du concept de traits permet de rendre compte, d'une part de la capacité de certaines plantes à survivre et persister dans un environnement donné (par exemple en milieu sec, la capacité à acquérir l'eau du sol est conditionnée par l'architecture racinaire, avec des conséquences sur la compétitivité et la survie des plantes), et d'autre part des réponses morphologiques, physiologiques ou encore phénologiques des plantes à des variations de tels ou tels facteurs environnementaux (par exemple influence du pH du sol sur la morphologie racinaire). Elle permet également de quantifier l'effet des plantes sur les propriétés des différents compartiments des écosystèmes (par exemple influence positive de la densité et du turnover racinaire sur la porosité du sol). Enfin, en prenant en compte à la fois les réponses des plantes et du sol ainsi que leurs effets l'un sur l'autre (au travers de boucles de rétroaction), cette approche permet de caractériser des trajectoires environnementales (par exemple variation de composition de la végétation couplée à la raréfaction ou à l'accumulation d'une ressource donnée) induites par des variations de conditions environnementales (par exemple l'action de l'homme [FRE 14]).

Dans ce chapitre, nous aborderons dans une première partie le rôle du sol dans la structuration des communautés végétales (*plant communities*) et la modulation des caractéristiques fonctionnelles des plantes. Dans une deuxième partie, nous nous intéresserons aux effets de ces communautés végétales sur le fonctionnement du sol, à travers les cycles de trois éléments clés des écosystèmes terrestres, le carbone, l'azote et l'eau.

## **5.2. Le sol comme déterminant majeur de la structure des communautés végétales et des propriétés des écosystèmes**

### **5.2.1. Déterminants principaux de la structure des communautés végétales : généralités**

À l'échelle de la planète, le climat est le principal déterminant de la distribution des communautés végétales. Ainsi, la combinaison d'un petit nombre de variables bioclimatiques permet de prédire la distribution de types de végétation dans les différents continents de façon très réaliste (par exemple [PRE 92]). C'est notamment le cas des indices de température (sommées de température, basses températures hivernales et hautes températures estivales) et de disponibilité en eau (capacité au champ des différents types de sol estimée à partir de leur texture).

À une échelle plus locale et au sein d'un type de climat, les propriétés du sol (influencées notamment par l'histoire du lieu, sa topographie et la nature de la roche mère) et le régime de perturbations sont deux des principaux facteurs qui déterminent la présence des espèces et les communautés végétales [CHA 11].

De façon générale, les variables du milieu, en particulier les propriétés du sol, agissent comme des « filtres » qui éliminent certaines espèces au profit d'autres selon leur capacité à tolérer des conditions plus ou moins défavorables pour leur croissance et leur survie. À l'instar d'un tamis qui ne laisse passer que certains grains de sable selon leur taille, seules les espèces présentant des caractéristiques (valeurs de traits fonctionnels) qui leur confèrent une adaptation à des conditions environnementales données sont « filtrées » et donc présentes localement. Cette idée a été conceptualisée par la « théorie des filtres environnementaux » (*theory of environmental filtering*) [DIA 75, WEI 11] développée dans le but de comprendre la façon dont les communautés s'organisent et se structurent. Par la suite, nous présentons l'effet « filtre » des propriétés du sol sur la végétation de façon directe – présence de telle ou telle espèce – et de façon indirecte – *via* les interactions entre les espèces végétales au sein d'une communauté.

### **5.2.2. Quelles variables de sol influencent la végétation ?**

De très nombreux facteurs édaphiques influencent la végétation, il peut s'agir de facteurs physiques (texture, densité, structure, température, etc.), de facteurs chimiques

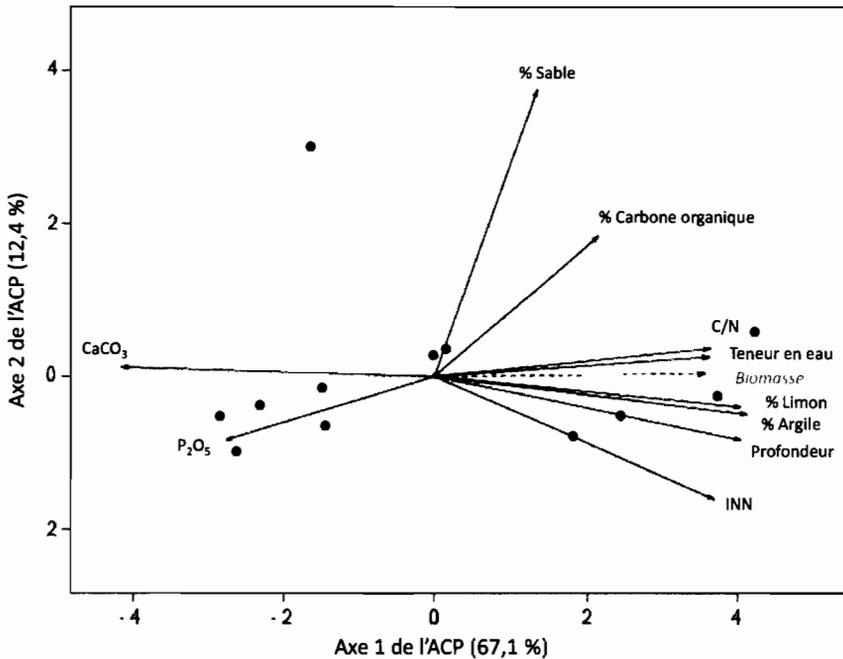
(quantité de matière organique, potentiel redox, capacité d'échange anionique et cationique), ou de la disponibilité en ressources (eau, éléments minéraux) [CHA 11, EPS 05, GAR 99]. À titre d'exemple, le tableau 5.1 liste les principales conditions abiotiques de sol qui influencent l'établissement, la croissance et la survie des plantes.

<b>Contraintes abiotiques</b>		<b>Effets sur le fonctionnement des plantes</b>	
<b>Facteurs physiques</b>			
Faible contenu en argiles	Faible disponibilité en éléments minéraux limitant la croissance des plantes, et plus particulièrement leurs parties aériennes		
Forte compaction	Forte densité de sol en profondeur et absence de pores limitant la croissance racinaire		
Sols sableux et absence d'agrégation	Sols érosifs et faible ancrage des plantes		
Sols âgés et/ou forte profondeur de l'interface sol/roche-mère	Faible disponibilité en éléments minéraux, en particulier du phosphore, entraînant une forte dépendance aux associations mycorhiziennes ou à des organes racinaires spécialisés		
Sols inondés	Faible disponibilité en oxygène et éléments minéraux limitant la croissance des plantes et favorisant le développement d'aérenchymes		
Température	Faibles et fortes températures réduisant la croissance des plantes		
<b>Facteurs chimiques</b>			
Faible contenu en eau liquide	Faible disponibilité en eau et éléments minéraux en milieux arides et sols gelés limitant la croissance des plantes et pouvant entraîner un flétrissement		
Faible contenu en matières organiques	Faible disponibilité en éléments minéraux, en particulier azote limitant la croissance des plantes		
Forte salinité	Stress osmotiques et toxicité en sodium et chlore		
Forte teneur en métaux lourds	Toxicité des métaux lourds, en particulier de l'aluminium, notamment dans les sols acides où ils sont présents dans la solution du sol		
Sols acides	Faible disponibilité en éléments minéraux, en particulier azote, phosphore et potassium limitant la croissance des plantes		
Sols calcaires	Déficience en micro-éléments, en particulier fer, zinc entraînant des dysfonctionnements métaboliques		

**Tableau 5.1. Principales propriétés du sol imposant des contraintes aux plantes, inspiré de [EPS 05, GAR 99]**

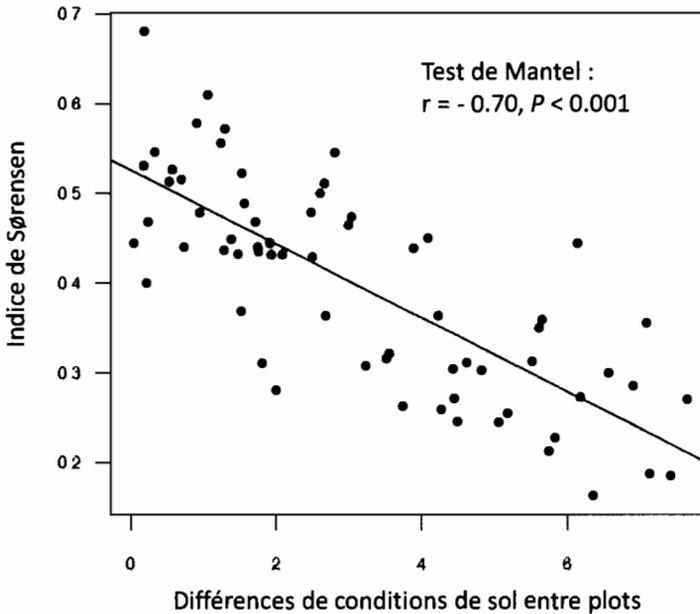
Par ailleurs, les différentes caractéristiques du sol ne sont pas indépendantes les unes des autres, et la végétation répond bien entendu à l'action combinée des différentes variables. Une étude réalisée sur le causse du Larzac dans le sud de la France permet d'illustrer ces deux points. Tout d'abord, la quantité d'eau du sol dépend fortement

de sa texture et de sa profondeur (voir figure 5.1), et la limitation de la croissance de la végétation par les éléments minéraux apparaît fortement corrélée à la teneur en eau du sol [CHA 11, EPS 05]. De plus, la variation simultanée des différentes variables de sol, synthétisée par l'axe 1 de la figure 5.1, induit un remplacement spectaculaire des espèces végétales (voir figure 5.2) aux différents points du gradient. Les espèces dominantes des communautés végétales qui se trouvent sur les sols profonds à forte teneur en eau et dont la disponibilité en éléments minéraux est bonne sont des espèces de plus grande stature, à plus forte capacité d'acquisition du carbone et dont la phénologie est plus tardive que les espèces présentes à des profondeurs de sol plus faibles [BER 12]. Cette association entre forte disponibilité en ressources, stature des plantes et potentiel d'acquisition du carbone est étayée par de nombreuses études (voir [GAR 13] pour une synthèse).



**Figure 5.1.** Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur des variables édaphiques de 12 parcelles de parcours situées sur le causse du Larzac (Aveyron, France). Ces variables sont les suivantes : profondeur moyenne du sol (cm) ; teneurs en argile, limon et sable (%) ; teneur en carbone organique (%) ; rapport entre teneurs en carbone et azote (C/N) ; teneurs en  $\text{CaCO}_3$  et en  $\text{P}_2\text{O}_5$  (%) ; teneur en eau moyenne au printemps (mm) ; indice de nutrition azotée (INN, %). La biomasse verte sur pied des communautés végétales mesurée au pic de production de printemps (biomasse,  $\text{g m}^{-2}$ ) a été ajoutée comme variable indépendante (en gris). L'axe 1 de l'ACP explique 67 % de la variation des variables édaphiques et synthétise donc bien les changements au sein d'un « gradient édaphique », tiré de [BER 12].

L'étude conduite par Delhaye *et al.* [DEL 16] constitue un autre exemple de modification des communautés végétales et des traits fonctionnels des espèces qui les composent en rapport avec les modifications de concentration en métaux lourds dans le sol : une augmentation des teneurs en cuivre et en cobalt édaphiques induit une diminution de la stature des plantes (hauteur moyenne et surface individuelle des feuilles) accompagnée d'une augmentation de la teneur en cuivre et en cobalt ainsi que de la surface spécifique des feuilles (le rapport entre surface et masse des feuilles).



**Figure 5.2.** Remplacement des espèces le long du gradient édaphique présenté sur la figure 5.1. L'indice de Sørensen représente la similarité de composition en espèces entre paires de communautés végétales (une forte valeur de l'indice indique une forte similarité entre communautés). Les distances le long du gradient édaphique ont été calculées pour chaque paire de communautés comme la différence de positions sur l'axe 1 de l'ACP synthétisant le gradient édaphique (voir figure 5.1), tiré de [BER 12].

Ces exemples illustrent bien la « théorie des filtres environnementaux » : le sol sélectionne certaines espèces selon leurs traits fonctionnels et façonne *in fine* la communauté végétale, aussi bien d'un point de vue taxonomique (composition en espèces, nombre d'espèces) que fonctionnel (caractéristiques des plantes : architecturales, morphologiques, physiologiques, etc.).

Au-delà de l'influence de variables édaphiques, les plantes interagissent entre elles de façon synergétique (on parlera de facilitation ou de complémentarité) ou au contraire de façon antagoniste (on parlera de compétition). Ces interactions au sein même de la communauté végétale sont considérées comme un autre « filtre », dit filtre biotique, qui élimine ou au contraire favorise certaines espèces. L'action de ce filtre pourrait être expliquée par les traits fonctionnels des plantes censés refléter leur aptitude à interagir avec d'autres plantes. Cependant, de nouveau, ces interactions entre plantes sont influencées en partie par le sol, sa structure et sa composition, ses communautés microbiennes ou encore des réseaux biotiques d'interconnexions entre plantes *via* les champignons endomycorhiziens [WAL 15]. Les plantes sont en compétition pour les ressources du sol, l'eau et les nutriments. Lorsque ces ressources ne sont pas suffisamment abondantes pour satisfaire les besoins nutritionnels de chaque plante au sein de la communauté végétale (on parle de ressources limitantes), les espèces les plus compétitives sont celles capables de capter prioritairement ces ressources et ainsi de défavoriser ou d'éliminer les autres espèces en compétition. Différentes plantes sont cependant capables de se spécialiser dans l'extraction et l'utilisation d'un nombre limité de ressources édaphiques (par exemple différentes formes de ressources azotées : nitrate, ammonium, acides aminés), ce qui favorise leur coexistence [HAR 07, ASH 10]. À l'inverse, certaines espèces trop proches écologiquement (par exemple des espèces à faible profondeur d'enracinement en milieu aride) s'excluraient l'une l'autre par compétition : « hypothèse de la limite à la similarité » (*limiting similarity hypothesis*) [MAC 67]. Le nombre de ressources limitantes dans le sol serait ainsi un facteur déterminant du nombre d'espèces susceptibles de s'établir et persister au sein d'une communauté de plantes, ainsi que des caractéristiques fonctionnelles de ces espèces (on parle de « structure fonctionnelle des communautés ») (*functional structure of communities*).

Ainsi les différents filtres environnementaux, abiotiques et biotiques, ont un rôle prépondérant sur la structure des communautés, tant d'un point de vue taxonomique que d'un point de vue fonctionnel, et les facteurs édaphiques en sont des acteurs majeurs.

### 5.2.3. Rôle des hétérogénéités spatiales et temporelles du sol

Le sol est un milieu généralement très hétérogène, dans l'espace et dans le temps, et ce, quelle que soit l'échelle considérée. La description pédologique du sol par horizons et la grande variabilité physico-chimique de ces horizons entre grandes catégories de sol en sont les illustrations les mieux connues. Cette hétérogénéité verticale influence bien évidemment la végétation, en relation avec la capacité des plantes à atteindre, coloniser et exploiter efficacement ces divers horizons aux conditions abiotiques (voir tableau 5.1) et biotiques variables. Mais une hétérogénéité spatiale du sol moins visible,

plus fine, existe également : la distribution non homogène des ressources nécessaires à la croissance des plantes (par exemple ressources plus ou moins abondantes au sein de « patches » de matières organiques) [HOD 04]. De la même manière, les conditions abiotiques et biotiques du sol ne sont pas figées dans le temps. Les fluctuations temporelles (à l'échelle de la journée, de l'année ou du siècle), sous l'influence du climat, du fonctionnement de la végétation ou encore du fonctionnement de la micro- et de la macrofaune, régulent très fortement la végétation [BAR 05]. La succession végétale en est une illustration bien connue. Les changements dans le temps (sur plusieurs dizaines, voire centaines d'années dans le cas des successions végétales) de la composition floristique et faunistique d'une communauté suite à une perturbation modifient le milieu et le sol en particulier (par exemple disponibilité en nutriments des sols, [FRE 14]) et ces modifications provoquent en retour des modifications biotiques, de la structure de la végétation notamment.

Ces formes spatiales et temporelles d'hétérogénéité offrent généralement plus de possibilités à des espèces de coexister dans la mesure où, d'une part, différentes conditions abiotiques et biotiques sont présentes dans l'espace et dans le temps favorisant ainsi différentes espèces de plantes, et d'autre part, différentes espèces sont à même d'utiliser le même type de ressources du sol (par exemple le phosphore, l'eau) mais sur différents patches, profondeurs, saisons, etc. L'hétérogénéité du sol semble donc jouer un rôle critique en assouplissant les règles d'assemblages des communautés végétales liées à l'hypothèse de la limite à la similarité citée plus haut. Pour autant, le rôle de l'hétérogénéité du sol dans la régulation de la végétation reste encore peu testé expérimentalement et constitue un champ de recherche prioritaire aujourd'hui.

### 5.3. Effets de la végétation sur le fonctionnement du sol

#### 5.3.1. Cycles biogéochimiques

En tant que producteurs primaires, les plantes sont à l'origine de la transformation du carbone atmosphérique en composés organiques permettant la construction de biomasse vivante. Elles sont également impliquées dans l'acquisition et l'incorporation de nombreux éléments minéraux du sol (principalement azote, phosphore et potassium) dans la biomasse vivante et sont ainsi un moteur clé de leurs cycles biogéochimiques (voir chapitre 3 « Biodiversité et fonctionnement écologique des sols »). Elles participent enfin aux transferts d'eau entre les sols et l'atmosphère (voir dans la même collection l'ouvrage *Les sols au cœur de la zone critique : circulation de l'eau et qualité de l'eau*). Dans cette partie, nous aborderons plus particulièrement l'impact des plantes sur les cycles de trois éléments majeurs dans le sol, le carbone, l'azote et l'eau.

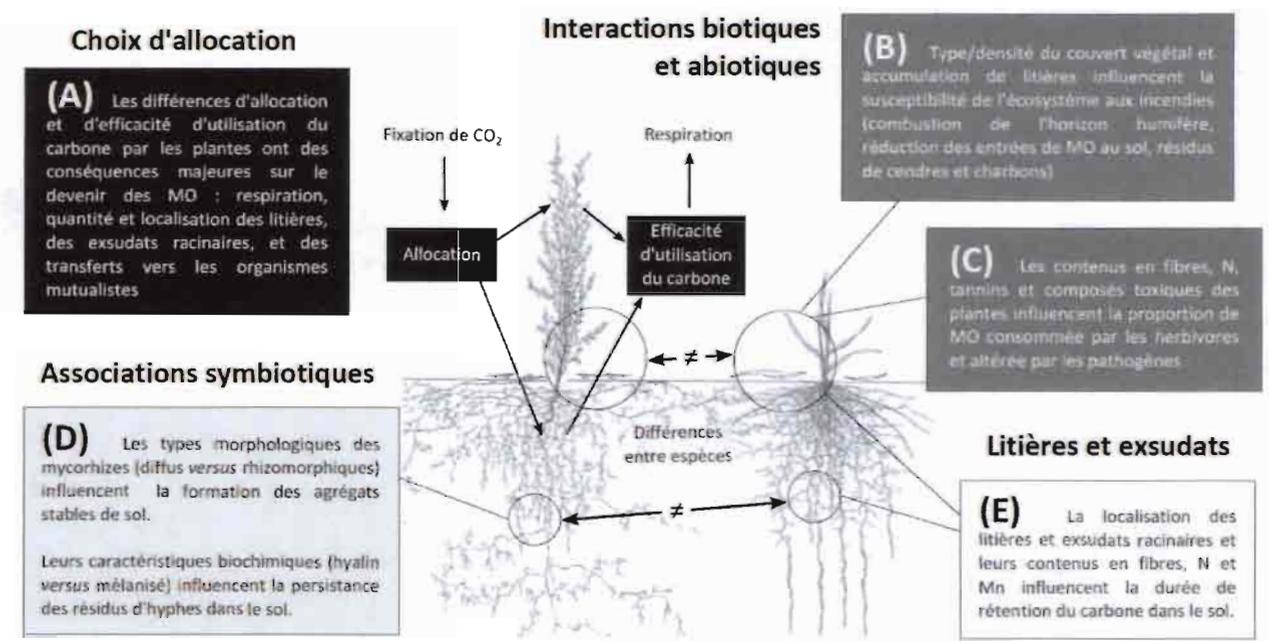
### 5.3.1.1. Influence sur le cycle du carbone dans le sol

Une fois synthétisés par la plante, les composés organiques carbonés peuvent servir à son métabolisme induisant un retour du carbone à l'atmosphère par la respiration. Le carbone fixé peut également être incorporé dans les tissus des différents organes de la plante, être exsudé par les racines des plantes (voir chapitre 4 « Interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère ») vers le microbiote rhizosphérique, y compris les organismes mutualistes (par exemple champignons mycorhiziens, bactéries fixatrices d'azote). L'efficacité d'utilisation du carbone (*carbone use efficiency*) par la plante, c'est-à-dire le rapport entre le carbone alloué à la croissance (ou exsudé, transféré au microbiote rhizosphérique) et le carbone total fixé par les plantes (le reste étant respiré), varie fortement entre plantes et écosystèmes [VAN 94]. Elle détermine la part du carbone fixé ayant à terme un impact sur le devenir du carbone dans le sol à travers une des voies décrites ci-dessous (voir figure 5.3 (A)).

Le carbone ayant intégré la biomasse végétale peut suivre cinq voies principales : consommation par des organismes herbivores, combustion, exsudation vers le microbiote rhizosphérique, transferts aux organismes mutualistes, et entrée dans le compartiment détritique du sol sous forme de matières organiques mortes. La voie prise par le carbone organique dépend fortement de la présence et de l'identité des organismes présents dans l'écosystème (par exemple herbivores, pathogènes) et des perturbations abiotiques (par exemple incendie, gel, glissement de terrain), mais il est avant tout déterminé par la composition de la végétation. En effet, il existe une grande diversité d'espèces de plantes et leurs traits fonctionnels déterminent dans une large mesure leur susceptibilité à subir, résister ou éviter tout ou partie de ces influences extérieures (voir figures 5.3 (B) et (C)).

Les traits fonctionnels des plantes contrôlent par exemple en partie la prédisposition des plantes à limiter ou encourager les départs d'incendies et leur intensité [COR 09] (voir figure 5.3 (B)). Les incendies brûlent en moyenne 4 % de la production primaire des écosystèmes terrestres et ont des effets majeurs sur les stocks de carbone du sol (horizons organiques, litières). Les cendres et les charbons de bois retournés au sol sont également influencés par les traits fonctionnels des plantes brûlées et ont de multiples effets sur les propriétés physico-chimiques et les communautés du sol [DEM 01].

La proportion de production primaire des écosystèmes terrestres consommée par les herbivores varie de 0,1 à 75 % [CEB 04] pour une moyenne située autour de 10-15 %. Pour se prémunir contre la large gamme d'herbivores et de pathogènes qu'elles côtoient, les plantes recourent plus ou moins fortement à diverses stratégies de défense (toxicité, défenses physiques, qualité nutritionnelle, etc.). Or, ces défenses des plantes impactent fortement le cycle du carbone dans les écosystèmes en contrôlant notamment la quantité et les formes de carbone (plus ou moins récalcitrantes) retournées au sol sous forme de fèces ou de détritiques végétaux [BAR 03] (voir figure 5.3 (C)).



**Figure 5.3.** Les différences de traits fonctionnels et de cortège d'associations mutualistes entre espèces végétales influencent les entrées et le devenir du carbone dans le sol

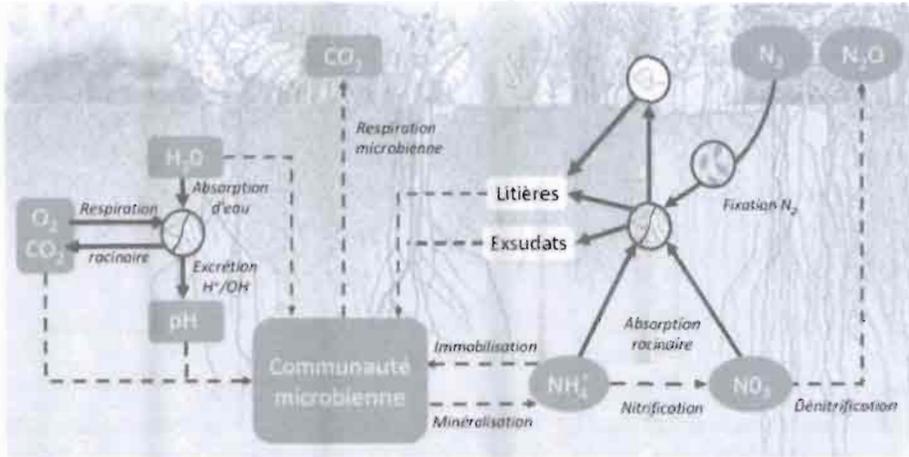
La proportion de carbone transféré par les plantes aux organismes mutualistes ou exsudé par leurs racines vers le microbiote rhizosphérique représenterait environ 11 % du carbone fixé par les plantes [JON 09], mais cette moyenne varie également fortement entre espèces et peut augmenter en conditions de limitation en nutriments du sol [VAN 94]. La composition chimique des exsudats racinaires, qui conditionne la composition du microbiote rhizosphérique, ainsi que le type et l'intensité des associations mycorhiziennes varient également entre espèces et selon les conditions du milieu [SOU 15]. Alors que les effets des différences de composition des exsudats racinaires sur le devenir du carbone du sol sont encore mal connus, on sait aujourd'hui que les différences d'associations mycorhiziennes influencent fortement les transferts de carbone vers les hyphes mycéliens et leur devenir dans le sol [CLE 15] (voir figure 5.3 (D)). Par exemple, les racines colonisées par des ectomycorhizes, ainsi que les hyphes mycéliens ecto- et endomycorhiziens se décomposent plus lentement que les racines non mycorhizées [LAN 06]. De même, les hyphes mycorhiziens présentant des composés mélanisés semblent augmenter la persistance des composés carbonés d'origine fongique dans le sol [FER 15].

Une grande partie de la production primaire des écosystèmes terrestres se retrouve dans le compartiment détritique (*detrital compartment*) du sol (> 70 % pour la grande majorité des écosystèmes [CEB 04]). D'un écosystème à l'autre, la diversité des traits fonctionnels des plantes induit de grandes différences de composition physico-chimique des litières avec des effets majeurs sur le cycle du carbone (voir figure 5.3 (E)). À titre d'exemple, la teneur en lignine et autres fibres non hydrolysables influence positivement la taille du pool de matières organiques du sol non dégradées à court terme et augmente la durée de rétention du carbone dans le sol. À l'inverse, à travers la formation de manganèse peroxydase, le contenu en manganèse des litières stimule la dégradation de la lignine et limite la durée de rétention du carbone dans le sol [KEI 15]. De fortes teneurs en azote accélèrent quant à elles la cinétique initiale de décomposition tout en inhibant la formation de manganèse peroxydase et la décomposition d'une partie des matières organiques [BER 14]. Enfin, les racines, qui contribuent pour un tiers des entrées de litières en milieu prairial et la moitié en milieu forestier, se dégradent globalement 30 % plus lentement que les litières de feuilles [FRE 13], et cette différence s'accroît avec la profondeur des apports de matières organiques racinaires.

### 5.3.1.2. Influence sur le cycle de l'azote dans le sol

Les espèces végétales influencent directement les entrées d'azote dans le sol *via* les apports de litières aériennes et racinaires, les exsudats racinaires et par la capacité des espèces fixatrices d'azote à réduire l'azote atmosphérique en azote assimilable par les plantes (voir figure 5.4). De par leur capacité d'absorption de l'azote, pour lequel elles sont en compétition avec les communautés microbiennes, elles contrôlent également la disponibilité en nitrate, ammonium et acides aminés du sol. S'ajoute à

cela une série d'effets indirects ; les plantes, et principalement les racines, modifient leur environnement abiotique (température, humidité, pression d'oxygène, pH) et biotique en libérant dans la rhizosphère des exsudats, composés riches en énergie qui alimentent un microbiote particulier (voir chapitre 4 « Interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère »). Elles contrôlent en particulier l'abondance, la diversité et l'activité des micro-organismes impliqués dans les processus de minéralisation, nitrification, dénitrification et le lessivage.



**Figure 5.4.** Rôle des plantes dans le cycle de l'azote dans les sols

La vitesse de *minéralisation* de l'azote varie en fonction des espèces ([FOR 09] et [ORW 10]), en lien avec des changements des conditions abiotiques induites par ces espèces, de la disponibilité en carbone issu de l'exsudation racinaire, mais surtout de la qualité de la litière. Des schémas conceptuels [WAR 04] et des expérimentations ont en effet montré que les espèces de milieux fertiles, à forte vitesse de croissance, renouvellent leurs tissus rapidement et produisent des litières riches en azote et facilement dégradables qui favorisent l'activité microbienne et la minéralisation de l'azote et conduisent *in fine* à une plus forte disponibilité en azote minéral [ORW 10]. Par ailleurs, la vitesse de minéralisation de l'azote est plus importante sous un couvert de légumineuses que sous des graminées [FOR 09] qui ont généralement de plus faibles teneurs en azote.

La *nitrification* peut être soit inhibée soit stimulée dans la rhizosphère [PHI 09]. Ce processus, assuré par les bactéries chimiolithotrophes (*chemiolithotrophs*) qui utilisent pour substrat l'ammonium et le  $\text{CO}_2$  comme seule source de carbone, est influencé indirectement par les espèces végétales. Celles-ci modulent la disponibilité en ammonium par trois mécanismes principaux. L'exsudation racinaire stimule d'une

part le développement et l'activité de la communauté microbienne, laquelle immobilise l'ammonium et limite ainsi sa disponibilité pour les bactéries nitrifiantes. D'autre part, lorsque l'absorption d'ammonium par les racines est supérieure à la production par minéralisation, des zones de déplétion en ammonium se créent où la nitrification est limitée. Enfin, les racines de certaines espèces utilisant l'ammonium comme principale source d'azote libèrent dans le sol des inhibiteurs de la nitrification [SUB 09]. Des travaux récents ont montré que la vitesse de nitrification est corrélée négativement à la proportion de graminées et positivement à la proportion de légumineuses des communautés végétales [LER 13]. La présence de légumineuses augmente en effet la disponibilité en ammonium [MAL 90], car celles-ci prélèvent peu l'azote minéral du sol ; de plus elles ont des tissus riches en azote qui enrichissent le sol en azote lors de la décomposition.

La *dénitrification*, processus assuré par la microflore hétérotrophe anaérobie facultative, est généralement stimulée par la présence de racines [GRI 13, PHI 09]. La consommation d'oxygène par les racines et le microbiote associé contribue en effet à créer des conditions anoxiques favorables à la dénitrification. L'absorption de nitrates par les racines peut également réduire la disponibilité en nitrates pour les bactéries dénitrifiantes. La présence d'espèces ayant de fortes densités de racines fines, comme les graminées, permettrait de réduire les émissions de  $N_2O$  [ABA 14].

*Lessivage (leaching)* : dans les communautés végétales, la coexistence d'espèces ayant des architectures et des morphologies racinaires contrastées permettrait une meilleure acquisition du nitrate sur tout le profil de sol et pourrait limiter les pertes de nitrates par lessivage [GRI 13].

### 5.3.1.3. Influence sur la teneur en eau du sol

À un instant donné, la quantité d'eau présente dans le sol est fonction du bilan entre les précipitations, l'évapotranspiration réelle (qui dépend de la couverture végétale), du ruissellement des eaux de surface et de l'infiltration de l'eau dans le sol. Généralement, le contenu en matières organiques du sol (largement contrôlé par les apports de litières végétales) favorise l'infiltration de l'eau dans le sol. Il a également été montré qu'un chevelu racinaire (*root network*) dense et profond, avec un turnover rapide, permettait la formation de galeries et une meilleure infiltration de l'eau dans le sol [GYS 05] alors que l'importance relative du ruissellement de surface dépendait plus largement de l'architecture aérienne et de la production de litière. Pour les deux autres termes du bilan, en considérant que l'évapotranspiration réelle pendant un intervalle de temps  $\Delta t$  est la somme de l'évaporation directe et de l'absorption d'eau par le couvert végétal, on peut écrire un bilan hydrique simplifié de la façon suivante :

$$S_{t+1} = \min[S_t + P_{\Delta t} - E_{\Delta t} - A_{\Delta t}, CC] \quad [5.1]$$

dans lequel  $S_{t+1}$  et  $S_t$  correspondent aux stocks d'eau présents dans le sol aux temps  $t+1$  et  $t$ , respectivement,  $P_{\Delta t}$ ,  $E_{\Delta t}$  et  $A_{\Delta t}$  correspondent aux précipitations, à l'évaporation du sol et à l'absorption d'eau par les plantes sur l'intervalle de temps  $\Delta t$ , alors que CC représente la capacité au champ. Selon l'équation 5.1, la diminution de la quantité d'eau présente dans un sol après un événement pluvieux dépend donc de  $E_{\Delta t}$  et  $A_{\Delta t}$  (voir aussi [EVI 03]).  $E_{\Delta t}$  dépend fortement du rayonnement reçu par unité de surface de sol, excepté après une pluie lorsque l'eau interceptée par la végétation est évaporée directement.  $E_{\Delta t}$  est inversement proportionnelle à la surface totale de feuilles de la végétation par unité de surface de sol [SCH 96] et à l'accumulation de litière [EVI 03].

La quantité d'eau prélevée sur l'ensemble du profil racinaire ( $A_{\Delta t}$ ) est souvent subdivisée en quantités d'eau prélevées par strate de profondeur et peut s'écrire comme la somme des absorptions dans chacune des strates. La profondeur d'enracinement, la distribution verticale des racines ainsi que leurs caractéristiques morpho-anatomiques affectent les réserves en eau du sol dans les différentes strates concernées [GAR 13]. Les propriétés hydrauliques du système sol-plante et le potentiel hydrique des plantes affectent également les réserves en eau du sol, au-delà des effets de taille liés à la biomasse et à la longueur des racines [EVI 03, GAR 13]. Finalement, la phénologie des plantes a un impact évident sur les variations temporelles de l'absorption d'eau : par exemple, une espèce qui boucle son cycle de vie au printemps aura très peu d'influence sur les réserves d'eau en été, excepté dans le cas où aucune pluie ne viendrait reconstituer les réserves du sol [GRO 08].

### 5.3.2. Macrostructure et agrégation

La structure physique du sol est influencée par de nombreux facteurs abiotiques comme la texture et la minéralogie, le climat et les perturbations [SIX 04]. Toutefois les facteurs biotiques, et la végétation en particulier, exercent également des effets directs et indirects majeurs sur les entrées de matières organiques au sol, la porosité du sol, l'agrégation des particules de sols et la cohésion du sol dans son ensemble. L'importance de ces effets est fonction de la composition et de la pérennité des communautés végétales.

Les racines des plantes lorsqu'elles se décomposent laissent dans le sol des micro- et macro-galeries qui améliorent la circulation de l'eau et de l'air. L'architecture et le diamètre moyen des racines sont donc deux traits qui influencent la porosité des sols. Les espèces ligneuses (*woody species*) à systèmes racinaires pivotants (*taproots*) améliorent la porosité du sol de façon plus efficace que des graminées à systèmes racinaires fasciculés [GYS 05].

Les plantes contribuent également à la formation et au maintien d'agrégats stables (matières organiques protégées de la dégradation) de sol par l'intermédiaire de leurs parties aériennes (et l'accumulation de litières) qui atténuent l'impact des gouttes de pluie sur l'éclatement des agrégats [LEB 05], mais surtout par l'intermédiaire de leurs racines fines et des associations mycorrhiziennes.

De fortes densités de racines fines et d'hyphes mycéliens améliorent la stabilité des agrégats [GOU 16] par différents mécanismes :

- une augmentation de la production d'exsudats racinaires, tels que les polysaccharides qui jouent le rôle de colle entre les particules du sol ;
- un meilleur piégeage des particules de sol facilité par l'enchevêtrement des racines et des hyphes ;
- une augmentation des alternances de cycles humectation-dessiccation du sol en relation avec l'acquisition de l'eau par les racines ;
- la libération lors de la décomposition de composés améliorant la stabilité des agrégats, tels que l'hémicellulose, la subérine ou les composés phénoliques [RIL 15, SIX 04].

Ces processus varient entre espèces végétales mais également entre types de champignons mycorrhiziens associés [RIL 15]. Les hyphes à morphologie diffuse, favorisant les interactions sol-hyphes, auraient un impact plus important sur la formation des agrégats de sol que les hyphes de type rhizomorphique [FER 15].

En termes d'amélioration de la cohésion générale du sol, les couverts de graminées semblent avoir les effets les plus forts, et ceux de légumineuses les plus faibles [GOU 16]. L'efficacité des graminées est associée à une plus forte densité racinaire et à la présence de racines fines capables de libérer de nombreux exsudats. En revanche, les racines des légumineuses améliorent la conductivité hydraulique et la résistance au cisaillement du sol et donc la stabilité des pentes [GOU 16].

### **5.3.3. Relations avec la biodiversité du sol**

Les communautés végétales sont à la base des interactions trophiques des écosystèmes. Généralement, les effets des plantes sur les communautés d'organismes du sol varient selon leur production primaire (notamment les quantités et compositions de litières et d'exsudats produits) ainsi que par leurs traits fonctionnels [WAR 04]. Ces caractéristiques, variables entre espèces de plantes, influencent l'abondance, l'activité et la diversité des consommateurs primaires et secondaires du sol, de leurs symbiontes, ainsi que celles des organismes décomposeurs (voir revue de [DED 05]). Il a par exemple été montré que différentes espèces de plantes diffèrent dans la composition microbienne de leurs rhizosphères, avec des conséquences sur l'abondance des communautés microbiennes dans le sol et de leurs prédateurs [BAR 10].

Plus généralement, la diversité des communautés végétales semble être à l'origine d'une plus grande hétérogénéité spatiale et temporelle des propriétés des sols (à de multiples échelles) et favorise ainsi une plus grande biodiversité de la micro et macrofaune souterraine [WAR 04]. Ces effets positifs de la biodiversité des plantes ne sont cependant pas toujours observés, ce qui pourrait s'expliquer par l'existence

de l'effet prédominant de certaines espèces de plantes plutôt que d'un effet de la diversité des plantes elle-même. Il semblerait également que les effets positifs attendus de la diversité des plantes sur la diversité des organismes du sol soient découplés dans le temps, la colonisation des sols par les organismes souterrains étant largement retardée en regard de celle des plantes de par leur faible taille et mobilité [DED 05]. Le rôle joué par les plantes dans la biodiversité et l'activité des communautés du sol, mais également le rôle réciproque des communautés microbiennes sur la diversité des plantes [VAN 08], est aujourd'hui un champ de recherche prioritaire (voir chapitre 4 « Interactions plantes/micro-organismes dans la rhizosphère »).

#### 5.4. Conclusion

Nous avons montré ici, dans les grandes lignes, comment le sol jouait un rôle prépondérant sur la structuration des communautés végétales et la modulation des caractéristiques fonctionnelles des plantes. Aujourd'hui, nous connaissons de mieux en mieux l'ensemble des paramètres du sol et du climat qui contribuent à déterminer l'assemblage des espèces végétales dans les différents biomes terrestres. Cependant, les modèles théoriques actuels n'atteignent pas une précision suffisante pour prédire comment l'ensemble des paramètres du sol et du climat combinés peuvent être intégrés par une plante de manière à favoriser son établissement, sa survie et sa reproduction dans un écosystème. À cela se rajoute la difficulté de modéliser les interactions positives et négatives qui se manifestent entre les différentes plantes présentes dans l'écosystème. L'amélioration des prédictions passe par une avancée des connaissances sur de nombreux volets relatifs aux interactions sol-plante (voir tableau 5.2).

Verrous
Quelles sont les variables édaphiques clés à prendre en compte pour prédire l'assemblage et la structure des communautés de plantes ? Comment différentes espèces de plantes intègrent-elles et répondent-elles à de multiples paramètres abiotiques ?
Comment le résultat des interactions positives et négatives entre plantes varie-t-il sous l'effet de paramètres abiotiques ?
Quelle est la part relative des effets biotiques et abiotiques sur les différentes propriétés du sol ?
Comment la variation des caractéristiques fonctionnelles des plantes, notamment racinaires, influe-t-elle sur les différentes fonctions des sols ? Comment les composés apportés au sol par les plantes interagissent-ils avec les organismes et les propriétés physico-chimiques des sols pour déterminer le devenir des éléments (par exemple carbone, azote, phosphore) ?

**Tableau 5.2.** Quelques exemples de verrous à lever pour la compréhension de : i) la réponse des plantes aux variations de conditions du sol et ii) les effets des plantes sur le fonctionnement du sol

Nous avons également abordé dans ce chapitre les multiples manières dont les plantes, par l'intermédiaire de leurs caractéristiques fonctionnelles variées, modulaient les cycles biogéochimiques dans les écosystèmes et influençaient certaines propriétés clés des sols. Bien que l'influence des plantes sur les cycles des éléments majeurs (carbone, azote, phosphore, eau, etc.) semble de mieux en mieux comprise et prédite par les modèles, on commence aujourd'hui seulement à comprendre comment l'interaction entre les caractéristiques fonctionnelles des plantes, des organismes vivants du sol, et les propriétés physico-chimiques des sols modulent ces cycles. De même que l'on a pu identifier des effets précis des plantes sur la formation des sols, des horizons organiques en particulier, la gamme des effets induits par la variabilité et la diversité des caractéristiques fonctionnelles des plantes reste à établir (voir tableau 5.2).

La conséquence directe du rôle joué par le sol sur l'assemblage des plantes, et du rôle des plantes sur le fonctionnement des sols est l'existence omniprésente d'interactions entre les plantes et les sols au travers de boucles de rétroaction. Ces ensembles sol-plante dynamiques sont en constante évolution, spatialement et temporellement – à de multiples échelles simultanément – et atteignent parfois des états dits « stables » (ou semi-stables) qui leur permettent de perdurer sans changement majeur pendant de longues périodes. Cependant, dans ce contexte, des changements de conditions environnementales peuvent faire évoluer les écosystèmes – plus ou moins rapidement – vers de nouveaux états, avec de nombreuses conséquences pour les communautés végétales et le fonctionnement des sols [SCH 12].

Enfin, malgré l'attention portée ici au couple sol-plante, l'approche fonctionnelle des écosystèmes ne peut être restreinte à ces deux entités et doit prendre en considération les rôles clés joués par les autres organismes vivants composant les écosystèmes. De nombreux aspects des relations entre la microfaune et la macrofaune du sol, le microbiote, les plantes, et le fonctionnement du sol sont notamment abordés dans d'autres chapitres de cet ouvrage (chapitres 3, 4 et 6), et certaines synthèses ont pu montrer la complexité de ces relations multipartites (par exemple [DED 05, VAN 08]).

## 5.5. Bibliographie

- [ABA 14] ABALOS D., DE DEYN G.B., KUYPER T.W., VAN GROENIGEN J.W., « Plant species identity surpasses species richness as a key driver of N<sub>2</sub>O emissions from grassland », *Global Change Biology*, n° 20, p. 265-275, 2014.
- [ASH 10] ASHTON I.W., MILLER A.E., BOWMAN W.D., SUDING K.N., « Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms », *Ecology*, n° 91, p. 3252-3260, 2010.

- [BAR 03] BARDGETT R.D., WARDLE D.A., « Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities », *Ecology*, n° 84, p. 2258-2268, 2003.
- [BAR 05] BARDGETT R.D., BOWMAN W.D., KAUFMANN R., SCHMIDT S.K., « A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 20, p. 634-641, 2005.
- [BAR 10] BARDGETT R.D., WARDLE D.A., *Aboveground–Belowground Linkages : Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*, Oxford University Press, Oxford, 2010.
- [BER 14] BERG B., « Decomposition patterns for foliar litter – A theory for influencing factors », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 78, p. 222-232, 2014.
- [BER 12] BERNARD-VERDIER M., NAVAS M.L., VELLEND M., VIOLLE C., FAYOLLE A., GARNIER E., « Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland », *Journal of Ecology*, n° 100, p. 1422-1433, 2012.
- [CEB 04] CEBRIAN J., LARTIGUE J., « Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems », *Ecological Monographs*, n° 74, p. 237-259, 2004.
- [CHA 11] CHAPIN F.S.I., MATSON P.A., VITOUSEK, P.M., *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, 2<sup>e</sup> édition, Springer, New York, 2011.
- [CLE 15] CLEMMENSEN K.E., FINLAY R.D., DAHLBERG A., STENLID J., WARDLE D.A., LINDAHL B.D., « Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests », *New Phytologist*, n° 205, p. 1525-1536, 2015.
- [COR 09] CORNWELL W.K., CORNELISSEN J.H.C., ALLISON S.D., BAUHUS J., EGGLETON P., PRESTON C.M., SCARFF F., WEEDON J.T. *et al.*, « Plant traits and wood fates across the globe : rotted, burned, or consumed ? », *Global Change Biology*, n° 15, p. 2431-2449, 2009.
- [DED 05] DE DEYN G.B., VAN DER PUTTEN W.H., « Linking aboveground and belowground diversity », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 20, p. 625-633, 2005.
- [DEL 16] DELHAYE G., VIOLLE C., SÉLECK M., ILUNGA WA ILUNGA E., DAUBIE I., MAHY G., MEERTS P., « Community variation in plant traits along copper and cobalt gradients », *Journal of Vegetation Science*, n° 27, p. 854-864, 2016.
- [DEM 01] DEMEYER A., VOUNDI NKANA J.C., VERLOO M.G., « Characteristics of wood ash and influence on soil properties and nutrient uptake : an overview », *Bioresource Technology*, n° 77, p. 287-295, 2001.

- [DIA 75] DIAMOND J.M., « Assembly of species communities », dans M.L. CODY, J.M. DIAMOND (DIR.), *Ecology and Evolution of Communities*, p. 342-444, Belknap Press, Cambridge, 1975.
- [EPS 05] EPSTEIN E., BLOOM A.J., *Mineral Nutrition of Plants : Principles and Perspectives*, 2<sup>e</sup> édition, Sinauer Associates, Sunderland, 2005.
- [EVI 03] EVINER V.T., CHAPIN F.S.I., « Functional matrix : A conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystems », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, n° 34, p. 455-485, 2003.
- [FER 15] FERNANDEZ C.W., KENNEDY P.G., « Moving beyond the black-box : fungal traits, community structure, and carbon sequestration in forest soils », *New Phytologist*, n° 205, p. 1378-1380, 2015.
- [FOR 09] FORNARA D.A., TILMAN D., HOBBIE S.E., « Linkages between plant functional composition, fine root processes and potential soil N mineralization rates », *Journal of Ecology*, n° 97, p. 48-56, 2009.
- [FRE 13] FRESCHET G.T., CORNWELL W.K., WARDLE D.A., ELUMEEVA T.G., LIU W., JACKSON B.G., ONIPCHENKO V.G., SOUDZILOVSKAIA N.A. *et al.*, « Linking litter decomposition of above and belowground organs to plant-soil feedbacks worldwide », *Journal of Ecology*, n° 101, p. 943-952, 2013.
- [FRE 14] FRESCHET G.T., ÖSTLUND L., KICHENIN E., WARDLE D.A., « Aboveground and belowground legacies of native Sami land-use on boreal forest in northern Sweden 100 years after abandonment », *Ecology*, n° 95, p. 963-977, 2014.
- [GAR 99] GARDNER C.M., LARYEA K.B., UNGER P.W., Soil Physical Constraints to Plant Growth and Crop Production, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 1999.
- [GAR 13] GARNIER E., NAVAS M.L., *Diversité fonctionnelle des plantes. Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes*, De Boeck, Bruxelles, 2013.
- [GOU 16] GOULD I.J., QUINTON J.N., WEIGELT A., DE DEYN G.B., BARDGETT R.D., « Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands », *Ecology Letters*, n° 19, p. 1140-1149, 2016.
- [GRI 13] GRIGULIS K., LAVOREL S., KRAINER U., LEGAY N., BAXENDALE C., DUMONT M., KASTL E., ARNOLDI C. *et al.*, « Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services », *Journal of Ecology*, n° 101, p. 47-57, 2013.
- [GRO 08] GROSS N., ROBSON T.M., LAVOREL S., ALBERT C., LE BAGOUSSE-PINGUET Y., GUILLEMIN R., « Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture », *New Phytologist*, n° 180, p. 652-662, 2008.

- [GYS 05] GYSSELS G., POESEN J., BOCHET E., LI Y., « Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water : a review », *Progress in Physical Geography*, n° 29, p. 189-217, 2005.
- [HAR 07] HARPOLE W.S., TILMAN D., « Grassland species loss resulting from reduced niche dimension », *Nature*, n° 446, p. 791-793, 2007.
- [HOD 04] HODGE A., « The plastic plant : root responses to heterogeneous supplies of nutrients », *New Phytologist*, n° 162, p. 9-24, 2004.
- [JON 09] JONES D.L., NGUYEN C., FINLAY R.D., « Carbon flow in the rhizosphere : carbon trading at the soil-root interface », *Plant and Soil*, n° 321, p. 5-33, 2009.
- [KEI 15] KEILUWEIT M., NICO P., HARMON M.E., MAO J., PETT-RIDGE J., KLEBER M., « Long-term litter decomposition controlled by manganese redox cycling », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, n° 112, p. e5253-e5260, 2015.
- [LAN 06] LANGLEY J.A., CHAPMAN S.K., HUNGATE B.A., « Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition : the post-mortem fungal legacy », *Ecology Letters*, n° 9, p. 955-959, 2006.
- [LEB 05] LE BISSONNAIS Y., CERDAN O., LECOMTE V., BENKHADRA H., SOUCHÈRE V., MARTIN P., « Variability of soil surface characteristics influencing runoff and interrill erosion », *CATENA*, n° 62, p. 111-124, 2005.
- [LER 13] LE ROUX X., SCHMID B., POLY F., BARNARD R.L., NIKLAUS P.A., GUILLAUMAUD N., HABEKOST M., OELMANN Y. *et al.*, « Soil environmental conditions and microbial build-up mediate the effect of plant diversity on soil nitrifying and denitrifying enzyme activities in temperate grasslands », *PLoS ONE*, n° 8, p. e61069, 2013.
- [MAC 67] MACARTHUR R., LEVINS R., « The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species », *The American Naturalist*, n° 101, p. 377-385, 1967.
- [MAL 90] MALLARINO A.P., WEDIN W.F., « Effect of species and proportion of legume on herbage yield and nitrogen concentration of legume-grass mixtures », *Grass and Forage Science*, n° 45, p. 393-402, 1990.
- [ORW 10] ORWIN K.H., BUCKLAND S.M., JOHNSON D., TURNER B.L., SMART S., OAKLEY S., BARDGETT R.D., « Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland », *Journal of Ecology*, n° 98, p. 1074-1083, 2010.
- [PHI 09] PHILIPPOT L., HALLIN S., BÖRJESSON G., BAGGS E.M., « Biochemical cycling in the rhizosphere having an impact on global change », *Plant and Soil*, n° 321, p. 61-81, 2009.

- [PRE 92] PRENTICE I.C., CRAMER W., HARRISON S.P., LEEMANS R., MONSERUD R.A., SOLOMON A.M., « A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate », *Journal of Biogeography*, n° 19, p. 117-134, 1992.
- [RIL 15] RILLIG M.C., AGUILAR-TRIGUEROS C.A., BERGMANN J., VERBRUGGEN E., VERESOGLOU S.D., LEHMANN A., « Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation », *New Phytologist*, n° 205, p. 1385-1388, 2015.
- [SCH 12] SCHEFFER M., HIROTA M., HOLMGREN M., VAN NES E.H., CHAPIN F.S., « Thresholds for boreal biome transitions », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, n° 109, p. 21384-21389, 2012.
- [SCH 96] SCHULZE E.D., LEUNING R., KELLIHER F.M., « Environmental regulation of surface conductance for evaporation from vegetation », dans T. HIROSE, B.H. WALKER (DIR.), *Global change and terrestrial ecosystems in monsoon Asia*, p. 79-87, Springer Netherlands, Dordrecht, 1996.
- [SIX 04] SIX J., BOSSUYT H., DEGRYZE S., DENEK K., « A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics », *Soil and Tillage Research*, n° 79, p. 7-31, 2004.
- [SOU 15] SOUDZILOVSKAIA N.A., DOUMA J.C., AKHMETZHANOVA A.A., VAN BODEGOM P.M., CORNWELL W.K., MOENS E.J., TRESEDER K.K., TIBBETT M. *et al.*, « Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry », *Global Ecology and Biogeography*, n° 24, p. 79-87, 371-382, 2015.
- [SUB 09] SUBBARAO G.V., NAKAHARA K., HURTADO M.P., ONO H., MORETA D.E., SALCEDO A.F., YOSHIHASHI A.T., ISHIKAWA T. *et al.*, « Evidence for biological nitrification inhibition in *Brachiaria* pastures », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, n° 106, p. 17302-17307, 2009.
- [VAN 08] VAN DER HEIJDEN M.G.A., BARDGETT R.D., VAN STRAALEN N.M., « The unseen majority : soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems », *Ecology Letters*, n° 11, p. 296-310, 2008.
- [VAN 94] VAN DER WERF A., POORTER H., LAMBERS H., « Respiration as dependent on a species' inherent growth rate and on the nitrogen supply to the plant », dans J. ROY, E. GARNIER (DIR.), *A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen Interactions*, p. 83-103, SPB Academic Publishing, La Haye, 1994.
- [WAL 15] WALDER F., BRULÉ D., KOEGEL S., WIEMKEN A., BOLLER T., COURTY P.E., « Plant phosphorus acquisition in a common mycorrhizal network : regulation of phosphate transporter genes of the Pht1 family in sorghum and flax », *New Phytologist*, n° 205, p. 1632-1645, 2015.

- [WAR 04] WARDLE D.A., BARDGETT R.D., KLIRONOMOS J.N., SETALA H., VAN DER PUTTEN W.H., WALL D.H., « Ecological linkages between aboveground and belowground biota », *Science*, n° 304, p. 1629-1633, 2004.
- [WEI 11] WEIHER E., FREUND D., BUNTON T., STEFANSKI A., LEE T., BENTIVENGA S., « Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory », *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, n° 366, p. 2403-2413, 2011.

À ces trois groupes, il convient également d'ajouter la mégafaune (*megafauna*), représentée, entre autres, par les vertébrés (taupes, etc.).

La classification de la faune du sol par groupe de taille peut parfois sembler arbitraire : un ver de terre pourra par exemple faire partie de la mésofaune à un stade juvénile puis passer dans la macrofaune à l'âge adulte. Cette classification est donc avant tout « une collection d'individus presque semblables » ; et les outils pour les observer sont de fait différents : microscope pour la microfaune, loupe pour la mésofaune et œil nu pour la macrofaune. Mais la logique n'est pas uniquement opérationnelle car la classification par taille repose sur le paradigme suivant : la fonction est liée à la taille. Il apparaît en effet évident qu'un ver de terre n'agira pas du tout aux mêmes échelles de temps et d'espace qu'une amibe ! Cette classification a d'ailleurs souvent été reprise pour définir des catégories écologiques et des guildes (*guilds*). Une guilda désigne un groupe d'espèces écologiquement voisines qui occupent un même habitat dont elles exploitent en commun les ressources disponibles. Ainsi la guilda des ingénieurs de l'écosystème (voir chapitre 2 « Diversité des mécanismes impliqués dans les interactions écologiques du sol ») apparaît forcément issue de la macrofaune, car elle serait seule capable, du fait de sa taille, de modifier les propriétés physiques du sol, les autres décomposeurs ne permettant qu'une modification des propriétés chimiques du sol à travers leur consommation directe de matières organiques ou indirecte d'autres organismes décomposeurs [BRU 98]. Le cas des insectes sociaux (fourmis et termites) est assez particulier car à l'échelle individuelle, ils feraient plutôt partie de la mésofaune ; mais écologiquement cette échelle n'a aucun sens, puisque les animaux agissent à l'échelle de leur société, et accomplissent alors un rôle d'ingénieur au moins équivalent à d'autres organismes issus de la macrofaune.

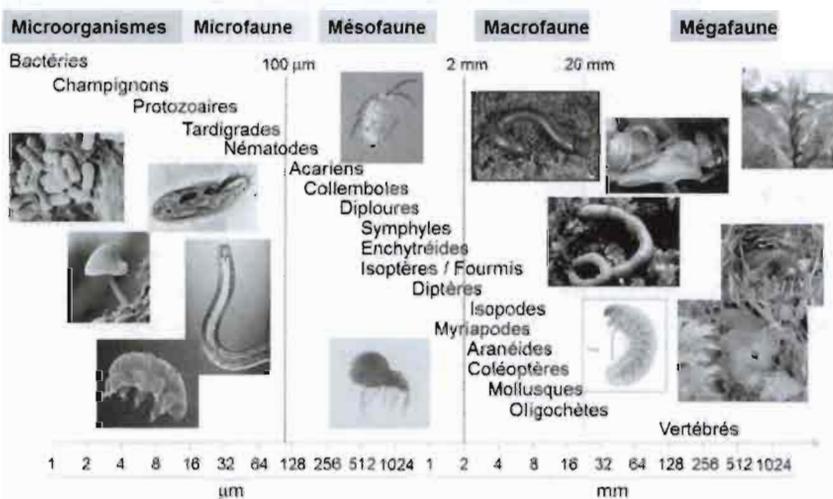


Figure 6.1. Les différentes classes de taille des organismes dans les sols

# La faune du sol : déterminants de la structure des communautés et impacts sur le fonctionnement du sol

---

Il est commun d'écrire que la biodiversité de la faune est extrêmement élevée dans les sols. Effectivement les sols, zone d'interface et d'échanges, constituent une ressource et un habitat pour de très nombreuses espèces qui, pour certaines, y vivent continuellement, et pour d'autres y effectuent au moins une partie de leur cycle de vie. Dans ce chapitre, nous insisterons dans un premier temps sur les éléments permettant de caractériser le plus finement possible cette biodiversité, pour ensuite, dans un second temps, nous intéresser aux effets de l'environnement abiotique et évoquer les interactions biotiques dans les sols. Dans un troisième temps, nous présenterons l'état des connaissances sur les relations diversité/fonctionnement, ce qui nous amènera à questionner l'utilisation de la faune comme indicateur de qualité des sols.

### 6.1. La faune du sol : classification et quantification

Si en France, on peut relever en moyenne plusieurs centaines de vers de terre par mètre carré de sol, on dénombre aussi quelques milliers de collemboles (*springtails*) et acariens (*mites*) et quelques millions de nématodes (*nematodes*) et protozoaires (*protozoa*) [CLU 12]. Il conviendrait d'ajouter, entre autres, les quelques milliers d'autres arthropodes appartenant à pratiquement tous les clades recensés sur Terre, de tardigrades (*tardigrad*), enchytréides (*enchytreids*) et mollusques, ainsi que les quelques millions de rotifères (*rotifers*). Mais l'objectif de la quantification de la biodiversité doit être précisé ; car est-ce tant le nombre, l'histoire évolutive ou la fonction dans le sol qui compte ? Tout dépend sans doute du point de vue adopté, et la mesure de la biodiversité devra porter sur ces différents critères.

Il apparaît donc nécessaire, d'une part de proposer des classifications qui apportent des réponses aussi bien taxonomiques que fonctionnelles pour la faune du sol, et d'autre part de valider finement les méthodes de quantification.

### 6.1.1. Vers une compréhension systémique du sol

La faune du sol est communément subdivisée en trois grands groupes en fonction de la taille des organismes : la microfaune (*microfauna*), la mésofaune (*mesofauna*) et la macrofaune (*macrofauna*) [COR 99] (voir figure 6.1).

La microfaune regroupe des individus ayant une taille inférieure à 0,1 mm. Les groupes dominants sont :

- les protozoaires, ciliés (*ciliates*), flagellés (*flagellates*) et amibes (*amibes*), se nourrissant surtout par ingestion de particules solides (bactéries, algues, autres protozoaires, champignons [*fungi*], débris organiques) ;
- les nématodes, petits vers de 100  $\mu\text{m}$  à 4 ou 5 mm de long, se nourrissant de bactéries, de champignons, d'autres nématodes ou du contenu des cellules végétales ;
- les rotifères, présents surtout dans les litières, les mousses et les lichens, se nourrissant d'algues unicellulaires et de bactéries ;
- les tardigrades se rencontrant surtout dans les mousses.

La mésofaune (largeur du corps allant de 0,1 à 2 mm) comprend essentiellement les micro-arthropodes, représentés majoritairement par les collemboles et acariens, et les enchytréides, vers oligochètes très abondants notamment dans les sols forestiers acides. Ils peuvent se mouvoir librement dans le réseau de macropores (*macropores*) du sol et de la litière (*litter*).

La macrofaune comprend des individus dont la largeur du corps (> 2 mm) est supérieure à la plupart des pores du sol. Ils vivent dans la litière ou creusent des galeries dans le sol. Ce sont essentiellement sous climats tempérés :

- les lombriciens, épigés, endogés ou anéciques ;
- les mollusques (limaces, escargots) ;
- les macro-arthropodes (insectes, myriapodes, isopodes, arachnides).

Si la microfaune est hydrobionte (*hydrobiont*), car elle vit dans l'eau du sol, les invertébrés de la mésofaune et de la macrofaune sont principalement hygrobiontes (*hygrobiont*) : ils possèdent un système respiratoire aérien mais sont dépendants d'une humidité élevée pour vivre ou nécessitent de l'eau à l'état libre dans leur milieu [LAV 01].

### 6.1.2. Vers une nécessaire description intragilde : exemple des microarthropodes du sol

La répartition des espèces au sein de guildes constitue sans aucun doute une première ébauche de classification fonctionnelle au niveau des sols qui a permis de réelles avancées en écologie des sols. À partir des connaissances acquises sur le comportement, notamment alimentaire, mais aussi sur d'autres caractéristiques écologiques et physiologiques des collemboles et acariens, il apparaît aujourd'hui possible de différencier des groupes fonctionnels plus précis, c'est-à-dire possédant une cohérence écologique. Ces groupes fonctionnels pourront ensuite être utiles pour établir des modèles de fonctionnement concernant les flux de matière et d'énergie au niveau des sols.

#### 6.1.2.1. Les guildes alimentaires pour comprendre les interactions

La question des guildes alimentaires a été particulièrement bien étudiée chez les acariens. Au contraire des collemboles, leur régime alimentaire apparaît très diversifié. Luxton a divisé le régime alimentaire des acariens du sol en quatre catégories :

- les macrophytophages (*macrophytophagous*) se nourrissant de feuilles de la litière et comprenant surtout les *Oribatida* et les *Gamasida Uropodida*, mais également les *Acaridida* ;

- les microphytophages (*microphytophagous*) se nourrissant de bactéries, champignons et algues, et appartenant à tous les groupes taxonomiques ;

- les prédateurs nourrissant de petits invertébrés, surtout des micro-arthropodes et des enchytréides, comprenant les *Gamasida* ou les *Actinedida* ;

- les panphytophages (*panphytophagous*) à la fois macrophytophages et microphytophages, comme certains *Acaridida* ou *Oribatida* [LUX 79]. Il existe des espèces microphytophages et prédatrices. On reconnaît aussi des espèces saprophages (*saprophagous*) qui se nourrissent de la microflore sénescence [MOO 88], mais aussi de plantes ou d'animaux en décomposition, donc associés à la microflore active [KRA 78]. Cependant, chez les *Oribatida*, la classification courante en trois guildes de phytophages (macrophytophages, microphytophages et panphytophages), est basée essentiellement sur la fonction qu'ils sont censés exercer dans leur milieu, à savoir la fragmentation de la litière. Or il est aujourd'hui clair que les *Oribatida* ont aussi une influence sur la décomposition de la matière organique à travers le « grazing » (broutage) des champignons microscopiques ou des bactéries. La classification selon les trois guildes citées précédemment n'est donc pas assez spécifique au regard de cette action sur la décomposition. Pour pallier cette lacune, une nouvelle classification, basée sur la capacité des *Oribatida* à digérer les tissus fongiques ou végétaux – c'est-à-dire la cellulose (composé majoritaire des parois des plantes), la chitine (composé rencontré dans les parois des cellules fongiques) et le tréhalose (composé présent dans le contenu cellulaire des cellules fongiques) – a été proposée [SIE 93]. Par ailleurs, il a été démontré, à partir

des rapports  $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$  dans une forêt allemande, que les 36 taxons d'*Oribatida* recensés pouvaient être classés en au moins quatre guildes, se nourrissant sur différentes fractions [SCH 04]. À côté des deux classes prédominantes de « décomposeurs primaires », se nourrissant de débris végétaux et « décomposeurs secondaires », se nourrissant essentiellement de champignons, on peut observer deux autres classes : les phycophages, consommant algues et lichens, et les carnivores/charognards/omnivores, se développant sur les cadavres de collemboles et nématodes notamment. Ainsi, même si l'omnivorie était très fortement suspectée chez de nombreux micro-arthropodes, les *Oribatida* seraient capables d'exploiter une beaucoup plus grande diversité de niches écologiques que ce que l'on avait initialement imaginé [COL 08].

#### 6.1.2.2. Les distributions verticales pour prendre en compte l'habitat préférentiel des espèces

Différentes formes de vie peuvent être reconnues chez les collemboles [GIS 43]. Elles sont basées sur des caractéristiques morphologiques et reflètent leur distribution verticale dans l'habitat. On reconnaît ainsi les collemboles :

- épi-édaphiques (*epiedaphic*) : ils vivent dans la végétation et à la surface du sol, possèdent des yeux avec de nombreuses ommatidies (*ocellus*), ainsi qu'une furca, des pattes et des antennes bien développées, et généralement une pigmentation tachetée ;

- hémi-édaphiques (*hemiedaphic*) : ils vivent près de la surface du sol et dans la litière, ont un nombre d'yeux réduit, une furca (*furca*) fonctionnelle et une pigmentation assez homogène, mais des antennes et des pattes courtes ;

- eu-édaphiques : ils vivent en profondeur dans le sol, sont aveugles et sans pigmentation, et possèdent une furca réduite ou pas du tout.

D'un point de vue trophique, cette classification n'est pas dénuée de sens, mais elle n'est que partiellement confirmée. Ainsi, il a été démontré en forêt de conifères, grâce à des expérimentations utilisant l'isotope stable  $^{15}\text{N}$ , que les espèces épi-édaphiques étaient strictement liées, d'un point de vue trophique, à la litière, et donc à la ressource champignons dominante. En revanche, les espèces strictement eu-édaphiques, et *a fortiori* les espèces hémi-édaphiques sont capables d'exploiter les ressources de la litière sus-jacente [SET 02]. En effet, si ce classement permet de connaître l'habitat préférentiel des espèces, des migrations verticales temporaires au-delà du découpage vertical théorique existent en réaction à certains facteurs autres que les contraintes trophiques, notamment les variations de teneur en eau du sol. Par ailleurs, grâce à l'étude des relations trophiques entre espèces de collemboles par les isotopes stables et la classification écomorphologique dérivée de [GIS 43], il a été récemment fortement suggéré que les niches trophiques variaient selon les ordres et familles identifiés, indiquant un signal phylogénétique prononcé et supportant l'hypothèse de conservation des niches trophiques [POT 16].

## 6.2. Déterminants abiotiques et biotiques

Comme tous les organismes en contact étroit avec le sol, la faune est fortement influencée par les paramètres du sol, qui constituent une série de filtres permettant de sélectionner les espèces présentes au niveau d'une communauté. Si la plupart des paramètres abiotiques sont identifiés pour les principaux groupes, les relations inter- et intraspécifiques (traitées dans le chapitre 2 « Diversité des mécanismes impliqués dans les interactions écologiques du sol ») sont particulièrement complexes à modéliser dans les sols, car les méthodes d'études sont rarement directes. Ces relations sont par ailleurs susceptibles d'être modifiées par les activités humaines.

### 6.2.1. Contraintes pédoclimatiques

Les contraintes pédoclimatiques ont amené certaines espèces à développer toute une série d'adaptations et d'écotypes (*ecotypes*). Ces phénomènes sont bien connus par exemple chez les collemboles, classe d'organismes qui comporte relativement peu d'espèces au monde (environ 8 000 recensées actuellement), mais, qui est présente dans tous les types de milieux, des contrées désertiques chaudes aux immensités gelées boréales, des sols les plus tamponnés aux plus salés [COR 15]. Ainsi en régions méditerranéennes, plusieurs espèces sont connues pour être adaptées à la saison sèche estivale. Pour ce faire, elles adaptent leurs stratégies comportementales, ainsi que leurs cycles de vie. Un des comportements les plus simples va consister à fuir la sécheresse en migrant en profondeur dans le sol, ainsi qu'à caler son cycle de vie de façon à passer la mauvaise saison estivale sous forme d'œuf plus résistant. Si bien qu'en été, les abondances et diversités de collemboles sont au plus bas dans les premiers centimètres du sol [COR 98]. Certaines espèces, par exemple du genre *folsomides* entrent en diapause (*diapause*) et montrent des adaptations physiologiques, les plus remarquables consistant à développer des formes de vie en anhydrobiose, qui modifient leur métabolisme en diminuant les quantités de glycogène et accroissant les sucres non réducteurs [POI 90]. Des réponses similaires sont observées concernant l'adaptation aux basses températures, qui aboutit d'ailleurs à une forme de déficit hydrique physiologique [BAY 01]. Il a de plus été montré qu'une pré-acclimatation par un stress hydrique modéré permettait chez certaines espèces une meilleure adaptation au froid [SJU 01].

### 6.2.2. Contraintes anthropiques

À l'aire de l'anthropocène, il est clair que les différents filtres environnementaux sont influencés par les activités d'origine anthropiques, que ce soit directement (effets du changement climatique, introduction de polluants, etc.) ou indirectement (modifications de composantes biotiques, etc.). On sait par exemple aujourd'hui que

les communautés de vers de terre en Amérique du Nord ont été complètement modifiées puisque la plupart des espèces de vers sont d'origine européenne ou asiatique, introduites depuis à peine quelques siècles, et ont supplanté la faune locale. Ces introductions ont considérablement impacté le fonctionnement des écosystèmes, avec des modifications profondes des profils de sol, surtout dans les zones initialement dépourvues de vers, des conséquences notables sur les dynamiques de végétations, et parfois la transmission de pathogènes [HEN 02].

L'homme, en transformant les paysages, souvent pour favoriser l'agriculture, exerce également une pression sur les communautés stimulant le développement de certaines espèces au détriment d'autres, qui peuvent d'ailleurs à terme poser des problèmes pour l'agriculture. Un cas particulièrement bien étudié au niveau de la macrofaune concerne l'espèce de vers de terre *Pontoscolex corethrurus* qui se développe fortement à la faveur des défrichements et mises en cultures en Amérique du Sud. De fait, l'homme en procédant à la mise en culture crée de nouveaux habitats pour lesquels la plupart des espèces sont inadaptées, laissant le champ libre à cette espèce, qui présente la particularité d'avoir une activité biologique très intense et contribue à compacter les sols [MAR 10].

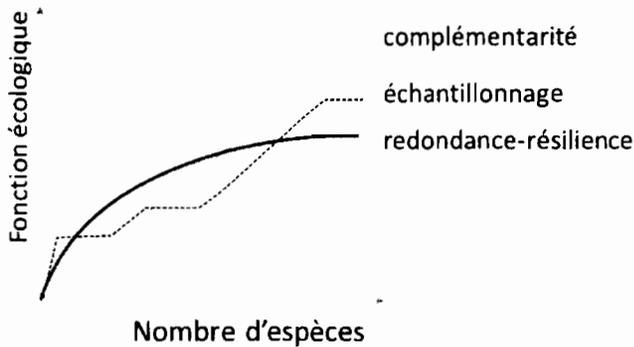
Les systèmes urbains représentent aujourd'hui un enjeu de taille. En effet, ils concentrent maintenant la majorité des populations humaines. D'un point de vue physico-chimique, ils sont souvent considérés comme les écosystèmes les plus fortement anthropisés, avec des sols souvent exogènes et fréquemment pollués en métaux et contaminants organiques [JOI 16]. D'un point de vue biologique, les sols urbains apparaissent en définitive souvent très contrastés. De nombreuses études ont montré une diminution ou une homogénéisation de la biodiversité dans les sols urbains, particulièrement dans les systèmes urbains très denses [VER 14]. Le rôle de la matrice urbaine, et plus précisément des corridors dans les déplacements de faune, semble essentiel et varier en fonction du groupe taxonomique considéré [VER 12]. En revanche, il n'est pas encore démontré que les systèmes urbains soient les plus impactants sur la faune du sol, surtout si on compare à la biodiversité des sols agricoles [JOI 17]. Par exemple, les parcs urbains apparaissent potentiellement comme des îlots de biodiversité, où les sols sont finalement peu perturbés et stables, avec des quantités de matières organiques très favorables au développement des collemboles [SAN 15].

### 6.3. Relations diversité-fonctionnement

#### 6.3.1. Diversité taxonomique

Les mécanismes qui gouvernent les relations entre biodiversité et fonctions écologiques renvoient à trois hypothèses majeures (voir figure 6.2). L'hypothèse d'échantillonnage implique que la probabilité de recruter les espèces les plus performantes

augmente avec l'augmentation du nombre d'espèces [HUS 00]. L'hypothèse de complémentarité fonctionnelle assume que les espèces utilisent les ressources de façons diverses et celles-ci variant d'une espèce à une autre, les ressources globales d'un écosystème sont mieux utilisées lorsque de nombreuses espèces sont présentes [LOR 01]. Enfin, l'hypothèse de redondance-résilience suppose que la relation positive entre la diversité des espèces et le fonctionnement de l'écosystème tient à quelques espèces seulement et l'ajout d'autres espèces n'améliore pas le fonctionnement (redondance) [LAW 94] ; mais en cas de perturbations amenant à la perte d'espèces, les espèces, auparavant redondantes et fonctionnellement proches des espèces auparavant efficaces, sont potentiellement aptes à remplacer ces dernières, permettant ainsi de maintenir la relation stable (résilience) [BEN 03].



**Figure 6.2.** Représentation schématique des trois principales hypothèses liant diversité taxonomique et fonction écologique

La dynamique des nutriments, couplée à la décomposition des matières organiques des sols, est probablement l'une des fonctions des sols les plus étudiées. La faune des sols exerce un contrôle sur cette fonction, directement (fragmentation des litières) ou indirectement *via* des interactions avec les micro-organismes qui sont les agents de la décomposition. Ces interactions relèvent d'effets ingénieriques (par exemple, la translocation des matières organiques dans le profil de sol par les lombrics) ou trophiques (par exemple, la prédation par les nématodes ou les protozoaires). La présence de consommateurs primaires, en plus de la microflore, peut avoir un effet positif (nématodes microbivores [MIK 98]) ou négatif (collemboles [COR 03]) sur la décomposition et la minéralisation de la matière organique. Dans ces deux travaux, la présence d'un prédateur (respectivement, un nématode prédateur et un acarien prédateur) agissant sur les consommateurs primaires inverse l'effet sur la décomposition ou la minéralisation du carbone. Dans ces études où le nombre d'espèces manipulées est faible, les effets des modifications de la biodiversité dépendent plus des caractéristiques des espèces utilisées que de l'augmentation de la richesse spécifique (*species richness*) ou de

l'augmentation de la diversité fonctionnelle. Peu d'études se sont intéressées à des gradients plus larges d'organismes des sols, et dans ce contexte le travail de Heemsbergen *et al.* [HEE 04] a été très inspirant. Ces auteurs ont montré que le nombre d'espèces avait un pouvoir prédictif très faible sur la dégradation des litières, comme précédemment illustré. *A contrario*, ils ont pu identifier que les assemblages d'espèces les plus performants étaient caractérisés par une forte dissimilarité fonctionnelle. Cela supporte l'hypothèse de la complémentarité. Ces résultats ont été confirmés dans d'autres études depuis [HED 10, MEN 16].

### 6.3.2. Diversité fonctionnelle basée sur les traits : un outil en développement

Les traits (*traits*) correspondent aux caractéristiques morphologiques, physiologiques, phénologiques et comportementales des organismes, mesurables à l'échelle de l'individu et indépendamment d'autres niveaux d'organisation biologique [PEY 14b, VIO 07]. Les traits sont dits fonctionnels s'ils influencent les performances des individus (croissance, survie, reproduction), et ainsi leur fitness dans l'environnement. L'utilisation des traits fonctionnels est complémentaire à celle de la taxonomie ; les individus ne sont alors pas groupés en fonction de leur appartenance à un clade, mais par les caractéristiques fonctionnelles qu'ils partagent. Ils peuvent être utilisés pour comprendre et modéliser comment l'environnement façonne les communautés (traits de réponse), les interactions entre organismes (couplage de traits) ou encore le rôle des organismes sur le fonctionnement des écosystèmes (traits d'effet). Si les approches basées sur les traits sont bien développées en écologie végétale ou en écologie aquatique, elles étaient peu en vogue en écologie des sols jusqu'au début des années 2000. À l'instar des autres communautés scientifiques, l'utilisation de la diversité fonctionnelle est une tendance forte de l'écologie des sols [BOU 77, FAB 91, LAV 02]. Toutefois, il s'agit de groupes présentant des syndromes de traits plus ou moins bien conceptualisés. Ainsi la diversité fonctionnelle des invertébrés des sols a longtemps reposé sur la diversité de groupes définis sur la base d'une similarité morphologique, écomorphologique, de préférences alimentaires, d'interactions avec le compartiment microbien ou encore de stratégies de chasse.

Jusque très récemment, l'utilisation des approches basées sur les traits fonctionnels en écologie des sols était limitée par plusieurs chausse-trappes [PEY 14a, PEY 14b], contournées grâce à une série d'avancées méthodologiques et conceptuelles. Ainsi, Pey *et al.* [PEY 14b] ont questionné et affiné le concept de trait fonctionnel en écologie des sols. Simultanément, des bases de données accessibles en ligne ont vu le jour, dont BETSI<sup>1</sup>. La mise à disposition de ce savoir à l'ensemble de la communauté

---

1. Disponible à l'adresse : <http://betsi.cesab.org/>.

scientifique devrait permettre de développer ces approches. L'une des limites était le manque de standardisation de la sémantique et des protocoles de mesure de trait ; ces aspects ont aussi été dépassés grâce à la publication d'un ouvrage de référence sur le sujet [MOR 17] et à la proposition d'un thésaurus sur les traits des invertébrés des sols [PEY 14a].

Suivant l'hypothèse du filtrage environnemental par les traits, seuls les individus, qui possèdent la bonne combinaison de traits permettant de passer au travers du crible (les contraintes et perturbations), sont observés dans le pool local d'espèces. Bien qu'un certain nombre de mécanismes stochastiques modulent ce déterminisme, les traits ont pu être utilisés pour comprendre l'assemblage des communautés. Cela a été réalisé pour les collemboles [SAN 15], les lombrics [PEL 15], les araignées [BON 04], les nématodes [YEA 93] ou encore les carabiques [RIB 01]. Il a été possible aussi *via* cette approche basée sur les traits de pouvoir appréhender la réponse de plusieurs phylla simultanément [HED 12]. L'effet des invertébrés sur le fonctionnement des sols, en particulier sur la bioturbation, le recyclage des nutriments, le biocontrôle ou encore l'écodynamique des polluants, est documenté depuis des décennies. La notion de traits d'effet n'est pas encore structurante en écologie des sols, comme elle peut l'être en écologie végétale, malgré son potentiel conceptuel et opérationnel. Le couplage entre les traits des organismes est une façon élégante de comprendre l'effet des organismes sur d'autres organismes vivants (prédation, parasitisme, symbiose) ou morts (décomposition des litières). À la surface du sol, Ibanez *et al.* [IBA 13] et Deraison *et al.* [DER 15] ont montré que le couplage des traits biomécaniques des criquets et des feuilles expliquait l'herbivorie et son impact sur la biomasse des communautés végétales. Par ailleurs, les plantes mettent aussi en œuvre des stratégies de défenses pour contrer ce couplage [MAL 15].

#### 6.4. La faune, bio-indicateur de qualité des sols

De nombreuses études ont montré que la faune du sol pouvait être utilisée comme bio-indicateur de pollution des sols [COR 99]. Ce concept a été élargi dans les années 2000, puisqu'il a été suggéré que la faune du sol pourrait permettre d'évaluer la qualité des sols.

Au sein de chaque sol existe un potentiel biologique qui lui est propre, et qui correspond à la confluence d'un certain nombre de variables d'état (climat, roche mère, texture, structure, etc.). Cependant, la qualité biologique d'un sol dépend également

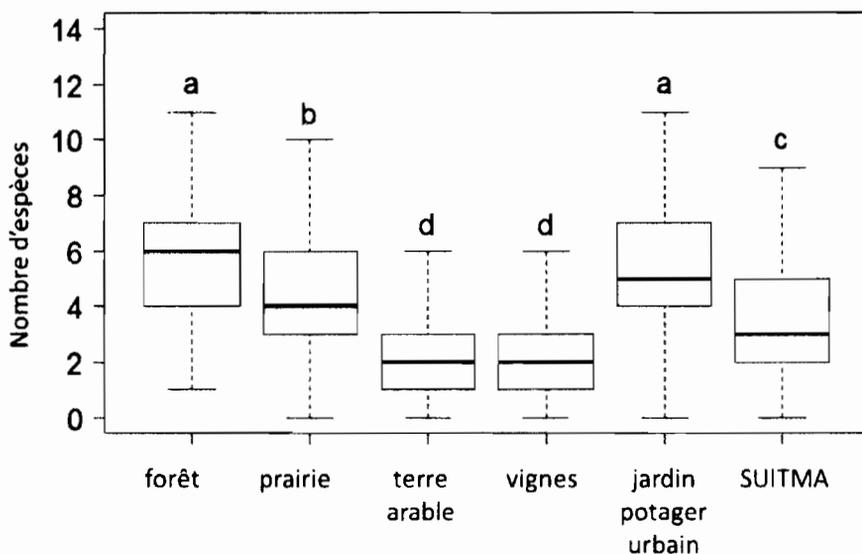
des usages et des pratiques. Aujourd'hui, il est ainsi reconnu au niveau européen que l'appauvrissement de la biodiversité du sol est un des huit principaux processus de dégradation des sols. On pourra, pour mémoire, citer les sept autres : érosion, diminution des teneurs en matières organiques, contamination, salinisation, tassement du sol, imperméabilisation des sols, inondations et glissements de terrain [COM 02].

Afin d'évaluer la qualité biologique des sols, ou tout au moins l'appauvrissement de la biodiversité des sols, un certain nombre d'indicateurs est indispensable. Par exemple, la diversité des vers de terre et collemboles a été initialement proposée, avec la respiration du sol, comme un des trois premiers critères permettant d'évaluer un éventuel déclin de la biodiversité des sols [HUB 08]. Toutefois, afin de valider ces indicateurs, il est nécessaire d'établir des référentiels et de mettre en place des méthodologies standardisées reconnues. Le second point est aujourd'hui acquis, notamment à travers la définition de normes (voir [SAP 16] pour une liste exhaustive). L'acquisition de référentiels a largement pu avancer, notamment dans le cadre de programmes à l'échelle nationale et européenne [PUL 12].

Key issue	Groups of species	Level I (all core points of the monitoring network)	Level II (all core points or selected points depending on relevance to specific issues and availability of resources)	Level III (optional)
Species diversity	Macrofauna	Earthworm Species	All macrofauna	
	Mesofauna	Collembola species Enchytraeids (if no earthworms)	Acari sub-orders	Activity based on litter bags or on bait lamina
	Microfauna		Nematode diversity based on trophic guilds	Protozoa
	Microflora		Bacterial and fungal diversity based on DNA / PLFA extraction	
	Plants			For grassland and pastures
Biological functions	Macrofauna			Macrofauna activity (e.g biogenic structures, feeding activity)
	Mesofauna			Mesofauna activity
	Microflora	Soil respiration	Bacterial and fungal activity	

Tableau 6.1. Indicateurs prioritaires pour évaluer le déclin de la biodiversité (d'après [HUB 08])

Le programme « bio-indicateurs », financé par l'ADEME, mis en place sur plusieurs sites sur l'ensemble du territoire français – comprenant des sites agricoles, forestiers, contaminés ou non – a permis le développement de toute une série d'indicateurs biologiques du sol, incluant largement la faune du sol. Par exemple, il a pu être démontré que les densités et biomasses de vers de terre endogés semblaient des paramètres utiles pour évaluer les effets des pratiques dans des sites non contaminés, principalement agricoles, alors que la classification écomorphologique des vers de terre (anéciques *versus* endogés) pouvait être plus utile pour discriminer des sols plus ou moins contaminés [PER 11]. Ce type de programmes a considérablement consolidé les bases de données. Ce qui permet aujourd'hui de proposer des valeurs de référence très fiables pour toute une série d'indicateurs. Par exemple, pour les micro-arthropodes du sol, une compilation a été récemment effectuée sur la base de plus de 750 échantillons récoltés permettant de définir clairement les valeurs attendues en abondance ou nombre d'espèces pour un type d'usage donné, agricole, forestier ou urbain (voir figure 6.3) [JOI 17]. Ces résultats pourront alors servir de référence afin d'évaluer les effets des pratiques sur la biodiversité des micro-arthropodes du sol.



**Figure 6.3.** Nombre d'espèces de collemboles selon les usages du sol en France (compilation d'une base de données de 758 échantillons)

Il est également nécessaire de quantifier le rapport coût/efficacité des outils utilisés, c'est-à-dire la performance de l'indicateur pour l'utilisateur. Cette quantification doit

prendre en compte l'efficacité technique du paramètre, mais également les coûts d'analyse ou d'interprétation par exemple [STO 16]. On peut aussi l'évaluer en reliant les indicateurs aux services écosystémiques, comme la rétention du carbone dans les sols ou l'infiltration de l'eau [GRI 16].

Les informations acquises sur les communautés et populations de la faune du sol, à travers les échantillonnages systématiques ou les bases de données compilées permettent ensuite des corrélations avec de nombreux autres facteurs du sol et au final de proposer des cartes de biodiversité. Un exemple récent concerne les vers de terre en Europe, où on a pu démontrer que les paramètres démographiques des populations et les diversités étaient essentiellement liés aux usages du sol et à l'histoire biogéographique [RUT 16]. Ces cartes seront très utiles pour les planificateurs et gestionnaires, car elles permettent de visualiser le potentiel de biodiversité d'une zone géographique donnée.

Deux points restent à souligner concernant l'utilisation de la faune du sol comme bio-indicateur :

- les avancées technologiques notamment moléculaires permettent aujourd'hui d'envisager pour les prochaines années le développement d'indicateurs basés sur l'ADN, comme c'est aujourd'hui le cas pour la microbiologie ; une évolution des outils est donc actuellement en œuvre pour la faune du sol [SAP 16] ;

- une étape indispensable concernant le transfert technologique des outils reste à réaliser pleinement. En effet, si les indicateurs sont aujourd'hui validés par les chercheurs, ils ne le sont pas encore forcément pour les gestionnaires. Un travail de sensibilisation et de formation sur leur utilisation apparaît indispensable, ainsi que la mise en place d'outils plus opérationnels d'utilisation en routine, ce qui implique une certaine forme d'industrialisation des indicateurs.

## 6.5. Bibliographie

- [BAY 01] BAYLEY M., PETERSEN S.O., KNIGGE T., KÖHLER H.R., HOLMSTRUP M., « Drought acclimation confers cold tolerance in the soil collembolan *Folsomia candida* », *Journal of Insect Physiology*, n° 47, p. 1197-1204, 2001.
- [BEN 03] BENGTSOON J., ANGELSTAM P., ELMQVIST T., EMANUELSSON U., FOLKE C., IHSE M., MOBERG F., NYSTRÖM M., « Reserves, Resilience and Dynamic Landscapes », *AMBIO : A Journal of the Human Environment*, n° 32, p. 389-396, 2003.

- [BON 04] BONTE D., BAERT L., LENS L., MAELFAIT J.P., « Effects of aerial dispersal, habitat specialisation, and landscape structure on spider distribution across fragmented grey dunes », *Ecography*, n° 27, p. 343-349, 2004.
- [BOU 77] BOUCHE M.B., « Stratégies lombriciennes », dans U. LOHM, T. PERSSON (DIR.), *Soil Organisms as Components of Ecosystems*, vol. Ecological Bulletin, n° 25, p. 122-132, 1977.
- [BRU 98] BRUSSAARD L., « Soil fauna, guilds, fonctionnal groups and ecosystem processes », *Applied Soil Ecology*, n° 9, p. 123-135, 1998
- [CLU 12] CLUZEAU D., GUERNION M., CHAUSSOD R., MARTIN-LAURENT F., VILLENAVE C., CORTET J., RUIZ-CAMACHO N., PERNIN C., MATEILLE T., PHILIPPOT L., BELLIDO A., ROUGÉ L., ARROUAYS D., BISPO A., PÉRÈS G., « Integration of biodiversity in soil quality monitoring : Baselines for microbial and soil fauna parameters for different land-use types », *European Journal of Soil Biology*, n° 49, p. 63-72, 2012.
- [COL 08] COLEMAN D.C., « From peds to paradoxes : Linkages between soil biota and their influences on ecological processes », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 40, p. 271-289, 2008.
- [COM 02] COMMISSION DES COMMUNAUTÉS EUROPÉENNES, Vers une stratégie thématique pour la protection des sols, communication de la Commission au Conseil, au Parlement européen, Comité économique et social européen et au Comité des Régions, 2002.
- [COR 98] CORTET J., POINSOT-BALAGUER N., « Collembola populations under sclerophyllous coppices in Provence (France) : comparison between two types of vegetation, *Quercus ilex* L. and *Quercus coccifera* L. », *Acta Oecologica*, n° 19, p. 413-424, 1998.
- [COR 99] CORTET J., GOMOT DE VAUFLERY A., POINSOT-BALAGUER N., GOMOT L., TEXIER C., CLUZEAU D., « The use of invertebrate soil fauna in monitoring pollutant effects », *European Journal of Soil Biology*, n° 35, p. 115-134, 1999.
- [COR 03] CORTET J., JOFFRE R., ELMHOLT S., KROGH P.H., « Effects of increasing species and trophic diversity of mesofauna on fungal biomass, mesofauna structure community and organic matter decomposition processes », *Biology and Fertility of Soils*, n° 37, p. 302-312, 2003.
- [COR 15] CORTET J., LEBEAUX P., *Planète Collemboles : la vie secrète des sols*, Biotope, Mèze, 2015.

- [DER 15] DERAISON H., BADENHAUSSER I., BORGER L., GROSS N., « Herbivore effect traits and their impact on plant community biomass: an experimental test using grasshoppers », *Functional Ecology*, n° 29, p. 650-661, 2015.
- [FAB 91] FABER J.H., « Functional classification of soil fauna : a new approach », *Oikos*, n° 62, p. 110-117, 1991.
- [GAS 00] GASTON K.J., « Global patterns in biodiversity », *Nature*, n° 405, p. 220-227, 2000.
- [GIS 43] GISIN H., « Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels », *Revue suisse de zoologie*, n° 50, p. 131-224, 1943.
- [GRI 16] GRIFFITHS B.S., RÖMBKE J., SCHMELZ R.-M. *et al.*, « Selecting cost effective and policy-relevant biological indicators for European monitoring of soil biodiversity and ecosystem function », *Ecological Indicators*, n° 69, p. 213-223, 2016.
- [HED 10] HEDDE M., BUREAU F., CHAUVAT M., DECAËNS T., « Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation », *Basic and Applied Ecology*, n° 11, p. 35-44, 2010.
- [HED 12] HEDDE M., VAN OORT F., LAMY I., « Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance », *Environmental Pollution*, n° 164, p. 59-65, 2012.
- [HEE 04] HEEMSBERGEN D.A., BERG M.P., LOREAU M., VAN HAL J.R., FABER J.H., VERHOEF H.A., « Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity », *Science*, n° 306, p. 1019-1020, 2004.
- [HEN 02] HENDRIX A.J., BOHAN D.A., « Exotic earthworm invasions in North America : ecological and policy implications », *Bioscience*, n° 52, p. 801-811, 2002.
- [HUB 08] HUBER S., PROKOP G., ARROUAYS D., BANKO G., BISPO A., JONES R.J.A., KIBBLEWHITE M.G., LEXER W., MÖLLER A., RICKSON R.J., SHISHKOV T., STEPHENS M., TOTH G., VAN DEN AKKER J.J.H., VARALLYAY G., VERHEIJEN F.G.A., JONES A.R., *Environmental Assessment of Soil for Monitoring : Volume I Indicators & Criteria*, EUR 23490 EN/1, rapport, Office des publications de l'Union européenne, 2008.
- [HUS 00] HUSTON M.A., AARSSSEN L.W., AUSTIN M.P. *et al.*, « No consistent effect of plant diversity on productivity », *Science*, n° 289, p. 1255, 2000.
- [IBA 13] IBANEZ S., LAVOREL S., PUJALON S., MORETTI M., « Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers », *Functional Ecology*, n° 27, p. 479-489, 2013.

- [JOI 16] JOIMEL S., CORTET J., JOLIVET C.C., SABY N.P.A., CHENOT E.D., BRANCHU P., CONSALÈS J.N., LEFORT C., MOREL J.L., SCHWARTZ C., « Physico-chemical characteristics of topsoil for contrasted forest, agricultural, urban and industrial land uses in France », *Science of The Total Environment*, n° 545-546, p. 40-47, 2016.
- [JOI 17] JOIMEL S., SCHWARTZ C., HEDDE M., KIYOTA S., KROGH P.H., NAHMANI J., PÈRES G., VERGNES A., CORTET J., « Urban and industrial land uses have a higher soil biological quality than expected from physicochemical quality », *Science of The Total Environment*, n° 584/585, p. 614-621, 2017.
- [KRA 78] KRANTZ G.W., *A Manual of Acarology*, 2<sup>e</sup> édition, Oregon State University Bookstore, Corvallis, 1978.
- [LAV 01] LAVELLE P., SPAIN A.V., *Soil Ecology*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2001.
- [LAV 02] LAVELLE P., « Functional domains in soils », *Ecological Research*, n° 17, p. 441-450, 2002.
- [LAW 94] LAWTON J.H., BROWN V.K., « Redundancy in ecosystems », dans E.D. SCHULZE, H.A. MOONEY (DIR.), *Biodiversity and Ecosystem Function*, Springer-Verlag, Berlin, 1994.
- [LOR 01] LOREAU M., HECTOR A., « Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments » et « Erratum », *Nature*, n° 412-413, p. 72-76 et p. 548, 2001.
- [LUX 79] LUXTON M., « Food and energy processing by Oribatid Mites », *Revue d'écologie et de biologie du sol*, n° 16, p. 103-111, 1979.
- [MAL 15] MALISHEV M., SANSON G.D., « Leaf mechanics and herbivory defence : How tough tissue along the leaf body deters growing insect herbivores », *Austral Ecology*, n° 40, p. 300-308, 2015.
- [MAR 10] MARICHAL R., MARTINEZ A.F., PRAXEDES C., RUIZ D., CARVAJAL A.F., OSZWALD J., DEL PILAR HURTADO M., BROWN G.G., GRIMALDI M., DESJARDINS T., SARRAZIN M., DECAÈNS T., VELASQUEZ E., LAVELLE P., « Invasion of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) in landscapes of the Amazonian deforestation arc », *Applied Soil Ecology*, n° 46, p. 443-449, 2010.
- [MEN 16] MENÉNDEZ R., WEBB P., ORWIN K.H., « Complementarity of dung beetle species with different functional behaviours influence dung-soil carbon cycling », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 92, p. 142-148, 2016.

- [MIK 98] MIKOLA J., SETALA H., « Relating species diversity to ecosystem functioning : mechanistic backgrounds and experimental approach with decomposer food web », *Oikos*, n° 83, p. 180-194, 1998.
- [MOO 88] MOORE J.C., « The influence of microarthropods on symbiotic and non-symbiotic mutualism in detrital-based below-ground food webs », *Agriculture Ecosystems and Environment*, n° 24, p. 147-159, 1988.
- [MOR 17] MORETTI M., DIAS A., DE BELLO F., ALTERMATT F., CHOWN S., BELL J.R., FOURNIER B., HEDDE M., HORTAL J., IBANEZ S., ÖCKINGER E., SOUSA P., ELLERS J., BERG M., « Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits », *Functional Ecology*, n° 31, p. 558-567, 2017.
- [PEL 15] PELOSI C., PEY B., CARO G., CLUZEAU D., PEIGNÉ J., BERTRAND M., HEDDE M., « Dynamics of earthworm taxonomic and functional diversity in ploughed and no tilled cropping systems », *Soil and Tillage Research*, n° 156, p. 25-32, 2015.
- [PER 11] PÉRÈS G., VANDENBULCKE F., GUERNION M., HEDDE M., BEGUIRISTAIN T., DOUAY F., HOUOT S., PIRON D., RICHARD A., BISPO A., GRAND C., GALSOMIES L., CLUZEAU D., « Earthworm indicators as tools for soil monitoring, characterization and risk assessment. An example from the national bioindicator programme (France) », *Pedobiologia*, n° 54 supplément, p. S77-S87, 2011.
- [PEY 14a] PEY B., LAPORTE M.A., NAHMANI J., AUCLERC A., CAPOWIEZ Y., CLUZEAU D., CORTET J., DECAËNS T., DEHARVENG L., DUBS F., JOIMEL S., BRIARD C., GRUMIAUX F., PASQUET A., PELOSI C., PERNIN C., PONGE J.F., SALMON S., SANTORUFO L., HEDDE M., « A thesaurus for soil invertebrate trait-based approaches », *PLoS ONE*, n° 9, e108985, 2014.
- [PEY 14b] PEY B., NAHMANI J., AUCLERC A., CAPOWIEZ Y., CLUZEAU D., CORTET J., DECAËNS T., DEHARVENG L., DUBS F., JOIMEL S., BRIARD C., GRUMIAUX F., LAPORTE M.A., PASQUET A., PELOSI C., PERNIN C., PONGE J.F., SALMON S., SANTORUFO L., HEDDE M., « Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology », *Basic and Applied Ecology*, n° 15, p. 194-206, 2014.
- [POI 90] POINSOT-BALAGUER N., « Des insectes résistants à la sécheresse », *Sécheresse*, n° 1, p. 265-271, 1990.
- [POT 16] POTAPOV A.A., SEMENINA E.E., KOROTKEVICH A.Y., KUZNETSOVA N.A., TIUNOV A.V., « Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 101, p. 20-31, 2016.

- [PUL 12] PULLEMAN M., CREAMER R., HAMER U., HELDER J., PELOSI C., PÉRÈS G., RUTGERS M., « Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services – an overview of European approaches », *Current Opinion in Environmental Sustainability*, n° 4, p. 529-538, 2012.
- [RIB 01] RIBERA I., DOLÉDEC S., DOWNIE I.S., FOSTER G.N., « Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages », *Ecology*, n° 82, p. 1112-1129, 2001.
- [RUT 16] RUTGERS M., ORGIAZZI A., GARDI C. *et al.*, « Mapping earthworm communities in Europe », *Applied Soil Ecology*, n° 97, p. 98-111, 2016.
- [SAN 15] SANTORUFO L., CORTET J., NAHMANI J., PERNIN C., SALMON S., PERNOT A., MOREL J.L., MAISTO G., « Responses of functional and taxonomic collembolan community structure to site management in Mediterranean urban and surrounding areas », *European Journal of Soil Biology*, n° 70, p. 46-57, 2015.
- [SAP 16] SAPIJANSKAS J., PODESTA G., BISPO A., BLANCHART E., BOUTET D., CHENU C., CLUZEAU D., DECAËNS T., DUBS F., MARTIN E., SCHWARTZ D., SOUBELET H., YENGUE J.L., « Gestion des sols et biodiversité », dans A. BISPO, C. GUELLIER, E. MARTIN, J. SAPIJANSKAS, H. SOUBELET, C. CHENU (DIR.), *Les sols, Intégrer leur multifonctionnalité pour une gestion durable*, Éditions Quæ, Versailles, 2016.
- [SCH 04] SCHNEIDER K., MIGGE S., NORTON R.A., SCHEU S., LANGEL R., REINEKING A., MARAUN M., « Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari) : evidence from stable isotope ratios ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 36, p. 1769-1774, 2004.
- [SET 02] SETALÄ H., AARNIO T., « Vertical stratification and trophic interactions among organisms of a soil decomposer food web – a field experiment using  $^{15}\text{N}$  as a tool », *European Journal of Soil Biology*, n° 38, p. 29-34, 2002.
- [SIE 93] SIEPEL H., DE RUITER-DIJKMAN E.M., « Feeding guilds of Oribatid mites based on carbohydrates enzyme activities », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 25, p. 1491-1497, 1993.
- [SJU 01] SJURSEN H., BAYLEY M., HOLMSTRUP M., « Enhanced drought tolerance of a soil-dwelling springtail by pre-acclimation to a mild drought stress », *Journal of Insect Physiology*, n° 47, p. 1021-1027, 2001.
- [STO 16] STONE D., RITZ K., GRIFFITHS B.G., ORGIAZZI A., CREAMER R.E., « Selection of biological indicators appropriate for European soil monitoring », *Applied Soil Ecology*, n° 97, p. 12-22, 2016.
- [VER 12] VERGNES A., LE VIOL I., CLERGEAU P., « Green corridors in urban landscapes affect the arthropod communities of domestic gardens », *Biological Conservation*, n° 145, p. 171-178, 2012.

- 
- [VER 14] VERGNES A., PELLISSIER V., LEMPERIERE G., ROLLARD C., CLERGEAU P.,  
« Urban densification causes the decline of ground-dwelling arthropods », *Bio-  
diversity and Conservation*, n° 23, p. 1859-1877, 2014.
- [VIO 07] VIOLLE C., NAVAS M.L., VILE D., KAZAKOU E., HUMMEL F.C.I., GARNIER E.,  
« Let the concept of trait be functional », *Oikos*, n° 116, p. 882-892, 2007.
- [YEA 93] YEATES G.W., BONGERS T., DEGOEDE R.G.M., FRECKMAN D.W.,  
GEORGIEVA S.S., « Feeding-habits in soil nematode families and genera – an  
outline for soil ecologists », *Journal of Nematology*, n° 25, p. 315-331, 1993.



# Écologie moléculaire des organismes du sol : le cas des vers de terre

---

### 7.1. Introduction

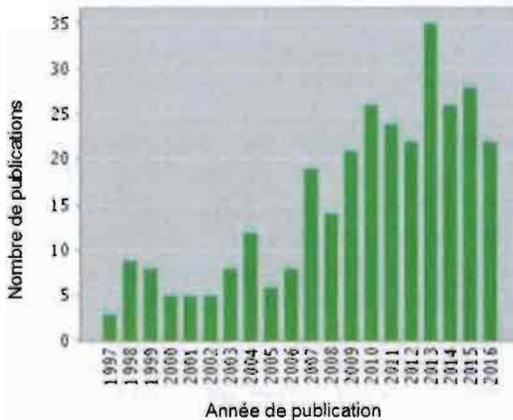
L'écologie moléculaire est une discipline qui regroupe un ensemble d'approches utilisant des techniques de génétique moléculaire pour répondre à des questions d'écologie. Les questions abordées concernent typiquement les interactions entre espèces, la génétique et l'évolution d'importants traits écologiques, l'apparement entre individus ainsi que leur dispersion et leur comportement, le mouvement des individus dans le paysage, la formation de nouvelles espèces et la conséquence de l'hybridation entre lignées divergentes [AND 13]. Les techniques de séquençage nouvelle génération (NGS) représentent une avancée particulièrement prometteuse facilitant l'analyse d'un nombre important d'échantillons, l'étude d'échantillons anciens ou mal préservés (par exemple ADN ancien, [KNA 10]) et la détection d'un nombre sans précédent de marqueurs génétiques [DAV 11] (voir encadré 7.1).

Les études s'inscrivant dans une perspective évolutive sont rares en écologie du sol [BAR 07] qui a été très marquée par les sciences du sol (voir chapitre 1 « La vie dans les sols : du découpage taxonomique à l'intégration écologique »). Concernant la macrofaune du sol, les outils moléculaires ont été relativement peu utilisés au cours des dernières décennies [DUP 09] par rapport à d'autres écosystèmes (par exemple les milieux d'eau douce [PAU 14]) bien qu'une recherche dans la littérature montre une augmentation de l'utilisation des données moléculaires dans la recherche sur les vers de terre depuis le début des années 2000 (voir figure 7.1). Dans ce chapitre sont présentées certaines des études qui ont utilisé des marqueurs moléculaires pour répondre à des questions sur l'écologie ou l'évolution des vers de terre. Ces organismes

ont été choisis comme cas d'étude car ils jouent un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème sol, représentent la biomasse la plus abondante sous la surface de la plupart des écosystèmes terrestres et fournissent de nombreux services écosystémiques [BLO 13, LAV 01, LAV 97]. La liste des études présentées n'est pas exhaustive, l'objectif étant d'utiliser certains exemples pour illustrer des domaines de recherche en écologie moléculaire qui ont un intérêt particulier en écologie du sol et de souligner les domaines qui nécessiteraient des études plus poussées. Les études phylogénétiques visant à mieux comprendre les relations de parenté entre les espèces de vers de terre fournissent d'intéressantes informations sur leur évolution mais la phylogénie va au-delà de la portée de ce chapitre.

La possibilité, offerte par les nouvelles technologies de séquençage (NGS) d'atteindre une très large couverture du génome dans les études génétiques est l'opportunité d'améliorer significativement notre compréhension des processus démographiques et évolutifs dans les populations naturelles. Le séquençage du génome à l'échelle des populations devient possible chez de nombreuses espèces [ELL 14]. Il est également possible d'accéder à une bonne couverture du génome à l'aide d'un ensemble de méthodes qui ne nécessitent pas le séquençage complet [DAV 11]. En isolant et en séquençant seulement un sous-ensemble restreint, il est possible de découvrir des milliers de polymorphismes largement distribués dans le génome et d'obtenir les génotypes d'un nombre important d'individus directement à partir des séquences. Les principales méthodes utilisées sont le séquençage RAD (pour *restriction-site associated DNA*), le RNAseq (séquençage aléatoire du transcriptome) visant uniquement la partie transcrite du génome et les méthodes isolant des régions connues du génome à l'aide de captures de séquences basées sur l'hybridation ou d'amplification ciblée.

#### Encadré 7.1. Les approches de la génomique des populations



**Figure 7.1.** Résultat d'une recherche dans le Web of Sciences (Thompson Reuters, 2016) utilisant les mots-clés *Topic = molecul\* OR geneti\* AND Topic = soil AND earthworm* ayant permis d'obtenir 320 publications le 23 août 2016

## 7.2. Identification des espèces

Délimiter les espèces de vers de terre est souvent difficile en raison du faible nombre de caractères morphologiques utilisables. Par conséquent, l'identification génétique des espèces est probablement l'une des applications des techniques moléculaires les plus utilisées chez les vers de terre [DEC 13] (voir encadré 7.2). L'utilisation de marqueurs moléculaires pour l'identification des espèces est, de plus, particulièrement intéressante pour l'identification des juvéniles [RIC 10]. En effet, de nombreux caractères morphologiques importants pour le diagnostic des espèces sont des caractères sexuels.

Cette méthode encore appelée « code-barres ADN » ou « barcoding ADN » proposée par Hebert [HEB 03] consiste à utiliser un fragment standard du génome comme marqueur génétique pour la discrimination des espèces. La séquence de ce fragment d'ADN est quasiment identique chez des individus qui appartiennent à la même espèce, et permet donc de déterminer l'espèce à laquelle appartient un individu en comparant sa séquence avec celles des espèces connues. Pour le règne animal, un fragment du gène mitochondrial de la *Cytochrome oxydase I* (COI) est utilisé. La méthode du « métabarcoding » combine le principe du barcode moléculaire et la technologie de séquençage nouvelle génération (NGS). Les séquences sont alors obtenues à partir d'ADN environnemental provenant d'un échantillon composite (par exemple ADN extrait d'un sol).

### Encadré 7.2. Le code-barres moléculaire (barcoding DNA)

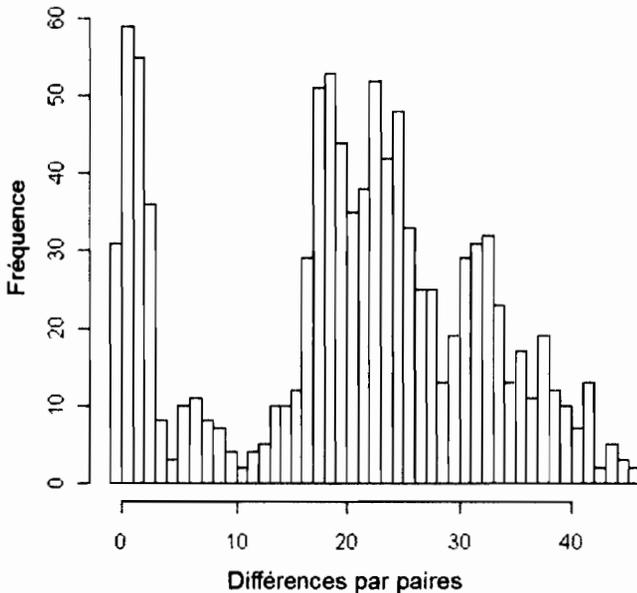
Les marqueurs moléculaires permettent également de découvrir des espèces cryptiques (morphologiquement similaires mais génétiquement différentes) (par exemple [DUP 11, KIN 08, NOV 10a]). L'objectif ici n'est pas d'utiliser des marqueurs pour distinguer des espèces connues mais de rechercher de nouvelles espèces. La découverte d'espèces cryptiques de vers de terre est devenue très fréquente avec l'augmentation du nombre d'études génétiques sur ces taxons. Ainsi, la confrontation de données obtenues à l'aide de différents marqueurs moléculaires d'origine mitochondriale et nucléaire a permis de montrer que l'agrégat d'espèces *Allolobophora chlorotica* pourrait être constitué d'au moins 4 espèces cryptiques [DUP 11, DUP 16].

Les méthodes d'identification basées sur l'ADN et la découverte d'espèces cryptiques ont des implications pour notre compréhension de la biodiversité globale des sols. Par exemple, la méthode de barcode moléculaire a récemment permis d'estimer au nombre de 60, les espèces de vers de terre présentes dans la réserve des Nouragues en Guyane française, un nombre représentant la plus forte richesse en vers de terre jamais enregistrée dans le monde [DEC 16].

### 7.3. Modes et systèmes de reproduction

Une bonne connaissance du mode de reproduction est un prérequis indispensable pour comprendre les processus micro-évolutifs dans les populations naturelles. Les vers de terre sont exclusivement hermaphrodites simultanés (*simultaneously hermaphroditic*) avec insémination réciproque (*reciprocal insemination*) et présentent une certaine diversité de modes de reproduction. Il a été proposé que les vers de terre diploïdes (2N) sont amphimictiques (*amphimictic*) (c'est-à-dire à reproduction croisée) tandis que les orthoploïdes (4N, 6N, etc.) se reproduisent à la fois par parthénogenèse (c'est-à-dire lorsque l'ovule se développe sans qu'il ait été fécondé par un gamète mâle) et amphimixie (*amphimixis*) et que les anorthoploïdes (3N, 5N, etc.) sont seulement parthénogénétiques [VIK 97].

Les marqueurs moléculaires peuvent être très utiles pour inférer le mode de reproduction. Ainsi, des marqueurs dominants de type AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*) ont permis de vérifier l'existence de clones (et donc de reproduction par parthénogenèse) chez le ver de terre cosmopolite *Pontoscolex corethrurus* [DUP 12] (voir figure. 7.2).



**Figure 7.2.** Distribution bimodale du nombre de différences par paires entre les individus de *Pontoscolex corethrurus* au sein des populations pour 106 loci AFLPs indiquant que les individus avec moins de 11 différences appartiennent à la même lignée clonale [DUP 12].

Chez les vers de terre amphimictiques, l'utilisation de marqueurs moléculaires co-dominants de type microsatellite (c'est-à-dire répétition en tandem dans le génome d'un nombre variable de fois d'un motif court composé le plus souvent de 1 à 4 nucléotides) a permis d'étudier le degré de consanguinité (*inbreeding*) dans les populations de vers de terre à partir des déviations au modèle de Hardy-Weinberg (c'est-à-dire modèle théorique central de la génétique des populations). En dépit d'une capacité de déplacement limitée, un faible degré de consanguinité a été observé au sein de populations de plusieurs espèces diploïdes de vers de terre, même à fine échelle spatiale (par exemple [DUP 15]).

Ces marqueurs permettent également d'aborder la question de la sélection sexuelle. En effet, les approches moléculaires permettent de révéler et de quantifier des comportements de reproduction qui ne peuvent pas être observés dans le sol. De plus, l'utilisation de marqueurs basée sur l'amplification d'ADN (PCR pour *Polymerase Chain Reaction*) permet d'utiliser de très faibles quantités de tissus. Il est ainsi possible d'amplifier l'ADN des embryons présents dans les cocons de vers de terre après fécondation. Ainsi, une étude de la structure génétique à fine échelle et des analyses de parenté chez *Hormogaster elisae* ont montré que les accouplements multiples sont communs et qu'ils résultent en des paternités multiples bien que le succès reproducteur soit influencé par l'ordre des accouplements [NOV 13]. De plus, les individus préfèrent des partenaires de même taille qui sont trouvés à une faible distance [NOV 10b]. La question d'une sélection de partenaire en fonction du degré d'apparement, ce qui permettrait d'éviter la consanguinité, n'a pas encore été abordée chez les vers de terre.

## 7.4. Structure génétique des populations

La capacité des espèces à s'adapter à l'environnement local est sous l'influence des flux de gènes entre populations et de la dérive génétique au sein des populations. Estimer les taux de migration et la taille efficace des populations (c'est-à-dire  $N_e$ , le nombre d'individus d'une population idéale de type Wright-Fisher pour lequel on aurait un degré de dérive génétique équivalent à celui de la population réelle et comprendre quels facteurs contrôlent ces paramètres chez les vers de terre sont donc des questions fondamentales pour comprendre les processus micro-évolutifs chez ces taxons [FIS 30, WRI 31].

### 7.4.1. Flux de gènes

La dispersion entre zones d'un même type d'habitat (*habitat patch*) est un mécanisme clé permettant la survie des espèces. C'est particulièrement le cas du sol qui est l'habitat le plus complexe de la planète [VOR 14], où les conditions sont très

variables, et ceci sur une large gamme d'échelles spatiales et temporelles. Les organismes y sont assemblés en groupes d'individus (*patches*), à la fois horizontalement et verticalement [VOR 14]. Dans cette organisation en métapopulation, la colonisation et l'extinction locale des populations sont des processus fondamentaux qui déterminent la répartition d'une espèce. La dispersion permettra la colonisation, même si la survie pendant le déplacement et la réussite de l'installation vont aussi avoir un effet sur son succès. La dispersion est également un facteur important influençant le risque d'extinction, positivement *via* l'immigration ou négativement *via* l'émigration [CLO 01].

La méthodologie de la génétique du paysage permet de tester l'influence du paysage et des caractéristiques environnementales sur les flux de gènes en s'intéressant à la connectivité du paysage [HOL 08, MAN 03, STO 07]. Celle-ci se décrit à deux niveaux : la connectivité structurelle réfère à la relation physique entre les éléments paysagers tandis que la connectivité fonctionnelle peut être définie comme la capacité d'un paysage à être traversé par un organisme [TAY 06]. Selon les organismes considérés, la perméabilité du paysage va différer et certains éléments composant le paysage pourront faciliter la dispersion (par exemple les « corridors ») tandis que d'autres vont empêcher ou limiter le passage des migrants (par exemple les « barrières »). La structure paysagère, en modifiant les conditions biotiques et abiotiques qui contraignent les mouvements, peut également avoir un effet important sur la dispersion passive. Afin de comprendre comment les caractéristiques paysagères influencent la connectivité fonctionnelle, des surfaces de résistance sont en général calculées dans un environnement SIG raster et traduites en mesures de connectivités inter-population en utilisant principalement deux types de modèles. Le modèle de chemins de moindre coût [ADR 03] suppose que les flux de gènes seront directement liés à la résistance cumulative totale ou « coût » (somme des valeurs de résistance par pixel) le long d'un unique chemin optimal entre les sites tandis que le modèle basé sur la théorie des circuits [MCR 06] incorpore tous les chemins possibles dans le paysage, et leurs paramètres et prédictions peuvent être exprimés en termes de probabilités de marche aléatoire (*cost weighted distance*).

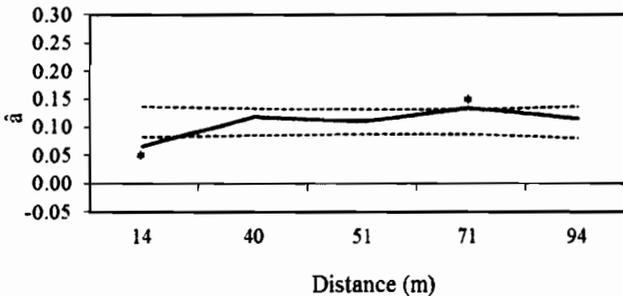
### **Encadré 7.3. La génétique du paysage**

La dispersion peut être mesurée à partir de l'observation directe des mouvements, de protocoles de capture-marquage-recapture ou de suivi radio ; cependant ces méthodes sont parfois difficiles à mettre en œuvre pour des raisons logistiques et économiques, notamment pour les espèces occupant des milieux difficiles d'accès tels que le sol. La dispersion se traduisant par un flux de gènes, les outils génétiques peuvent être utilisés pour l'étudier, soit de façon indirecte en comparant les fréquences alléliques entre populations, soit de façon directe en assignant les individus à leurs parents ou à leur population d'origine sur la base de leurs génotypes [BRO 09]. Les approches de génétique des populations permettent également de mieux comprendre la dynamique des métapopulations. Le taux de migration entre populations, le taux d'extinction des populations, l'effet de la dérive génétique dans les populations et

les événements de recolonisation à partir d'une ou plusieurs populations vont en effet façonner la variation génétique au sein et entre les populations [WAD 88]. De plus, l'approche de génétique du paysage offre la possibilité d'intégrer des données génétiques spatiales et des données environnementales permettant ainsi d'évaluer comment les caractéristiques paysagères influencent les flux de gènes [MAN 03] (encadré 7.3).

Les invertébrés du sol, tels que les vers de terre, ont des capacités réduites de dispersion active [COS 13], par opposition à la dispersion passive qui peut être due à différents vecteurs comme l'homme, les animaux ou l'eau, et ont développé des stratégies de dispersion originales en raison de la solidité, de l'opacité et de l'importante hétérogénéité spatio-temporelle du sol (par exemple [MAT 10]). Une telle dispersion restreinte peut avoir pour résultat des événements de reproduction entre individus apparentés. Lorsque de tels événements de reproduction consanguine dus à la proximité géographique des individus sont répétés au cours des générations, les études théoriques et empiriques prédisent l'apparition d'un important isolement par la distance (c'est-à-dire du fait de la migration limitée dans l'espace, la probabilité d'identité entre gènes est plus forte à courte distance qu'à longue distance) et une organisation spatiale de la variation génétique remarquable.

Un faible isolement par la distance à fine échelle spatiale (parcelle de 1 ha) a effectivement été observé chez l'espèce *Allolobophora chlorotica* [DUP 15], ce qui a permis d'estimer une distance de dispersion de gène d'environ 7 mètres par an. Les résultats d'autocorrélation spatiale montrent une structure spatiale de voisinage chez *A. chlorotica*, avec les individus voisins qui ont tendance à être plus proches génétiquement les uns des autres que des autres individus de la population (voir figure 7.3). Cependant ce type de résultat n'est pas généralisable, une absence d'isolement par la distance ayant été obtenue pour une autre espèce, sur la même parcelle.



**Figure 7.3.** Corrélogrammes (lignes pleines) de la distance génétique entre individus (â) d'*Allolobophora chlorotica* et résultat du test d'autocorrélation spatiale dans une parcelle du lycée agricole d'Yvetot en Haute-Normandie. Les lignes pointillées indiquent l'intervalle de confiance à 95 %. Valeurs significatives : \*  $P < 0.05$  [DUP 15].

De telles études de structure génétique à fine échelle spatiale permettent de mieux connaître l'importance de la dispersion active dans la variation génétique spatiale de ces espèces à faible capacité de dispersion. L'échelle d'une parcelle de 1 ha pour un ver de terre semble donc réaliste pour qu'aient lieu de tels événements de dispersion. Des études à des échelles spatiales plus grandes permettent de s'intéresser aux événements de dispersion passive. L'importance de la dispersion passive dans les déplacements des vers de terre et d'autres invertébrés du sol a en effet souvent été soulignée [COS 13, TOR 14]. De plus, les approches de génétique du paysage sont un moyen de mieux comprendre l'impact de l'environnement et de la structure paysagère sur les organismes vivant dans le sol (voir encadré 7.3).

#### 7.4.2. Variation génétique au sein des populations

Il est admis que la diversité génétique est importante pour le maintien de la viabilité et le potentiel évolutif et adaptatif des populations et des espèces. Il faut cependant faire la différence entre deux types de diversité génétique : la diversité génétique adaptative et la diversité génétique neutre [HOL 06]. La variation génétique adaptative est difficile à mesurer tandis que la variation génétique neutre est relativement commode à estimer en laboratoire à l'aide de marqueurs moléculaires polymorphes tels que les microsatellites ou les AFLPs. Le terme de neutre fait référence à un locus qui n'a pas d'effet sur la valeur sélective d'un génotype (par exemple en termes de survie et de descendance produite). La variation génétique neutre est la variation génétique estimée à l'aide de ces loci neutres. Ce type de variation n'apporte donc pas directement d'information sur le potentiel adaptatif d'une population ou d'une espèce, mais permet d'étudier des processus tels que les flux de gènes (voir section 7.4.1) et la dérive génétique.

Les effets de dérive génétique sont d'autant plus importants que la taille efficace des populations est petite.  $N_e$  aura donc une grande influence sur le degré général de diversité génétique dans les populations, et par conséquent sur le destin des allèles sous sélection.  $N_e$  affecte donc le potentiel adaptatif local. En dépit de son importance,  $N_e$  est un paramètre peu étudié chez les invertébrés du sol et très peu de choses sont connues sur les facteurs qui affectent  $N_e$  chez les vers de terre. Torres-Leguizamon *et al.* [TOR 14] ont cependant souligné que la fragmentation de l'habitat des vers de terre, due par exemple à certaines pratiques agricoles, causait des goulots d'étranglement démographiques qui se traduisent par une diminution drastique de  $N_e$  et donc une accentuation de perte de variabilité génétique par dérive génétique.

L'effet des systèmes de reproduction sur la diversité génétique au sein des populations a été peu documenté chez les vers de terre. Chez les espèces parthénogénétiques, une faible diversité génétique est attendue au sein des lignées clonales tandis que différentes lignées peuvent avoir des génotypes bien différents. Dans le cas de parthénogenèse par apomixie (c'est-à-dire sans méiose), des fréquences en hétérozygotes (*heterozygosities*)

importantes sont attendues [LOK 76]. En effet, les mutations ne peuvent pas être homozygotes et l'élimination des mutations récessives est impossible lors de la formation de clones. Chez les vers de terre parthénogénétiques, un doublement préméiotique du nombre de chromosomes suivi par une méiose a en général été observé, un système qui a des conséquences génétiques similaires à l'apomixie [DIA 11]. Certaines espèces telles que *Pontoscolex corethrurus* pourraient présenter un régime mixte de reproduction (parthénogenèse et amphimixie). Un changement vers un mode de reproduction uniparental, en garantissant la reproduction, permet aux petites populations de croître plus rapidement que si elles ne se reproduisaient que par reproduction croisée. Un tel effet peut réduire la durée de goulots d'étranglement démographiques. Cependant, une recombinaison réduite diminue la  $N_e$  des populations les rendant plus susceptibles de subir les effets de la dérive génétique.

## 7.5. Phylogéographie

La phylogéographie consiste à utiliser l'information génétique pour étudier la distribution géographique des lignées généalogiques [AVI 87] ; cette approche peut permettre de tester des hypothèses biogéographiques, de décrire l'évolution de l'isolement reproducteur (c'est-à-dire tout mécanisme empêchant ou limitant fortement l'hybridation de deux espèces habitant la même région, même lorsqu'elles sont étroitement apparentées) et d'inférer des processus impliqués dans l'origine, la distribution et le maintien de la biodiversité. Cette approche est particulièrement utile pour mieux comprendre les processus de colonisation à large échelle (voir encadré 7.4).

Les approches moléculaires ont été utilisées pour répondre à d'importantes questions concernant le processus d'invasion [CRI 15]. Quelle est l'identité taxinomique des espèces invasives ? Quelles sont leurs aires natives et leurs sources d'introduction ? Comment ces espèces réussissent-elles à voyager dans le monde entier ? Quels sont les vecteurs d'introduction primaire et ceux d'expansion secondaire dans l'aire d'introduction ? L'invasion est-elle le résultat d'une unique ou de multiples événements d'introduction ? Comment le processus d'invasion modifie la structure génétique des populations introduites ? Des goulots d'étranglement démographiques (*demographic bottlenecks*) caractérisent-ils le processus d'invasion ? Les populations invasives présentent-elles une variation génétique appauvrie ? Enfin, les approches moléculaires se sont montrées très efficaces pour reconstruire les histoires des invasions et ont permis d'entreprendre les études sur les forces évolutives et écologiques qui façonnent le caractère invasif.

### Encadré 7.4. La reconstruction génétique de l'histoire des invasions biologiques

Bien qu'environ 120 espèces de vers de terre soient reconnues comme pérégrines (ou cosmopolites), c'est-à-dire distribuées dans le monde entier [HEN 08], un faible

nombre d'entre elles a fait l'objet d'une étude traditionnelle de phylogéographie. L'une des rares études à l'échelle mondiale ayant fait l'objet de plusieurs publications (par exemple [FER 11, FER 16]) est celle portant sur le ver de terre parthénogénétique *Aporrectodea trapezoides*. L'un des clones mis en évidence chez cette espèce à l'aide de plusieurs marqueurs moléculaires mitochondriaux et nucléaires a été trouvé dans la plupart des régions échantillonnées. Une capacité à s'adapter à une large gamme de conditions environnementales ainsi qu'un succès reproducteur important pourraient expliquer le succès de la colonisation par ce clone [FER 11].

## 7.6. La sélection adaptative

La détection de signatures de sélection est maintenant possible à l'échelle du génome entier (par exemple [CAV 13]). Cette approche de scan génomique, qui n'a pas encore été utilisée chez les vers de terre, a le potentiel d'améliorer nos connaissances sur les bases génétiques de la valeur sélective, de l'adaptation et de la spéciation chez ces taxons. Cette approche permettrait d'améliorer l'estimation des paramètres populationnels, d'aider à la reconstruction de l'histoire évolutive des vers de terre et d'étudier l'adaptation des vers de terre aux changements environnementaux liés aux activités humaines (changement climatique, pollution, fragmentation de l'habitat).

## 7.7. Conclusion

Les méthodes moléculaires peuvent permettre d'élucider les processus écologiques et micro-évolutifs chez les invertébrés du sol, et les vers de terre en particulier. Elles sont cependant encore très peu utilisées à cet effet. Peu de données génomiques sont disponibles, ce qui rend plus difficile la mise en œuvre d'études de génomique des populations. L'écologie moléculaire des vers de terre est donc peu développée mais pourrait permettre de mettre en évidence chez ce taxon modèle des phénomènes évolutifs caractéristiques des sols.

## 7.8. Bibliographie

- [ADR 03] ADRIAENSEN F., CHARDON J.P., DE BLUST G., SWINNEN E., VILLALBA S., GULINCK H., MATTHYSEN E., « The application of "least-cost" modelling as a functional landscape model », *Landscape and Urban Planning*, n° 64, p. 233-247, 2003.
- [AND 13] ANDREW R.L., BERNATCHEZ L., BONIN A., BUERKLE C.A., CARSTENS B.C., EMERSON B.C., GARANT D., GIRAUD T., KANE N.C., ROGERS S.M., SLATE J., SMITH H., SORK V.L., STONE G.N., VINES T.H., WAITS L., WIDMER A., RIESEBERG L.H., « A road map for molecular ecology », *Molecular Ecology*, n° 22, p. 2605-2626, 2013.

- [AVI 87] AVISE J.C., ARNOLD J., BALL R.M., BERMINGHAM E., LAMB T., NEIGEL J.E., REEB C.A. SAUNDERS N.C., « Intraspecific phylogeography : the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics », *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 18, p. 489-522, 1987.
- [BAR 07] BAROT S., BLOUIN M., FONTAINE S., JOUQUET P., LATA J.C., MATHIEU J., « A tale of four stories : soil ecology, theory, evolution and the publication system », *PLoS One*, n° 2, e1248, 2007.
- [BLO 13] BLOUIN M., HODSON M.E., DELGADO E.A., BAKER G., BRUSSAARD L., BUTT K.R., DAI J., DENDOOVEN L., PERES G., TONDOH J.E., CLUZEAU D., BRUN J.J., « A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services », *European Journal of Soil Science*, n° 64, p. 161-182, 2013.
- [BRO 09] BROQUET T., PETIT E.J., « Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics », *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, n° 40, p. 193-216, 2009.
- [CAV 13] CAVANAGH C.R., CHAO S.M., WANG S.C. *et al.*, « Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, n° 110, p. 8057-8062, 2013.
- [CLO 01] CLOBERT J., *Dispersal*, Oxford University Press, Oxford, 2001.
- [COS 13] COSTA D., TIMMERMANS M.J.T.N., SOUSA J.P., RIBEIRO R., ROELOFS D., VAN STRAALLEN N.M., « Genetic structure of soil invertebrate populations : Collembolans, earthworms and isopods », *Applied Soil Ecology*, n° 68, p. 61-66, 2013.
- [CRI 15] CRISTESCU M.E., « Genetic reconstructions of invasion history », *Molecular Ecology*, n° 24, p. 2212-2225, 2015.
- [DAV 11] DAVEY J.W., HOHENLOHE P.A., ETTER P.D., BOONE J.Q., CATCHEN J.M., BLAXTER M.L., « Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing », *Nature Reviews Genetics*, n° 12, p. 499-510, 2011.
- [DEC 13] DECAËNS T., PORCO D., ROUGERIE R., BROWN G.G., JAMES S.W., « Potential of DNA barcoding for earthworm research in taxonomy and ecology », *Applied Soil Ecology*, n° 65, p. 35-42, 2013.
- [DEC 16] DECAËNS T., PORCO D., JAMES S.W., BROWN G.G., CHASSANY V., DUBS F., DUPONT L., LAPIED E., ROUGERIE R., ROSSI J.P., ROY V., « DNA barcoding reveals diversity patterns of earthworm communities in remote tropical forests of French Guiana », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 92, p. 171-183, 2016.

- [DIA 11] DIAZ COSIN D.J., NOVO M., FERNANDEZ R., « Reproduction of earthworms : sexual selection and parthenogenesis », dans *Biology of Earthworms*, Springer Verlag, Berlin, 2011.
- [DUP 09] DUPONT L., « Perspectives on the application of molecular genetics to earthworm ecology », *Pedobiologia*, n° 52, p. 191-205, 2009.
- [DUP 11] DUPONT L., LAZREK F., PORCO D., KING R.A., ROUGERIE R., SYMONDSON W.O.C., LIVET A., RICHARD B., DECAËNS T., BUTT K.R., MATHIEU J., « New insight into the genetic structure of the *Allolobophora chlorotica* aggregate in Europe using microsatellite and mitochondrial data », *Pedobiologia*, n° 54, p. 217-224, 2011.
- [DUP 12] DUPONT L., DECAËNS T., LAPIED E., CHASSANY V., MARICHAL R., DUBS F., MAILLOT M., ROY V., « Genetic signature of accidental transfer of the peregrine earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Clitellata, Glossoscolecidae) in French Guiana », *European Journal of Soil Biology*, n° 53, p. 70-75, 2012.
- [DUP 15] DUPONT L., GRÉSILLE Y., RICHARD B., DECAËNS T., MATHIEU J., « Fine-scale spatial genetic structure and dispersal constraints in two earthworm species », *Biological Journal of the Linnean Society*, n° 114, p. 335-347, 2015.
- [DUP 16] DUPONT L., PORCO D., SYMONDSON W.O.C., ROY V., « Hybridization relics complicate barcode-based identification of species in earthworms », *Molecular Ecology Resources*, n° 16, p. 883-894, 2016.
- [ELL 14] ELLEGREN H., « Genome sequencing and population genomics in non-model organisms », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 29, p. 51-63, 2014.
- [FER 11] FERNANDEZ R., ALMODOVAR A., NOVO M., GUTIERREZ M., COSIN D.J.D., « A vagrant clone in a peregrine species : Phylogeography, high clonal diversity and geographical distribution in the earthworm *Aporrectodea trapezoides* (Duges, 1828) », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 43, p. 2085-2093, 2011.
- [FER 16] FERNANDEZ R., NOVO M., MARCHAN D.F., COSIN D.J.D., « Diversification patterns in cosmopolitan earthworms : similar mode but different tempo », *Molecular Phylogenetics and Evolution*, n° 94, p. 701-708, 2016.
- [FIS 30] FISHER R.A., *The Genetical Theory of Natural Selection*, Oxford University Press, Oxford, 1930.
- [HEB 03] HEBERT P.D.N., CYWINSKA A., BALL S.L., DEWAARD J.R., « Biological identifications through DNA barcodes », *Proceedings of the Royal Society of London Series B : Biological Sciences*, n° 270, p. 313-321, 2003.

- [HEN 08] HENDRIX P.F., CALLAHAM M.A., DRAKE J.M., HUANG C.Y., JAMES S.W., SNYDER B.A., ZHANG W.X., « Pandora's box contained bait: the global problem of introduced earthworms », *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, n° 39, p. 593-613, 2008.
- [HOL 06] HOLDEREGGER R., KAMM U., GUGERLI F., « Adaptive versus neutral genetic diversity : implications for landscape genetics », *Landscape Ecology*, n° 21, p. 797-807, 2006.
- [HOL 08] HOLDEREGGER R., WAGNER H.H., « Landscape genetics », *Bioscience*, n° 58, p. 199-207, 2008.
- [KIN 08] KING R.A., TIBBLE A.L., SYMONDSON O.C., « Opening a can of worms : unprecedented sympatric cryptic diversity within British lumbricid earthworms », *Molecular Ecology*, n° 17, p. 4694-4698, 2008.
- [KNA 10] KNAPP M., HOFREITER M., « Next generation sequencing of ancient DNA : requirements, strategies and perspectives », *Genes*, n° 1, p. 227-243, 2010.
- [LAV 97] LAVELLE P., BIGNELL D., LEPAGE M., WOLTERS V., ROGER P., INESON .P, HEAL O.W., DHILLION S., « Soil function in a changing world : the role of invertebrate ecosystem engineers », *European Journal of Soil Biology*, n° 33, p. 159-193, 1997.
- [LAV 01] LAVELLE P., SPAIN A.V., *Soil Ecology*, Kluwer Scientific Publications, Amsterdam, 2001.
- [LOK 76] LOKKI J., « Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals, 7. Amount of heterozygosity in diploid populations », *Hereditas*, n° 83, p. 57-63, 1976.
- [MAN 03] MANEL S., SCHWARTZ M.K., LUIKART G., TABERLET P., « Landscape genetics : combining landscape ecology and population genetics », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 18, p. 189-197, 2003.
- [MAT 10] MATHIEU J., BAROT S., BLOUIN M., CARO G., DECAËNS T., DUBS F., DUPONT L., JOUQUET P., NAI P., « Habitat quality, conspecific density, and habitat pre-use affect the dispersal behaviour of two earthworm species, *Aporrectodea icterica* and *Dendrobaena veneta*, in a mesocosm experiment », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 42, p. 203-209, 2010.
- [MCR 06] MCRAE B.H., « Isolation by resistance », *Evolution*, n° 60, p. 1551-1561, 2006.
- [NOV 10a] NOVO M., ALMODOVAR A., FERNANDEZ R., TRIGO D., COSIN D.J.D., « Cryptic speciation of hormogastrid earthworms revealed by mitochondrial and nuclear data », *Molecular Phylogenetics and Evolution*, n° 56, p. 507-512, 2010.

- [NOV 10b] NOVO M., ALMODOVAR A., FERNANDEZ R.M., GUTIERREZ M., COSIN D.J.D., « Mate choice of an endogamic earthworm revealed by microsatellite markers », *Pedobiologia*, n° 53, p. 375-379, 2010.
- [NOV 13] NOVO M., FERNANDEZ R., GRANADO-YELA C., LOPEZ M.G., COSIN D.J.D., « Does the order of copulation matter ? Experimental paternity analyses in the earthworm *Hormogaster elisae* (Annelida : Hormogastridae) », *Pedobiologia*, n° 56, p. 97-104, 2013.
- [PAU 14] PAULS S.U., ALP M., BALINT M., BERNABO P., CIAMPOR F., CIAMPOROVA-ZATOVICOVA Z., FINN D.S., KOHOUT J., LEESE F., LENCIONI V., PAZ-VINAS I., MONAGHAN M.T., « Integrating molecular tools into freshwater ecology : developments and opportunities », *Freshwater Biology*, n° 59, p. 1559-1576, 2014.
- [RIC 10] RICHARD B., DECAËNS T., ROUGERIE R., JAMES S.W., PORCO D., HEBERT P.D.N., « Re-integrating earthworm juveniles into soil biodiversity studies : species identification through DNA barcoding », *Molecular Ecology Resources*, n° 10, p. 606-614, 2010.
- [STO 07] STORFER A., MURPHY M.A., EVANS J.S., GOLDBERG C.S., ROBINSON S., SPEAR S.F., DEZZANI R., DELMELLE E., VIERTLING L., WAITS L.P., « Putting the “landscape” in landscape genetics », *Heredity*, n° 98, p. 128-142, 2007.
- [TAY 06] TAYLOR P., FAHRIG L., WITH K.A., « Landscape connectivity : back to the basics », dans *Connectivity Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, 2006.
- [TOR 14] TORRES-LEGUIZAMON M., MATHIEU J., DECAËNS T., DUPONT L., « Genetic structure of earthworm populations at a regional scale: inferences from mitochondrial and microsatellite molecular markers in *Aporrectodea icterica* (Savigny 1826) », *Plos One*, n° 9, e101597, 2014.
- [VIK 97] VIKTOROV A.G., « Diversity of polyploid races in the family Lumbricidae », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 29, p. 217-221, 1997.
- [VOR 14] VORONEY P., HECK R.J., « Soil habitat », dans E.A. PAUL (DIR.), *Soil microbiology, Ecology and Biochemistry*, Academic Press-Elsevier, Oxford, 2014.
- [WAD 88] WADE M.J., MCCAULEY D.E., « Extinction and recolonization : their effects on the genetic differentiation of local populations », *Evolution*, n° 42, p. 995-1005, 1988.
- [WRI 31] WRIGHT S., « Evolution in Mendelian populations », *Genetics and Molecular Research*, n° 16, p. 97-159, 1931.

# Rétroactions dans les sols : évidences et implications théoriques

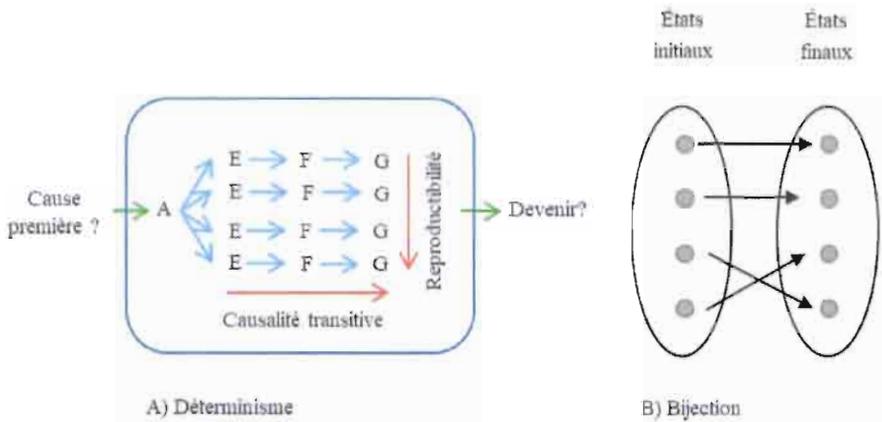
---

Les écosystèmes, et en particulier les sols, sont complexes. Cette affirmation est devenue un lieu commun. Pourtant le terme « complexe » est loin d'être neutre et implique une certaine perception des choses, de « l'économie de la nature » qui est loin de faire l'unanimité dans les cercles scientifiques. En effet, accepter la notion de complexité et ses corollaires implique d'adhérer, ou à défaut, de reconnaître certaines prises de position profondes vis-à-vis de la démarche scientifique. Dans ce chapitre, nous nous attacherons à rappeler ce que l'on entend par système complexe et ce que cela implique. Nous verrons ce que la théorie des systèmes complexes peut nous apporter pour l'étude et la compréhension du fonctionnement des sols et de la zone critique. Nous discuterons des implications sur la dynamique des sols.

### 8.1. Les sols, des systèmes complexes ou compliqués ?

Un coup de bêche dans un sol suffit pour prendre conscience de la première évidence : les sols sont constitués d'un très grand nombre d'éléments : ils résultent de l'assemblage de particules minérales, d'agrégats, de matière organique, et d'organismes vivants tels que les racines, les champignons, les bactéries, les protistes, et les invertébrés. Tous ces éléments étant aussi diversifiés les uns que les autres. La grande diversité et abondance de ces éléments en font des systèmes profondément compliqués. D'après les tenants du réductionnisme, si les sols étaient « seulement » compliqués, nous serions capables de prédire leur état initial et prochain, en connaissant leur état actuel et les règles de fonctionnement des éléments individuels les constituant. En effet

le réductionnisme est basé sur la notion de causalité transitive, qui implique qu'une modification de l'état d'un système aboutit à un seul état futur, et que cette modification est reproductible si l'expérience est réalisée à nouveau dans les mêmes conditions. Laplace disait : « Nous devons envisager l'état présent de l'univers comme l'effet de son état antérieur et comme la cause de celui qui va suivre. » Cette vision postule qu'il y a une certaine bijectivité entre état initial et final : à un état initial correspond un seul état final (voir figure 8.1). Lorsque cette vision est appliquée dans un contexte linéaire, c'est-à-dire sans rétrocontrôle entre éléments, elle pose la question du commencement et de la fin.

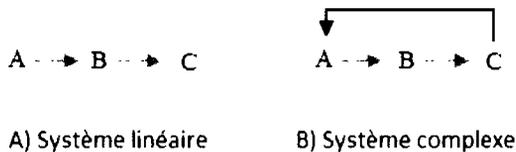


**Figure 8.1.** Deux aspects fondamentaux du réductionnisme : A) un changement du système entraîne une chaîne de réactions : c'est la causalité transitive. Cette réaction se produit à chaque fois que le changement est appliqué : elle est reproductible. L'état d'un système vient donc d'un état initial, et va vers un état final ; B) du fait de la linéarité de la chaîne de réaction, à un état initial du système correspond un état final, et vice versa : il y a bijection.

Le réductionnisme a prouvé son utilité à travers d'innombrables découvertes scientifiques dans toutes les disciplines, et constitue la base du raisonnement scientifique. Cependant il a été fortement remis en cause au XX<sup>e</sup> siècle par le mouvement de pensée de l'holisme (J.C. Smuts), cristallisé plus récemment autour du concept du système complexe (Edgard Morin). Cette opposition entre réductionnisme et holisme partage encore de nos jours la communauté scientifique. Sans prendre position dans ce débat, nous allons examiner les arguments des tenants des systèmes complexes, puis réfléchir aux leçons que nous pouvons en tirer.

## 8.2. Importance des boucles de rétroactions dans le fonctionnement des systèmes

Il n'y a pas de définition unique d'un système complexe, mais la plupart des conceptions mettent en exergue un même corpus d'aspects, qui d'après les adeptes de ce point de vue, ne sont pas explicables, étudiables, voire sont incompatibles, avec l'approche réductionniste. Le point central est probablement l'attention portée à l'existence de boucles de rétroactions entre éléments du système, avec toutes les conséquences que cela implique. L'approche réductionniste est particulièrement bien adaptée aux raisonnements considérant des processus linéaires, signifiant ici des interactions unidirectionnelles (voir figure 8.2 (A)).



**Figure 8.2.** Les systèmes complexes se distinguent des systèmes compliqués par l'existence de boucles de rétroactions ; linéaire signifie ici orienté d'un point vers un autre, sans rétrocontrôle

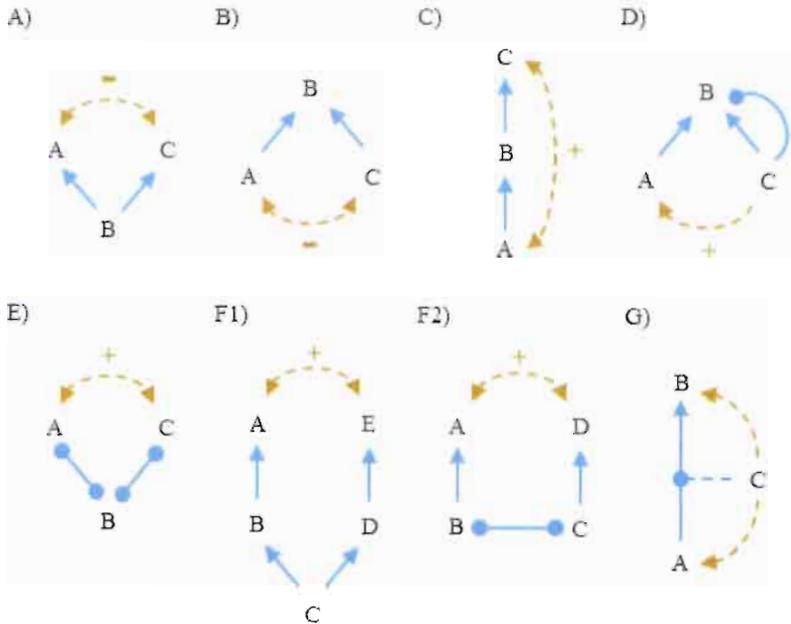
Dans ce contexte, en l'absence de phénomène chaotique, il est aisé de prédire la propagation d'un effet le long de la chaîne de causalité, car les éléments initiaux et finaux ne sont pas connectés et ne s'influencent donc pas. Dans la figure 8.2 (A), il est facile de calculer analytiquement, par transitivité, l'effet d'une variation de A sur C, si l'on connaît les lois d'interactions entre A et B et entre B et C. Les systèmes complexes se distinguent de ce cas par la présence de boucles de rétroactions entre éléments. En introduisant un seul lien entre C et A (voir figure 8.2 (B)), on crée une boucle de rétroactions qui rend impossible de calculer de manière triviale l'effet d'une perturbation de A sur C, même si on connaît toutes les lois d'interactions entre les différents composants du système. Cet effet ne peut plus être estimé qu'à travers des simulations, le système est dit irréductible. L'ajout de cette boucle de rétroaction nous fait passer d'un système dans lequel le comportement du système est prévisible simplement à partir des règles de fonctionnement, à un système dont le comportement n'est pas prévisible *a priori* à partir du fonctionnement de ses composants. Le système est plus complexe que la somme de ses composants.

Nous allons maintenant présenter des exemples écologiques d'interactions indirectes linéaires (figure 8.2 (A)), puis complexes (figure 8.2 (B)).

### 8.2.1. Interactions indirectes simples dans les écosystèmes

Sept grands types d'interactions indirectes élémentaires ont été mis en évidence dans les écosystèmes [SOT 15, WOO 94] :

– la compétition interspécifique (voir figure 8.3 (A)) est une situation où deux espèces utilisent la même ressource. La consommation de la ressource commune par une espèce nuit à l'autre espèce, par limitation par les ressources. L'écologie végétale fourmille d'exemples montrant ce type d'effet ;



**Figure 8.3.** Les principaux types d'interactions indirectes sans rétroaction dans les écosystèmes. Les flèches indiquent les flux de matière. Les traits terminés par des ronds indiquent les relations non trophiques. Les traits pleins bleus indiquent les interactions directes. Les traits marron en pointillé indiquent les effets indirects. Les signes « plus » indiquent une relation indirecte bénéfique. Les signes « moins » indiquent les relations indirectes négatives. A) compétition interspécifique, B) compétition apparente, C) cascade trophique, D) défense partagée, E) facilitation indirecte, F1) mutualisme indirect par exploitation, F2) mutualisme indirect par interférence, G) modification d'une interaction.

– la compétition apparente (voir figure 8.3 (B)) est un cas où deux proies sont consommées par le même prédateur. L'augmentation de l'abondance d'une des proies diminue indirectement l'abondance de l'autre proie par augmentation de la densité du prédateur ;

– les cascades trophiques (voir figure 8.3 (C)) concernent les cas où les espèces sont impliquées dans des relations trophiques (proies – prédateur) linéaires, où certaines espèces sont consommées par d'autres. Si par exemple C mange B qui mange A, une augmentation de C entraîne indirectement une augmentation de A par une diminution de B. Ces effets ont été particulièrement étudiés en milieu aquatique, et il a été suggéré qu'ils devraient être théoriquement moins forts dans les sols [DYE 03]. Pourtant de nombreux exemples montrent leur existence dans les réseaux trophiques des sols [VAN 01, WAR 02] ;

– la défense partagée (voir figure 8.3 (D)) est un cas asymétrique de relation bénéfique indirecte, où deux espèces sont consommées par le même prédateur, mais une des espèces possède des capacités de défense qui réduisent l'abondance du prédateur commun, et favorisent ainsi l'autre proie. C'est un cas typique des relations plantes-herbivores ;

– la facilitation indirecte (voir figure 8.3 (E)) est une relation bénéfique indirecte entre deux espèces qui sont en compétition avec un compétiteur commun. Dans ce cas, l'effet d'une des espèces sur le compétiteur commun profite à l'autre espèce. Par exemple, l'expansion actuelle des plantes crassulacées (CAM) dans les zones arides a été expliquée par le fait que les arbres sont en compétition avec les herbacées, qui sont un compétiteur des CAM [YU 15]. Les changements climatiques favorisent les arbres par rapport aux herbacées, du fait de processus hydrauliques, ce qui favorise les CAM par diminution de l'effet compétitif des herbacées sur les CAM ;

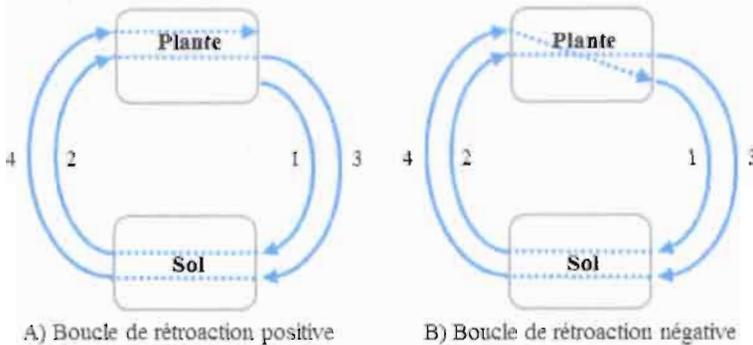
– le mutualisme indirect (voir figures 8.3 (F1) et (F2)) génère une relation indirecte bénéfique entre deux prédateurs lorsque leurs proies sont en compétition pour la même ressource trophique (mutualisme indirect par exploitation, figure 8.3 (F1)) ou non trophique (mutualisme indirect par interférence, figure 8.3 (F2)). Si la relation est trophique (exploitation), l'augmentation du prédateur A augmente la ressource commune C, par effet cascade trophique *via* l'espèce B intermédiaire, ce qui augmente la ressource D consommée par l'autre prédateur (E). Dans le mutualisme indirect par interférence, l'augmentation du prédateur A favorise la proie de l'autre prédateur D si les proies de A et D sont en compétition ;

– la modification d'une interaction (voir figure 8.3 (G)) est la modification des relations entre deux espèces par une espèce tierce. La relation entre les deux espèces peut être trophique ou compétitive, mais l'effet de l'espèce tierce n'est ni trophique ni compétitive (sinon nous serions dans l'un des cas précédents). Plusieurs mécanismes peuvent générer ce type d'interaction indirecte. Par exemple, la création d'abris par une espèce peut permettre à d'autres espèces de se protéger de la prédation ou des conditions extérieures. Dans ce cas, on dit que l'espèce est un ingénieur de l'écosystème [JON 94]. Un cas classique est celui des plantes nurses qui protègent d'autres plantes des herbivores et créent des îlots de biodiversité [STA 01]. L'effet peut aussi consister en un changement de comportement de la proie ou du prédateur induit par la présence d'une espèce tierce. Il a été montré par exemple que la présence d'un carabe prédateur

de vers de terre augmente la croissance des plantes par un effet indirect sur le comportement des vers. En effet, la présence du prédateur induit un changement de comportement des vers de terre qui concentrent leurs activités plus en profondeur. Il en résulte une plus grande porosité du sol et une plus grande quantité d'azote et de phosphore dans le sol, qui aboutissent à une plus grande croissance des plantes [ZHA 13].

### 8.2.2. Les boucles de rétroactions dans les sols

Dans les sols, les réseaux d'interactions comportent généralement de nombreux acteurs impliqués dans des boucles de rétroactions. Les effets indirects par rétroactions sont nombreux, mais peu aisément identifiables, parce qu'ils font justement partie d'un système intégré où il est difficile d'isoler une partie du système, et aussi parce qu'ils opèrent souvent sur des pas de temps longs, supérieurs à la décennie. Les boucles de rétroactions impliquent souvent des organismes vivants, telluriques, aériens ou aquatiques, et plusieurs composantes abiotiques, comme le sol, l'eau ou des nutriments. Cela illustre bien le fait qu'en réalité tous les organismes sont interconnectés et ont tous un impact sur l'environnement, de manière indirecte, à des degrés divers. Ceci souligne l'intérêt des approches intégrées comme celle proposée par le concept de la zone critique. Deux types de boucles de rétroactions ont été nettement plus étudiées dans les sols : « la boucle de rétroaction plante-sol », et les « relations épigées-endogées ».

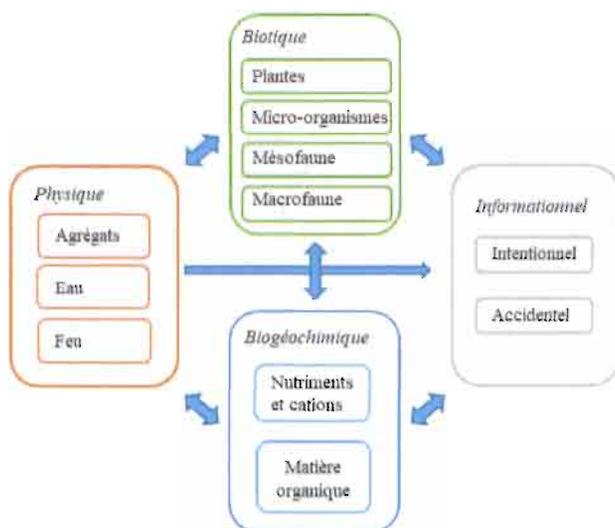


**Figure 8.4.** Les deux types de rétroaction plante-sol identifiés par Ehrenfeld [EHR 05], l'épaisseur des flèches indique l'intensité de l'effet

Deux grands types de boucles de rétroactions plante-sol ont été identifiés : les boucles bénéfiques et les boucles négatives [EHR 05] (voir figure 8.4). Il semblerait que ces boucles de rétroactions soient plus intenses dans les milieux extrêmes, dans les relations plantes-mutualistes et plantes-pathogènes [EHR 05]. Dans les boucles de rétroactions positives (voir figure 8.4 (A)), l'effet des plantes sur le compartiment du sol induit un effet bénéfique sur la plante, alors que dans les boucles négatives

(voir figure 8.4 (B)), l'effet des plantes sur le sol induit un effet du compartiment sol sur la plante qui réduit l'effet de la plante sur le sol, et ainsi de suite, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus d'effet du sol sur la plante. Le compartiment plante se redéveloppe alors et le cycle reprend (voir figure 8.4). Les boucles de rétroactions peuvent être décrites par plusieurs caractéristiques [EHR 05] :

- la spécificité : est-ce que les interactions concernent des groupes d'organismes de manière générale, ou sont-elles restreintes à un groupe bien déterminé ?
- les mécanismes écologiques impliqués : s'agit-il d'interactions biotiques (prédation, mutualisme, etc.) ou abiotiques ?
- l'échelle de temps et d'espace : combien de temps est-il nécessaire pour que la boucle de rétroaction fasse effet ? Échelles de temps écologiques ou géologiques ? Surface petite ou au contraire très grande ?
- l'intensité du *feedback* : il peut être très fort ou léger, voire absent [BIN 98] ;
- la complexité, entendue ici par le nombre d'acteurs impliqués dans la boucle de rétroaction.



**Figure 8.5.** Les quatre composants principaux intervenant dans les boucles de rétroactions dans les sols (inspirée de [EHR 05]) ; les sous-composants interagissent entre eux, mais les interactions ne sont pas figurées, dans un souci de clarté de la figure

Les boucles de rétroactions dans les sols sont très diverses [WAR 02] et peuvent impliquer quatre grands types de mécanismes qui peuvent interagir entre eux : physiques, biogéochimiques, biotiques et informationnels [EHR 05, ODU 59]. Elles sont présentées

en détail dans les chapitres 2 et 4 de cet ouvrage. Elles sont toutes connues depuis longtemps, mais les mécanismes informationnels, c'est-à-dire basés sur des interactions *via* des signaux, n'ont reçu une attention réelle que très tardivement en écologie.

Les composants physiques. Trois grands composants physiques sont impliqués dans les boucles de rétroactions dans les sols :

- les agrégats. Ils sont à la fois le produit des activités biologiques des plantes, des invertébrés et des micro-organismes, et un facteur déterminant fortement leur activité. Les agrégats créent des conditions locales particulières qui régulent en particulier l'activité des micro-organismes et donc les cycles biogéochimiques. Ceci impacte en bout de chaîne les organismes qui ont contribué à la formation des agrégats ;

- l'eau dans le sol conditionne fortement l'activité des organismes dans le sol. Sa distribution est déterminée indirectement par l'activité des organismes à travers leurs effets sur la porosité du sol, et directement par le processus dit de « pompe hydraulique » des plantes [HOR 98] : certaines plantes sont capables de redistribuer spatialement l'eau dans le sol. Ceci a pour conséquence d'activer localement les micro-organismes et de rendre certaines réactions chimiques possibles, ce qui se répercute sur la plante ;

- le feu. Dans de nombreux endroits, le feu est un acteur naturel déterminant du fonctionnement des écosystèmes. Il a été montré que non seulement certaines plantes sont adaptées, voire dépendantes du feu, mais qu'en plus, elles le promeuvent à travers la composition chimique de leurs feuilles et tiges, qui les rend hautement inflammables. Les plantes sur sols pauvres étant plus inflammables, elles favorisent les feux dans ces zones. L'accumulation des feux contribue à une perte progressive en nutriment et à un changement des propriétés physico-chimiques des sols, comme l'hydrophobie, et favorise ainsi les plantes adaptées au feu [HOF 03].

Les composants biogéochimiques. Les processus biogéochimiques interviennent quasiment dans toutes les boucles de rétroactions et dépendent des mécanismes physiques et des processus biotiques. Leur mise en évidence est complexe, car les différents mécanismes sont souvent interdépendants, de sorte que la manipulation d'un facteur impacte les autres mécanismes, non ciblés. Faire la liste des mécanismes biogéochimiques serait trop long, mais nous pouvons au moins dégager quatre voies biogéochimiques très fréquentes :

- le pH du sol : il est modifié par les racines des plantes, par différents mécanismes, afin de mettre en solution les nutriments du sol pour que les plantes puissent les absorber. Cette boucle de rétroaction par acidification a de nombreuses conséquences sur le microbiote, en favorisant certaines communautés, et aussi sur la dynamique de la communauté végétale, soit en excluant certaines espèces (stabilisation de la communauté) soit en créant des successions végétales ;

- les cations du sol : ils sont libérés du sol par les plantes et les micro-organismes *via* différents mécanismes tels que l'acidification ou la libération d'enzymes extra-

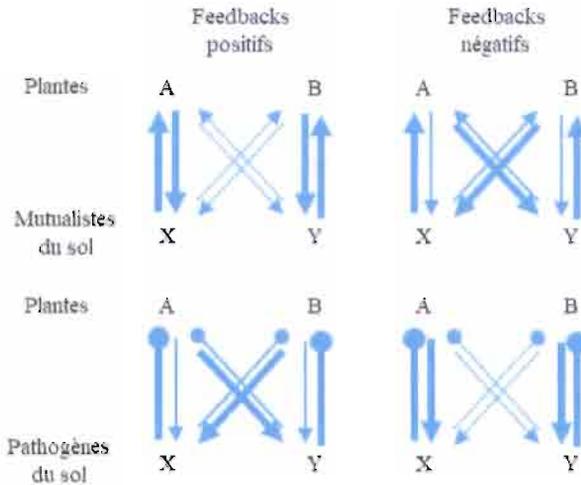
cellulaires. Cette mise en solution profite aux organismes qui la provoquent et aboutit à l'évolution des sols en partie par lessivage. Elle a donc typiquement des conséquences sur le long terme ;

- le carbone : en tant que constituant majeur du sol, son implication dans les boucles de rétroaction a été mise en évidence très tôt, en particulier le long des successions. L'idée est que les plantes produisent du carbone qui retourne au sol, ce qui modifie les propriétés du sol sur le long terme, et affecte la croissance des plantes, pouvant potentiellement générer des successions végétales. Ces successions concernent typiquement des échelles de temps supérieures à la décennie ;

- l'azote du sol : en tant qu'élément limitant majeur de la croissance des plantes, il intervient dans de nombreuses boucles de rétroaction plante-sol. Il a été montré que les plantes ont développé différentes stratégies de manipulation des acteurs du cycle de l'azote du sol, afin de récupérer cet élément sous une de ses formes [SUB 15]. Il est également connu que la concentration en tannins de la litière est déterminée génétiquement chez le peuplier, et sélectionne les communautés détritvives associées aux arbres [WHI 06]. Finalement les différents génotypes d'arbres aboutissent à la sélection de différentes communautés d'organismes associés et à des modalités contrastées de recyclage de la matière organique. Il y a une chaîne de causalité depuis les gènes jusqu'à l'écosystème, ce qui constitue un exemple de phénotype étendu [WHI 08].

Les composants informationnels. Cette catégorie de composants fait référence aux molécules, ou signaux d'autre nature (sonores ou visuels par exemple), qui véhiculent des informations, c'est-à-dire qui vont induire une réaction de l'organisme receveur, sans qu'il y ait de transfert significatif de matière. Les composants informationnels sont donc basés sur des relations non trophiques. Dans le cas des molécules, ce sont souvent des produits métaboliques dérivés, produits au cours de réactions chimiques. Dans les sols, ils se présentent souvent sous forme de molécules organiques dissoutes, qui vont induire des réactions en particulier chez les micro-organismes ou les plantes [DEA 16]. Ces substances dites « hormone-like », ou ectocrines [LUC 47] se distinguent des vraies hormones qui circulent à l'intérieur du corps de l'organisme et sont produites puis détectées par des tissus spécifiques [HUX 35]. Ces molécules ont souvent des effets « densité-dépendants », un phénomène nommé « quorum sensing », et affectent directement l'expression des gènes chez les bactéries [TAG 03]. La même molécule peut avoir des effets bénéfiques ou néfastes selon l'organisme récepteur. Enfin, il convient de noter que les molécules peuvent être émises soit intentionnellement, il s'agit alors d'une stratégie adaptative, soit par inadvertance, c'est-à-dire de manière non intentionnelle. Dans ce dernier cas, on parle d'information publique [DAL 05].

Les composants biotiques. On peut affirmer que la plupart des organismes du sol sont impliqués dans des boucles de rétroaction. Les plus connues sont celles impliquant les micro-organismes et les plantes, les herbivores et les plantes, ainsi que les pathogènes et les mutualistes. La modélisation des boucles de rétroactions purement biotiques les plus simples [BEV 97, BEV 03] montre que des boucles de rétroactions peuvent aboutir à des comportements inattendus.



**Figure 8.6.** Émergence de boucles de rétroactions positives et négatives à partir d'interactions pathogènes ou mutualistes dans les sols, modifiée de [BEV 03]. Les flèches indiquent les effets positifs, les ronds indiquent les effets négatifs. L'espèce impactée est celle indiquée par la flèche ou le rond. L'épaisseur des traits est proportionnelle à l'intensité relative des interactions.

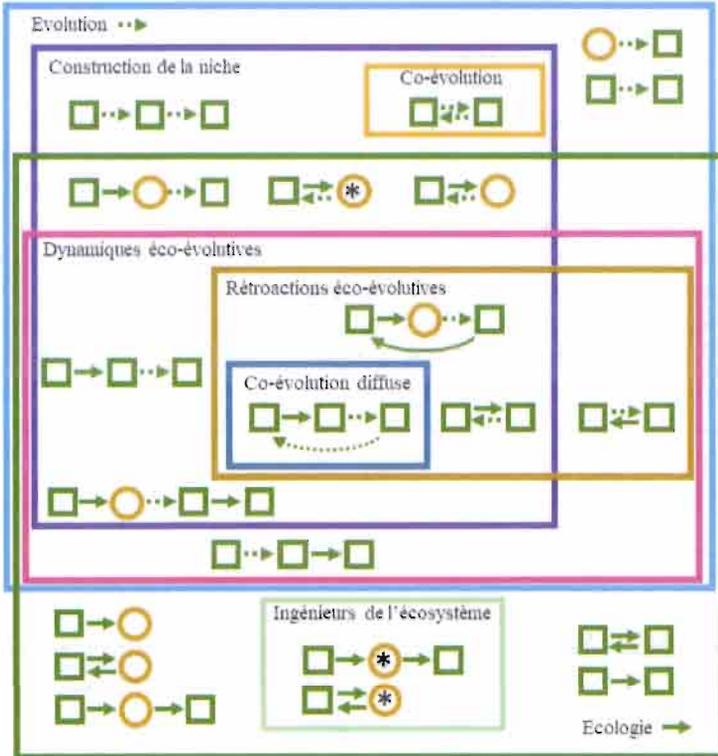
Par exemple, des rétroactions positives peuvent émerger avec des agents pathogènes lorsque les plantes en compétition sont affectées par un pathogène spécifique et favorisent le pathogène de l'autre plante (voir figure 8.6 en bas à gauche). De la même manière, des boucles de rétroactions négatives peuvent émerger en présence d'agents mutualistes lorsqu'une des plantes favorise le mutualiste préférentiel de l'autre espèce (voir figure 8.6 en haut à droite).

### 8.3. Conséquences des rétroactions sur le système

#### 8.3.1. Dynamiques éco-évolutives

Il apparaît maintenant évident qu'il existe une très grande diversité de rétroactions dans les sols. Lorsque celles-ci ont des conséquences uniquement fonctionnelles, non

héritables, et n'impliquant que des composants biotiques, on parle de processus écologiques purs (voir figure 8.7). Lorsque ces modifications impliquent une modification physique ou chimique de l'environnement, avec des conséquences uniquement fonctionnelles, on dit que les organismes sont des ingénieurs de l'écosystème. Ces modifications peuvent affecter les organismes eux-mêmes, mais aussi les autres organismes.



**Figure 8.7.** Les différentes boucles de rétroactions rencontrées dans les sols. Les carrés représentent des composants biotiques alors que les ronds représentent des composants abiotiques. Les flèches pleines représentent des effets écologiques alors que les flèches en pointillé indiquent des effets évolutifs. Les étoiles indiquent des effets physiques, modifié de [MAT 14].

Dans certains cas, les modifications sont telles qu'elles aboutissent à l'évolution des organismes impactés par ces modifications. En effet, en modifiant leur environnement, les organismes modifient les pressions de sélection à la fois pour leurs descendants, un processus généralement appelé héritabilité écologique, et pour les autres organismes affectés par cette modification du milieu. On parle alors de construction de niche.

Les boucles de rétroactions peuvent donc avoir deux types de conséquences sur les sols :

- soit les conséquences sont immédiates, et aboutissent à la modification des paramètres du système (flux, interactions) sans modifier les composants eux-mêmes. On parle de dynamique écologique ;
- soit les conséquences sont plus profondes et entraînent un changement interne des composants du système. On parle de dynamique évolutive.

Ces dynamiques peuvent interagir : des dynamiques écologiques peuvent aboutir à des dynamiques évolutives, qui peuvent dans certains cas aboutir à de nouvelles dynamiques écologiques. De manière générale, on parle alors de dynamiques éco-évolutives. Lorsque ces dynamiques rétroagissent sur les composants qui les produisent, on parle de boucle de rétroaction éco-évolutive. Lorsque ces boucles ne font intervenir que des acteurs biotiques, on parle de co-évolution diffuse. Un exemple récemment mis en évidence est le rôle des agrégats de sol, formés de manière spontanée ou sous l'action des vers de terre et des plantes, qui par leur variabilité sont autant de milieux permettant l'existence de différentes communautés de micro-organismes du fait de processus écologiques et même évolutifs au sein des agrégats [RIL 17]. Ceci constitue un exemple d'auto-organisation écologique et évolutive.

### 8.3.2. *Propriétés émergentes*

Nous avons vu que les boucles de rétroactions génèrent des dynamiques difficiles, voire impossibles, à prédire à partir de la description des interactions élémentaires dans les sols. Ce fonctionnement non prévisible, parfois appelé irréductibilité ou imprédictibilité, constitue une propriété émergente du système, un aspect propre aux systèmes complexes. Cette notion de propriété émergente a été abondamment discutée. Au cœur du débat réside la place de l'observateur : est-ce que l'émergence est une propriété intrinsèque du système (objective) ou est-ce le symptôme d'une méconnaissance du système (une limite subjective de l'observateur) ? Il faut noter que le concept d'émergence reste flou et a été défini de plusieurs manières [CHE 13]. Un point central à toutes les définitions est qu'il est possible de considérer le système à au moins deux échelles : microscopique, et macroscopique. Il y a émergence s'il y a nouveauté à l'échelle macroscopique par rapport à l'échelle microscopique. C'est le cas entre autres si un concept ne peut servir à décrire le système qu'à l'échelle macroscopique. Par exemple les sols sont constitués d'agrégats. La densité apparente du sol traduit le volume d'interespaces entre les pores dans un volume donné, et n'a de sens qu'à une échelle supérieure à l'agrégat : elle n'a pas de sens à l'échelle des agrégats du sol, bien que le sol soit composé d'agrégats.

### 8.3.3. Organisation hiérarchique, causalité ascendante et descendante

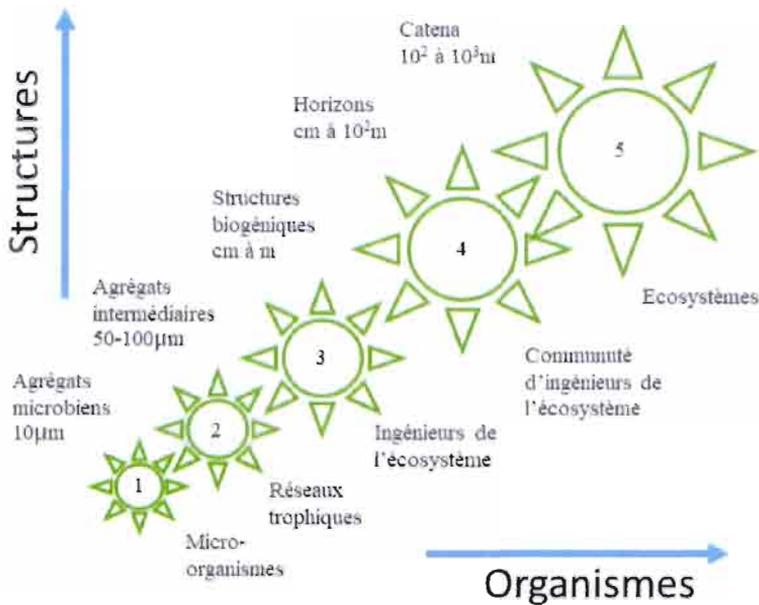
Afin de décrire cette dualité micro – macroscopique, il est coutumier de dire qu'il y a deux niveaux d'organisation : le niveau inférieur, microscopique, et le niveau supérieur, macroscopique. On peut faire remarquer que les composants élémentaires d'un système peuvent eux-mêmes être, ou interagir avec des systèmes composés d'éléments plus petits, et ainsi de suite, jusqu'à ce qu'on atteigne les éléments les plus petits possible. Au final il y a donc une hiérarchie de niveaux d'organisation.

La théorie de la hiérarchie a identifié plusieurs propriétés qui se vérifient toujours dans les systèmes hiérarchiques [ALL 09] :

- les forces reliant les éléments aux autres au sein d'un niveau d'organisation sont très fortes dans les niveaux inférieurs et s'amoindrissent vers les hauts niveaux ;
- les changements sont plus fréquents dans les niveaux inférieurs que dans les niveaux supérieurs ;
- les niveaux supérieurs contraignent les niveaux inférieurs, mais les niveaux inférieurs peuvent aussi influencer les niveaux supérieurs : principe de causalité descendante et ascendante. Dans les cas des réseaux trophiques, ce principe est développé dans la problématique « top down versus bottom up » ;
- si les niveaux supérieurs sont constitués par les niveaux inférieurs, on dit que le système est emboîté. Par exemple les tissus sont constitués de cellules et forment un système emboîté. En revanche, dans un réseau trophique le prédateur en haut de chaîne n'est pas constitué de proies : le système n'est pas hiérarchique.

L'aspect hiérarchique de l'organisation des sols est connu depuis longtemps. Son lien avec les activités biologiques a été formalisé en particulier par Patrick Lavelle [LAV 16]. Les sols sont constitués de micro-agrégats composés d'éléments minéraux, de sable, d'argile agglomérés entre eux par de la matière organique, les hyphes de champignons. Ces micro-agrégats sont eux-mêmes agrégés en agrégats de taille supérieure, et ainsi de suite jusqu'à ce qu'on obtienne un catena complet. L'assemblage de ces structures se fait essentiellement par les organismes du sol, à des échelles de temps et d'espace propres, que l'on appelle des domaines fonctionnels. Ainsi les plantes créent la rhizosphère, les vers de terre la drilosphère, et ainsi de suite. Au final, les sols apparaissent comme des mosaïques de domaines fonctionnels. Comme nous l'avons vu plus tôt, ces organismes qui modifient leur environnement et impactent d'autres espèces sont appelés ingénieurs de l'écosystème. L'impact des ingénieurs sur les organismes appartenant à un niveau d'organisation inférieur constitue une causalité descendante. C'est par exemple le cas du rumen externe, à l'occasion duquel un organisme va ingérer de la matière organique et la mettre en contact avec des micro-organismes, qui vont alors être activés. L'impact des ingénieurs sur des niveaux d'organisation supérieure

au leur, comme sur les profils pédologiques, le microrelief, voire le paysage, est également largement documenté dans les sols au travers des concepts de la biogéomorphologie [STA 06] et du phénotype étendu [PHI 09].



**Figure 8.8.** Organisation hiérarchique des sols par auto-organisation. Les différents organismes du sol modifient leur environnement à leur échelle, dite « domaine fonctionnel ». Ces modifications interagissent entre elles à différentes échelles de temps et par accumulation aboutissent à la formation des catenas de sols, modifié de [LAV 16].

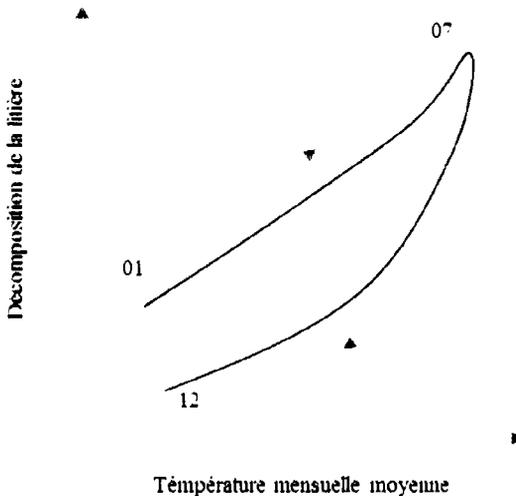
### 8.3.4. Auto-organisation

Les systèmes complexes ouverts peuvent présenter un type d'émergence particulier, appelé l'auto-organisation. L'auto-organisation est l'apparition d'ordre à partir d'un système désorganisé, du fait des interactions entre ses composants. Le processus est spontané et auto-entretenu. Il ne nécessite pas l'intervention d'un agent extérieur. Les sols sont de ce point de vue des systèmes auto-organisés car ils sont la résultante des nombreuses interactions, biotiques et abiotiques, qui ont lieu dans les sols. Le processus de formation des sols est par exemple spontané, du moment qu'il y a des agents biotiques. Une conséquence importante de l'auto-organisation pour l'étude des sols est l'émergence de patrons spatiaux générés par les processus internes, sans qu'il y ait de facteur externe forçant. C'est le cas classique de la brousse tigrée, dans laquelle les boucles de rétroactions plante-sol-eau et termites génèrent et entretiennent

une distribution spatiale de la végétation en tâche, avec des alternances sol nu-plantes [BON 15, VAL 99]. Ce mécanisme peut donc générer des patrons spatiaux clairs sans hétérogénéité initiale du milieu. Cela illustre qu'un patron spatial d'une propriété d'un sol n'est pas nécessairement la résultante de la structure spatiale d'un facteur forçant le système, comme la roche mère.

### 8.3.5. Hystérèse

Le comportement d'hystérèse est connu depuis longtemps par les physiciens du sol, et reçoit actuellement une grande attention en écologie dans le contexte des changements globaux. Il y a hystérèse lorsqu'un état d'un système n'emprunte pas la même trajectoire selon que l'un de ses autres états varie dans un sens ou dans l'autre, sous la pression d'un facteur externe au système. Il en résulte en particulier que le système peut présenter deux valeurs du premier état pour une seule valeur de l'état forcé extérieurement : il y a bistabilité (voir figure 8.9). L'évolution du système dépend donc de son historique.



**Figure 8.9.** Hystérèse de la décomposition de la litière en fonction de la température mensuelle au cours d'une année, figure inspirée de [KOM 12]

Dans les sols, le potentiel de pression matriciel se comporte différemment pendant les phases d'assèchement et d'humidification, lors d'un drainage et d'une pluie par exemple. Ce type de comportement existe également chez les micro-organismes : la respiration microbienne et la dénitrification répondent différemment pendant les phases d'assèchement et d'humidification du sol [GRO 88, KOM 12].

Pour que ce type de comportement ait lieu, il faut généralement que la vitesse de changement du processus forçant le système soit beaucoup plus lente que la vitesse de réaction du système. C'est le cas par exemple de la décomposition de la litière, qui varie vite par rapport aux changements de température mensuelle, et qui de ce fait présente un comportement d'hystérèse [KOM 12].

### **8.3.6. États alternatifs stables**

Les systèmes auto-organisés sont souvent décrits comme étant au bord du chaos. L'idée est qu'une modification infime des interactions maintenant le système peut suffire à faire basculer le système dans un autre régime stable, et avoir donc des conséquences « catastrophiques » sur le système [RIE 04]. C'est le cas en particulier lorsqu'il y a des zones de bistabilité du système pour certaines valeurs d'un facteur externe qui influence le système, comme dans le cas de l'hystérèse (voir section 8.3.5 de ce présent chapitre). Ces états alternatifs sont en réalité dynamiques, et correspondent à des bassins d'attraction du système, si bien que l'on préfère maintenant parler des « régimes alternatifs stables ».

Une des questions clés en écologie est d'identifier les facteurs intrinsèques et extrinsèques qui déterminent la stabilité du système, et peuvent faire basculer le système d'un état à l'autre. En ce qui concerne les facteurs intrinsèques, le rôle de la complexité du système a été particulièrement questionné, comme en témoigne le débat complexité-stabilité [MON 06, PIM 84]. Mais le débat se heurte à des difficultés sur la manière de définir la stabilité et la complexité. En ce qui concerne les facteurs externes, le débat s'est porté principalement sur l'existence de points de bascule (*tipping points*), c'est-à-dire des valeurs seuils d'un facteur externe, qui, une fois franchies, ne permettent plus au système de revenir à son état initial. Nous allons voir plus en détail ces aspects.

### **8.3.7. Réponses des systèmes complexes à une perturbation extérieure**

Une question centrale dans l'étude de la réponse des systèmes aux facteurs externes est l'identification de points de non-retour, qui font basculer de manière irréversible un système d'un état vers un autre. Par exemple, qu'est-ce qui fait passer d'une savane à une zone désertique, d'un sol sain à un sol tassé, d'un sol stable à un sol à ravine ? Afin de décrire de manière générique les différents comportements des systèmes en réponse à une perturbation, plusieurs grandeurs ont été définies.

#### **8.3.7.1. La stabilité d'un système**

Un système peut être en équilibre stable ou instable. Un système en équilibre stable revient à son équilibre après avoir subi une perturbation. S'il est dans un équilibre

instable, il s'éloignera de son état initial dès qu'il sera perturbé. Une balle au fond d'une cuvette est en équilibre stable car elle reviendra toujours au fond de la cuvette, alors qu'une balle en équilibre sur le faîte d'un toit tombera dès le moindre coup de vent : elle est en équilibre instable.

### 8.3.7.2. La résilience

Elle a été définie de deux manières différentes [HOL 96], ce qui a pu aboutir à certaines confusions (voir figure 8.10) :

– la résilience opérationnelle (*engineering resilience*) correspond à la capacité d'un système à revenir à son état initial après une perturbation, sans basculer dans un état alternatif. Un système résilient revient vite à son état initial, alors qu'un système peu résilient reviendra lentement à son état initial, à degré de perturbation égal. L'attention se porte sur le bassin d'attraction ;

– la résilience écologique (*ecological resilience*) se concentre à l'inverse sur la zone de basculement entre deux états d'un système, c'est-à-dire sur le point de bascule. Dans cette vision, la résilience mesure la perturbation nécessaire pour que le système bascule d'un état à l'autre. Un système très résilient peut supporter de fortes perturbations sans franchir le point de bascule, alors qu'un système peu résilient franchira facilement la zone de non-retour. L'attention est portée ici sur la pérennité du système.

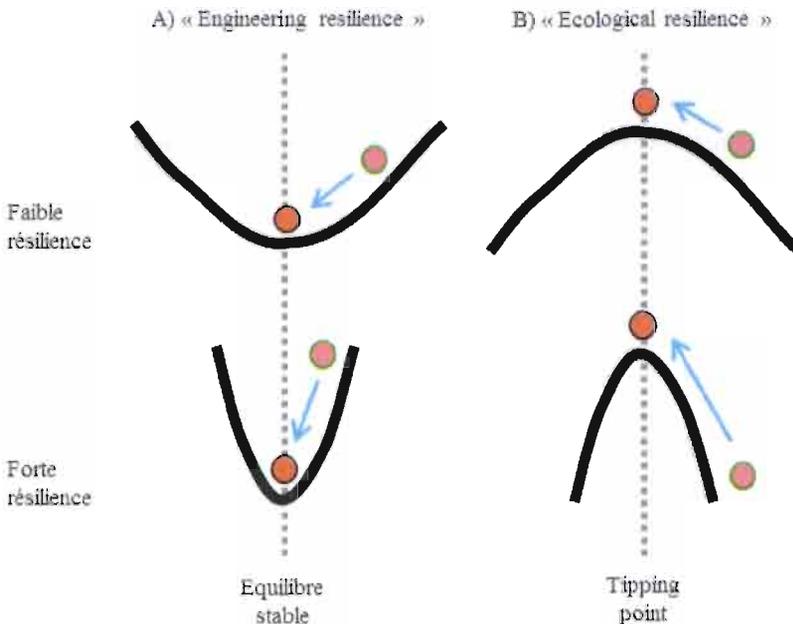


Figure 8.10. Les deux notions de résilience

Cette notion de résilience est maintenant particulièrement mise en avant et est devenue un objectif central dans les problématiques de conservation et de restauration. Par le passé, l'emphase était mise sur la nécessité de retrouver, ou de conserver l'état du système, et de limiter ses variations. Par exemple, l'accent pouvait être mis sur le contrôle des crues par des barrages, plutôt que de laisser les inondations se répandre, quitte à devoir leur concéder un grand espace. Cette vision laissait peu de place aux variations naturelles d'un système et ne garantissait pas sa pérennité. Le paradigme écologique de la résilience propose de se focaliser sur les propriétés du système, et en particulier sa résilience, et donc sa dynamique naturelle au long terme, plutôt que sur l'état du système à un moment précis.

### 8.3.7.3. Les types de réponses

Les perturbations peuvent engendrer des réponses du système plus ou moins profondes, à des échelles de temps plus ou moins courtes (voir figure 8.11) [BOS 09] :

- les réponses les plus simples sont les relations causes-effets. Elles entraînent une réponse ponctuelle, et peuvent être décrites en comparant le système avant et après, dans une démarche réductionniste ;

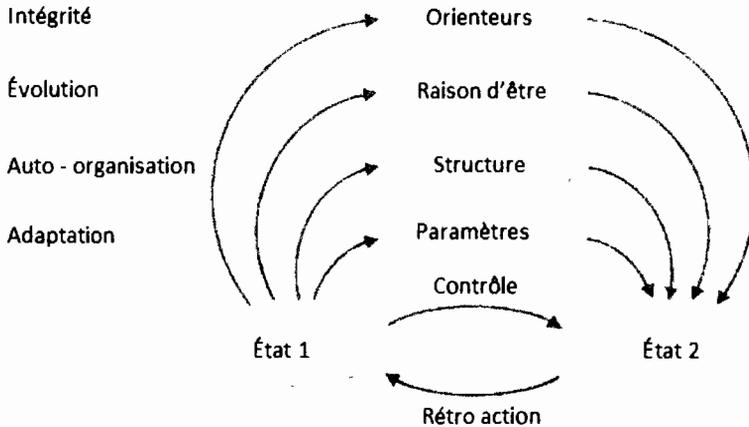
- le deuxième type de réponse est la rétroaction. Dans ce cas, la réponse immédiate du système se répercute sur le système lui-même, sans qu'il y ait pour autant de changement des paramètres ou de la structure du système. On dit que ce sont des processus de contrôle. Ils opèrent rapidement ;

- le troisième type de réponse implique un changement des paramètres du système, sans changement de structure du système. Les mêmes composants sont conservés mais ils sont modifiés pour s'adapter à la perturbation. En théorie des systèmes, on dit qu'il y a adaptation. En biologie, on parle plutôt de plasticité phénotypique. Par exemple, si un agriculteur décide de réduire les intrants organiques, certains organismes du sol peuvent modifier leur comportement pour aller chercher leur nourriture plus en profondeur. Mais la composition en composants du système reste identique, il n'y a pas de remplacement ;

- le quatrième type de réponse, pour les systèmes pouvant le faire, est l'auto-organisation. Elle consiste en un réarrangement des composants en réponse à la perturbation. Certains éléments vont disparaître, alors que d'autres vont être incorporés ;

- le cinquième type de réponse est l'évolution. Dans ce cas, le système répond par une altération de son identité. Le point de bascule de l'écosystème a été atteint. Les composants, la structure et le fonctionnement du système changent en profondeur et acheminent le système vers un nouveau système. En biologie, ce type de réponse correspond plutôt à la notion de macro-évolution ;

– enfin la dernière réponse du système est la perte de son intégrité [BOS 09]. Dans ce cas, la logique du système maintenant son intégrité est rompue. Bossel indique que les orienteurs du système sont affectés. Les orienteurs correspondent aux principes permettant le maintien du système, comme tous les types de réponses vues précédemment.



**Figure 8.11.** Les différentes réactions possibles d'un système en réponse à une perturbation, modifié de [BOS 09]

#### 8.4. Conclusion

À la lumière des différents éléments présentés dans ce chapitre, il apparaît clairement que les sols sont des systèmes particulièrement complexes. La profusion des boucles de rétroactions montre que le comportement des sols peut difficilement être prédit uniquement par l'étude de ses composants et leurs interactions simples. Par exemple, le fait que des interactions négatives peuvent générer des rétroactions positives, et vice versa, n'est pas intuitif sans cadre conceptuel comme les systèmes complexes. Cela met en évidence que dans les sols, même les mécanismes les plus simples sont en réalité impliqués dans des boucles de rétroactions plus ou moins directes, prenant place sur des pas de temps plus ou moins long, à une échelle spatiale plus ou moins locale, plus ou moins réversible, et de nature diverse, biotique, abiotique ou informationnelle. Cela montre aussi qu'il peut y avoir des déterminants indirects forts, à des échelles ou des niveaux d'organisations différents. Considérer le système dans son ensemble permet donc de mieux interpréter les résultats d'une démarche réductionniste. Une véritable approche expérimentale pour l'étude des systèmes complexes en écologie reste encore à développer. Cependant cette démarche est déjà bien développée dans les approches théoriques du fonctionnement des écosystèmes,

et peut servir de cadre pour développer de nouvelles approches. Se référer aux principes généraux du comportement des systèmes complexes permet de resituer sa problématique et sa démarche scientifique dans un cadre théorique. Ceci permet à la fois d'avoir des pistes sur la gamme de comportements possibles du système, et permet de comparer le système sol aux autres systèmes. La question de la spécificité du système sol est souvent posée. L'utilisation des concepts des systèmes complexes offre des notions communes à tous les systèmes et facilite cette comparaison. Enfin, cette vision holistique rappelle l'évidence : les sols et leurs organismes, malgré toute leur complexité, restent une pièce du puzzle. Il y a un continuum de rétroactions depuis la roche mère jusqu'à l'atmosphère, entre composants biotiques et abiotiques : la zone critique.

## 8.5. Bibliographie

- [ALL 09] ALLEN T.F.H., « Hierarchy Theory in Ecology », dans S.E. JORGENSEN (DIR.), *Ecosystem Ecology*, Elsevier, Amsterdam, 2009.
- [BEV 97] BEVER J.D., WESTOVER K.M., ANTONOVICS J., « Incorporating the soil community into plant population dynamics : the utility of the feedback approach », *Journal of Ecology*, n° 85, p. 561-573, 1997.
- [BEV 03] BEVER J.D., « Soil community feedback and the coexistence of competitors : conceptual frameworks and empirical tests », *New Phytologist*, n° 157, p. 465-473, 2003.
- [BIN 98] BINKLEY D., GIARDINA C., « Why do tree species affect soils ? The warp and woof of tree-soil interactions », *Biogeochemistry*, n° 42, p. 89-106, 1998.
- [BON 15] BONACHELA J.A., PRINGLE R.M., SHEFFER E., COVERDALE T.C., GUYTON J.A., CAYLOR K.K., LEVIN S.A., TARNITA C.E., « Termite mounds can increase the robustness of dryland ecosystems to climatic change », *Science*, n° 347, p. 651-655, 2015.
- [BOS 09] BOSSEL H., « Goal functions and orientors », dans S.E. JORGENSEN (DIR.), *Ecosystem Ecology*, Elsevier, Amsterdam, 2009.
- [CHE 13] CHEREL G., Détection et abstraction de l'émergence dans des simulations de systèmes complexes : application aux écosystèmes de savane, thèse, université Pierre et Marie Curie, 2013.
- [DAL 05] DALL S.R.X., GIRALDEAU L.A., OLSSON O., MCNAMARA J.M., STEPHENS D.W., « Information and its use by animals in evolutionary ecology », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 20, p. 187-193, 2005.
- [DEA 16] DEANGELIS K.M., « Chemical communication connects soil food webs », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 102, p. 48-51, 2016.

- [DYE 03] DYER L.A., LETOURNEAU D., « Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital *versus* living food webs », *Ecology Letters*, n° 6, p. 60-68, 2003.
- [EHR 05] EHRENFELD J.G., RAVIT B., KENNETH E., « Feedback in the plant-soil system », *Annual Review of Environment and Resources*, n° 30, p. 75-115, 2005.
- [GRO 88] GROFFMAN P.M., TIEDJE J.M., « Denitrification hysteresis during wetting and drying cycles in soil », *Soil Science Society of America journal*, n° 53, p. 1626-1629, 1988.
- [HOF 03] HOFFMANN W.A., ORTHEN B., DO NASCIMENTO P.K.V., « Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees », *Functional Ecology*, n° 17, p. 720-726, 2003.
- [HOL 96] HOLLING C.S., « Engineering resilience *versus* ecological resilience », dans P. SCHULZE (DIR.), *Engineering within ecological constraints*, National Academy, Washington D.C., 1996.
- [HOR 98] HORTON J.L., HART S.C., « Hydraulic lift : a potentially important ecosystem process », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 13, p. 232-235, 1998.
- [HUX 35] HUXLEY J.S., « Chemical regulation and the hormone concept », *Biological Reviews*, n° 10, p. 427-441, 1935.
- [JON 94] JONES C.G., LAWTON J.H., SHACHAK M., « Organisms as ecosystem engineers », *Oikos*, n° 69, p. 373-386, 1994.
- [KOM 12] KOMINAMI Y., JOMURA M., ATAKA M., TAMAI K., MIYAMA T., DANNOURA M., MAKITA N., YOSHIMURA K., « Heterotrophic respiration causes seasonal hysteresis in soil respiration in a warm-temperate forest », *Journal of Forest Research*, n° 17, p. 296-304, 2012.
- [LAV 16] LAVELLE P., SPAIN A., BLOUIN M., BROWN G., DECAËNS T., GRIMALDI M., JIMENEZ J.J., MCKEY D., MATHIEU J., VELASQUEZ E., ZANGERLÉ A., « Ecosystem engineers in a self-organized soil : a review of concepts and future research questions », *Soil Science*, n° 181, p. 91-109, 2016.
- [LUC 47] LUCAS C.E., « The ecological effects of external metabolites », *Biological Reviews*, n° 22, p. 270-295, 1947.
- [MON 06] MONTOYA J.M., PIMM S.L., SOLÉ R.V., « Ecological networks and their fragility », *Nature*, n° 442, p. 259-264, 2006.
- [ODU 59] ODUM E.P., *Fundamentals of Ecology*, Saunders, Philadelphie, 1959.
- [PHI 09] PHILLIPS J.D., « Soils as extended composite phenotypes », *Geoderma*, n° 149, p. 143-151, 2009.
- [PIM 84] PIMM S.L., « The complexity and stability of ecosystems », *Nature*, n° 307, p. 321-326, 1984.

- [RIE 04] RIETKERK M., DEKKER S.C., DE RUITER P.C., VAN DE KOPPEL J., « Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems », *Science*, n° 305, p. 1926-1929, 2004.
- [RIL 17] RILLIG M.C., MULLER L.A.H., LEHMANN A., « Soil Aggregates as Massively Concurrent Evolutionary Incubators », *The ISME Journal*, n° 11, p. 1943-1948, 2017.
- [SOT 15] SOTOMAYOR D.A., LORTIE C.J., « Indirect interactions in terrestrial plant communities : emerging patterns and research gaps », *Ecosphere*, n° 6, p. 1-23, 2015.
- [STA 01] STACHOWICZ J.J., « Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities », *Bioscience*, n° 51, p. 235-246, 2001.
- [STA 06] STALLINS J.A., « Geomorphology and ecology : unifying themes for complex systems in biogeomorphology », *Geomorphology*, n° 77, p. 207-216, 2006.
- [SUB 15] SUBBARAO G.V., YOSHIHASHI T., WORTHINGTON M., NAKAHARA K., ANDO Y., SAHRAWAT K.L., RAO I.M., LATA J.C., KISHII M., BRAUN H.J., « Suppression of soil nitrification by plants », *Plant Science*, n° 233, p. 155-164, 2015.
- [TAG 03] TAGA M.E., BASSLER B.L., « Chemical communication among bacteria », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, n° 100, p. 14549-14554, 2003.
- [VAL 99] VALENTIN C., D'HERBÈS J.M., POESEN J., « Soil and water components of banded vegetation patterns », *Catena*, n° 37, p. 1-24, 1999.
- [VAN 01] VAN DER PUTTEN W.H., VET L.E.M., HARVEY J.A., WÄCKERS F.L., « Linking above-and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists », *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 16, n° 10, p. 547-554, 2001.
- [WAR 02] WARDLE D.A., *Communities and Ecosystems. Linking the Aboveground and Belowground Components*, Princeton University Press, Princeton, 2002.
- [WHI 06] WHITHAM T.G., BAILEY J.K., SCHWEITZER J.A., SHUSTER S.M., BANGERT R.K., LEROY C.J., LONSDORF E.V., ALLAN G.J., DIFAZIO S.P., POTTS B.M., FISCHER D.G., GEHRING C.A., LINDROTH R.L., MARKS J.C., HART S.C., WIMP G.M., WOOLEY S.C., « A framework for community and ecosystem genetics : from genes to ecosystems », *Nature Reviews Genetics*, n° 7, p. 510-523, 2006.
- [WHI 08] WHITHAM T.G., DIFAZIO S.P., SCHWEITZER J.A., SHUSTER S.M., ALLAN G.J., BAILEY J.K., WOOLBRIGHT S.A., « Extending genomics to natural communities and ecosystems », *Science*, n° 320, p. 492-495, 2008.

- [WOO 94] WOOTON J.T., « The nature and consequences of indirect effects in ecological communities », *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 25, p. 443-466, 1994.
- [YU 15] YU K., D'ODORICO P., « Direct and indirect facilitation of plants with crassulacean acid metabolism (CAM) », *Ecosystems*, n° 18, p. 985-999, 2015.
- [ZHA 13] ZHAO C., GRIFFIN J.N., WU X., SUN S., « Predatory beetles facilitate plant growth by driving earthworms to lower soil layers », *Journal of Animal Ecology*, n° 82, p. 749-758, 2013.



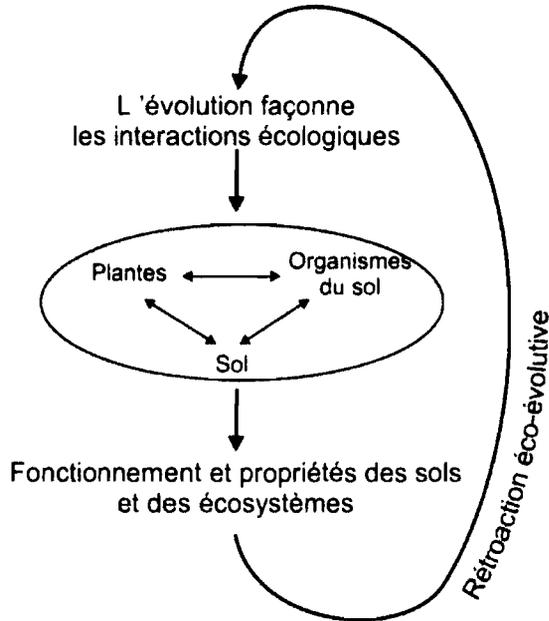
# Actions et rétroactions : conséquences pour la gestion des sols

---

### 9.1. Émergence d'une compréhension éco-évolutive du fonctionnement des sols

De plus en plus, on se rend compte en écologie que les dynamiques écologiques et évolutives (au sens darwinien) sont concomitantes et en interaction (voir chapitre 8 « Rétroactions dans les sols : évidences et implications théoriques » et figure 9.1). Cela signifie par exemple que le fonctionnement d'un écosystème influence la disponibilité des nutriments minéraux, ce qui exerce des pressions de sélection sur les plantes qui vont développer, par des mécanismes évolutifs, des adaptations permettant de mieux exploiter les nutriments minéraux et de faire face à la compétition avec les autres plantes. En retour, ces nouvelles adaptations vont permettre aux plantes de modifier la disponibilité des nutriments dans le sol et le fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble [BAR 16, BOU 11]. On pense maintenant qu'il est très important d'étudier ce type de rétroactions éco-évolutives parce qu'il est clair que les dynamiques évolutives, par exemple le temps nécessaire à ce qu'une adaptation apparaisse dans une population sous l'effet d'une nouvelle pression de sélection, sont plus rapides qu'initialement imaginées. Ce type de dynamique peut avoir des implications importantes pour les sociétés humaines. Par exemple, si une nouvelle variété de plante cultivée est mise sur le marché parce qu'elle est résistante à un pathogène, cette nouvelle variété constitue une pression de sélection pour le pathogène qui a tendance à rapidement (quelques années) développer évolutivement une capacité de résistance, ce qui rétroagit en diminuant les rendements de la variété. Sur un plan plus fondamental, ces arguments montrent aussi que les propriétés des écosystèmes tels que l'on peut les observer actuellement dépendent de ces dynamiques éco-évolutives et ne peuvent pas être

comprises pleinement sans qu'elles soient prises en compte. Tous ces arguments poussent à développer des recherches à l'interface entre écologie évolutive et écologie des écosystèmes [FUS 07].



**Figure 9.1.** *Dynamique éco-évolutive dans les sols. L'évolution darwinienne façonne les interactions écologiques entre plantes, sols et organismes du sol, donc façonne les caractéristiques des organismes des sols et des plantes. De ce fait, l'évolution influence les propriétés générales des sols (par exemple la quantité de matière organique) et des écosystèmes (par exemple la production primaire). Il s'agit d'un processus itératif : les propriétés écologiques des sols, biotiques et abiotiques, servent de cadre général à la sélection naturelle et l'évolution si bien que les sols rétroagissent sur les processus évolutifs.*

Ce type d'approche est aussi très pertinent pour les sols et leur fonctionnement. Une première constatation est que trop souvent les écologues des sols ont peu abordé les questions évolutives [BAR 07], au moins en partie parce que l'écologie des sols est traditionnellement plus proche de l'écologie fonctionnelle et du « pôle abiotique de l'écologie » que de l'écologie évolutive [NOB 04]. Il reste que les dynamiques éco-évolutives jouent probablement un rôle important dans le fonctionnement des sols et leurs réactions face aux changements (changements climatiques, changement d'usage des sols, agriculture, pollution, etc.). De nombreuses études vont déjà dans ce sens pour ce qui est des interactions souterrain-aérien. Par exemple, un

modèle théorique montre comment la capacité des plantes à influencer la décomposition de la matière organique des sols (qualité de la litière ou *priming effect* rhizosphérique) évolue en fonction de la disponibilité de ces nutriments et des dépôts atmosphériques de ces nutriments [BAR 14]. Cela rétroagit sur le stock de carbone dans le sol et la production primaire. De même, Donovan *et al.* [DON 11] ont synthétisé les connaissances acquises sur le fait que la diversité des traits des feuilles (et le *leaf economic spectrum*, par exemple feuilles plus ou moins riches en azote ou plus ou moins épaisses). Ce qui en retour influence la décomposition de la litière et le fonctionnement des sols.

Ce qui est vrai pour les relations souterrain-aérien est probablement vrai pour tous les processus écologiques au sein des sols qui mettent en jeu ou non les plantes.

Les organismes des sols, de la macrofaune (par exemple vers de terre) aux micro-organismes, participent à de nombreuses interactions écologiques :

- entre organismes du sol (en incluant les racines des plantes) ;
- entre organismes du sol et propriétés physico-chimiques des sols.

Ces organismes ont été façonnés par des dynamiques éco-évolutives qui sont à l'origine des interactions écologiques déterminant le fonctionnement actuel des sols. Par exemple, au cours de leur évolution, les bactéries telluriques ont développé une grande efficacité à décomposer des composés organiques très diversifiés produits par les plantes et les micro-organismes eux-mêmes. Cela implique la production de métabolites variés et la régulation de cette production (par exemple « quorum sensing ») [RED 02]. En retour, l'évolution de ces capacités d'exploitation de la matière organique morte influence le stock de carbone dans les sols et de propriétés variées des écosystèmes. De nombreux organismes telluriques (bactéries, champignons, protozoaires, nématodes, etc.) ont des temps de génération très courts ce qui peut potentiellement leur permettre d'évoluer très rapidement. On peut imaginer que tous les changements subis par les sols (changements d'usage, changements climatiques sur le long terme, changements dus aux cycles climatiques saisonniers, travail du sol) déclenchent des dynamiques évolutives qui n'ont pratiquement pas été étudiées pour le moment. Cette question reste extrêmement ouverte. Lorsque l'on observe des changements de composition et d'activité dans une communauté microbienne, par exemple des bactéries suite à une perturbation, ces changements sont en grande partie dus au fait que certaines bactéries deviennent actives et que leur population augmente. Mais certains de ces changements peuvent aussi être dus à des dynamiques évolutives avec l'apparition de nouvelles bactéries basées sur des combinaisons de gènes et d'allèles qui n'existaient pas avant la perturbation. La compréhension des dynamiques évolutives dans lesquelles les sols sont impliqués peut paraître comme un sujet de recherche passionnant mais assez théorique et ne pouvant pas déboucher sur des applications concrètes en termes de gestion des sols et d'agriculture. Il faut fortement nuancer ce jugement. D'une part, comprendre les

dynamiques évolutives peut donner des arguments très forts pour utiliser les interactions écologiques. Ainsi, si l'on comprenait les causes évolutives de l'effet généralement positif des vers de terre sur la croissance des plantes, on pourrait plus facilement utiliser les vers de terre en agriculture. D'autre part, la rapidité des dynamiques évolutives fait qu'il faut probablement beaucoup plus prendre en compte les conséquences évolutives de la gestion des sols pour développer une véritable ingénierie écologique des sols. Enfin, l'homme sélectionne directement les plantes cultivées de telle sorte que l'intégration des rétroactions éco-évolutives impliquant les sols, les organismes du sol et les plantes cultivées dans la réflexion sur l'amélioration variétale est probablement un levier important pour développer une agriculture plus durable dans l'esprit de l'ingénierie écologique.

## 9.2. Vers une ingénierie des sols écologique et évolutive

Les connaissances acquises en écologie générale et en écologie des sols permettent d'envisager un nouveau type d'ingénierie, l'ingénierie écologique, basée non pas sur les technologies humaines alimentées par les énergies fossiles (ingénierie « conventionnelle ») mais sur des processus naturels [ODU 62]. La stratégie de l'ingénierie écologique est de coupler des interventions humaines qui passent généralement par l'utilisation d'une technologie avec l'auto-organisation des écosystèmes [ODU 03], ce qui permet d'obtenir une performance optimale tout en évitant une dépense énergétique importante puisque le travail, au sens physique, est sous-traité par la biodiversité et les fonctions écologiques qu'elle supporte. Toutefois, dans les écosystèmes anthropisés, tels que les agrosystèmes, les services écosystémiques « bruts », perçus par la société, sont la résultante de l'action des humains et des processus écologiques basés sur la biodiversité. La proportion de travail réalisé d'une part *via* des interventions humaines et d'autre part *via* des processus écologiques supportés par la biodiversité est difficile à déterminer [BAR 17].

Dans une démarche d'ingénierie, l'objectif est d'apporter une solution à un problème (*problem solving*) selon une procédure qui commence par un diagnostic de la situation, la conception d'une solution, la mobilisation d'outils et leur implémentation sur le terrain. L'ingénierie écologique se distingue de l'ingénierie conventionnelle à toutes les étapes de cette démarche d'ingénierie que nous allons maintenant aborder.

À l'instar des analyses physico-chimiques des sols appliquées depuis longtemps pour le diagnostic des sols, les progrès en écologie permettent maintenant d'accéder à des méthodes standardisées de caractérisation de la qualité biologique des sols. Elles reposent sur l'analyse de la diversité et de la structure des communautés biologiques et l'identification de bio-indicateurs [BIS 17, COR 99, VEL 05]. Ces indicateurs sont utiles pour caractériser à un moment donné la qualité des sols soumis à des pratiques

différentes. En réitérant l'utilisation de ces indicateurs dans le temps, il est alors possible d'établir la trajectoire passée de la qualité d'un sol et éventuellement d'extrapoler la tendance observée pour prédire son état futur. Le diagnostic de qualité est possible en confrontant ces résultats à des référentiels intégrant les caractéristiques physico-chimiques des sols, dont on sait maintenant qu'ils représentent des filtres majeurs de la biodiversité [RAN 13]. L'appropriation des outils de caractérisation biologique des sols par les gestionnaires est bien évidemment un enjeu majeur [BIS 17].

Le diagnostic de la qualité des sols, la connaissance de l'impact des pratiques agricoles sur cette qualité ainsi que la démarche prospective consistant à extrapoler la trajectoire de cette qualité ont pour vocation à identifier les actions appropriées d'ingénierie écologique. Dans le domaine de la gestion des sols, il s'agit d'une manière générale de promouvoir les services écosystémiques fournis par les sols (production agricole, régulation du climat, régulation des flux d'eau et de sa qualité, etc.) et la durabilité de la fourniture de ces services. Plus spécifiquement, l'ingénierie écologique vise à promouvoir la qualité des sols c'est-à-dire leur fertilité (aptitude à fournir des produits de qualité en quantité suffisante) et leur stabilité (résistance, résilience) dans un contexte de changement global, notamment en accroissant le stock de matière organique pour favoriser la rétention d'eau, la capacité d'échange cationique et la structure du sol [LAL 06]. Dans les cas où les sols sont dégradés, elle peut permettre leur restauration, à titre d'exemples par :

- la revégétalisation de décharge d'ordures [LEI 16] ;
- la phytostabilisation et la phyto-extraction lors d'une contamination par les métaux lourds [WON 03] ;
- la phyto-extraction assistée par les micro-organismes [LEB 08] ou par les vers de terre [JUS 12, SIZ 09] ;
- la dégradation de polluants organiques par les vers de terre [CON 08] et les micro-organismes [VAR 17]. Elle peut aussi servir à construire de nouveaux sols et substrats par l'action des plantes et vers de terre [DEE 16]. Ces technosols peuvent par ailleurs s'avérer intéressants pour la conservation de divers organismes du sol dans des milieux difficiles comme les espaces verts urbains [VER 17].

De nouveaux outils peuvent être nécessaires pour parvenir aux objectifs de gestion. À l'instar de l'ingénierie conventionnelle consistant à fabriquer des outils mécaniques, chimiques, etc., l'ingénierie écologique se propose d'adapter des organismes d'intérêt au but à atteindre, en sélectionnant les traits les plus intéressants parmi une diversité d'organismes ou en créant de nouvelles variétés d'organismes capables d'effectuer certaines fonctions avec une grande efficacité. On peut citer à titre d'exemple la sélection de plantes présentant des traits contribuant au recrutement de populations d'organismes telluriques favorables à la nutrition et à la santé de la plante hôte.

Enfin, l'implémentation de solutions d'ingénierie écologique ou conventionnelle sur le terrain dépendra du contexte humain et environnemental et plus spécifiquement de la réglementation, du budget mobilisable, de l'espace disponible et du risque de défaillance acceptable [BER 15, BLO 13].

Ainsi, dans certains cas, il sera difficilement envisageable d'« améliorer » le fonctionnement de l'écosystème et la stratégie la plus raisonnable pour tirer profit des services écosystémiques délivrés par un écosystème sera alors de conserver sa biodiversité. On optera également pour cette option conservatoire lorsque l'environnement ou le paysage de l'écosystème considéré est soumis à de fortes perturbations qui pourraient déstabiliser son fonctionnement. Ce type d'option s'appliquera d'autant plus facilement que :

- les moyens financiers pour intervenir sont restreints et ne peuvent permettre à la fois la mise en place de la technologie conventionnelle habituelle et son entretien ;
- l'espace mobilisable pour mettre en place la solution d'ingénierie est vaste, rendant possible de supporter une efficacité par unité de surface relativement faible car alimentée par l'énergie solaire locale ;
- la gamme acceptable des trajectoires potentiellement prises par l'écosystème est large et donc le risque d'obtenir une trajectoire vraiment défavorable est faible.

À l'autre extrême du gradient, on peut répondre à un problème par des solutions d'ingénierie conventionnelle, qui reposent sur les technologies humaines et des énergies fossiles. On privilégiera cette approche lorsque les moyens financiers sont importants, l'espace restreint ou lorsque le risque est élevé.

Deux options intermédiaires peuvent être proposées. Lorsque la biodiversité est érodée, avec des espèces fonctionnellement importantes disparues, on peut favoriser leur retour par leurs propres moyens, par exemple avec la mise en place de corridors écologiques qui assureront un flux pérenne d'individus, de gènes et matière à long terme. Lorsque la biodiversité est érodée et que de plus, les capacités de dispersion des organismes ne sont pas assez importantes pour une dispersion active de ces organismes *via* un corridor, il est alors envisageable d'avoir recours à la dispersion passive, c'est-à-dire que l'humain peut manipuler les organismes du sol en les transportant jusqu'au site d'intérêt ou en introduisant des inoculum dans le sol (par exemple inoculation de rhizobies sur légumineuses, de champignons mycorrhiziens sur angiospermes ou de vers de terre pour restaurer un sol compact avec la technique de fertilisation bio-organique, FBO<sup>®</sup>) [BER 15, BLO 13].

Un des enjeux majeurs de l'ingénierie écologique est d'intégrer la dimension évolutive des organismes utilisés. Le cadre conceptuel proposé par la dynamique éco-évolutive évoqué en début de chapitre est certainement une piste à explorer. La gestion des sols, en particulier en agroécologie, suppose une réévaluation régulière de l'état du système écologique que l'on gère, afin d'estimer les conséquences des activités de gestion et d'adapter en conséquence les objectifs opérationnels selon la trajectoire écologique prise par le système et selon la trajectoire évolutive prise par les organismes qui le composent. Cette gestion adaptative doit également intégrer les évolutions des enjeux de société auxquels le gestionnaire doit répondre. Elle doit donc nécessairement reposer sur une approche participative associant différents acteurs (gestionnaires, agents de développement, chercheurs, etc.).

### 9.3. Bibliographie

- [BAR 07] BAROT S., BLOUIN M., FONTAINE S., JOUQUET P., LATA J.C., MATHIEU J., « A tale of four stories : soil ecology, theory, evolution and the publication system », *PLoS One*, n° 2, p. e1248, 2007.
- [BAR 14] BAROT S., BORNHOFEN S., LOEUILLE N., PERVEEN N., SHAHZAD T., FONTAINE S., « Nutrient enrichment and local competition influence the evolution of plant mineralization strategy, a modelling approach », *Journal of Ecology*, n° 102, p. 357-366, 2014.
- [BAR 16] BAROT S., BORNHOFEN S., BOUDSOCQ S., RAYNAUD X., LOEUILLE N., « Evolution of nutrient acquisition : when space matters », *Functional Ecology*, n° 30, p. 283-294, 2016.
- [BAR 17] BAROT S., YÉ L., ABBADIE L., BLOUIN M., FRASCARIA N., « Ecosystem services must tackle anthropized ecosystems and ecological engineering », *Ecological Engineering*, n° 99, p. 486-495, 2017.
- [BER 15] BERTRAND M., BAROT S., BLOUIN M., WHALEN J., DE OLIVEIRA T., ROGER-ESTRADE J., « Earthworm services for cropping systems, a review », *Agronomy for Sustainable Development*, n° 35, p. 553-567, 2015.
- [BIS 17] BISPO A., JOLIVET C., RANJARD L., CLUZEAU D., HEDDE M., PERES G., « Mise en place d'outils et de bio-indicateurs pertinents de la qualité des sols », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine, des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions Quæ, Versailles, 2017.
- [BLO 13] BLOUIN M., HODSON M.E., DELGADO E.A., BAKER G., BRUSSAARD L., BUTT K.R., DAI J., DENDOOVEN L., PERES G., TONDOH J.E., CLUZEAU D., BRUN J.J., « A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services », *European Journal of Soil Science*, n° 64, p. 161-182, 2013.

- [BOU 11] BOUDSOCQ S., BAROT S., LOEUILLE N., « Evolution of nutrient acquisition : when adaptation fills the gap between contrasting ecological theories », *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, n° 278, p. 449-457, 2001.
- [COR 99] CORTET J., GOMOT-DE VAUFLERY A., POINSOT-BALAGUER N., GOMOT L., TEXIER C., CLUZEAU D., « The use of invertebrate soil fauna in monitoring pollutant effects », *European Journal of Soil Biology*, n° 35, p. 115-134, 1999.
- [DEE 16] DEEB M., GRIMALDI M., LERCH T.Z., PANDO A., GIGON A., BLOUIN M., « Interactions between organisms and parent materials of a constructed Technosol shape its hydrostructural properties », *Soil*, n° 2, p. 163-174, 2016.
- [DON 11] DONOVAN L.A., MAHERALI H., CARUSO C.M., HUBER H., DE KROON H., « The evolution of the worldwide leaf economics spectrum », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 26, p. 88-95, 2011.
- [FUS 07] FUSSMANN G.F., LOREAU M., ABRAMS P.A., « Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems », *Functional Ecology*, n° 21, p. 465-477, 2007.
- [JUS 12] JUSSSELME M.D., POLY F., MIAMBI E., MORA P., BLOUIN M., PANDO A., ROULAND-LEFÈVRE C., « Effect of earthworms on plant *Lantana camara* Pb-uptake and on bacterial communities in root-adhering soil », *Science of the Total Environment*, n° 416, p. 200-207, 2012.
- [LEB 08] LEBEAU T., BRAUD A., JÉZÉQUEL K., « Performance of bioaugmentation-assisted phytoextraction applied to metal contaminated soils : A review », *Environmental Pollution*, n° 153, p. 497-522, 2008.
- [LEI 16] LEI H., PENG Z., YIGANG H., YANG Z., « Vegetation and soil restoration in refuse dumps from open pit coal mines », *Ecological Engineering*, n° 94, p. 638-646, 2016.
- [NOB 04] NOBIS M., WOHLGEMUTH T., « Trend words in ecological core journals over the last 25 years (1878-2002) », *Oikos*, n° 106, p. 411-421, 2004.
- [ODU 62] ODUM H.T., « Ecological tools and their use. Man and the ecosystem », dans P.E. WAGGONER, J.D. OVINGTON (DIR.), *Conference on the suburban forest and ecology*, The Connecticut Agricultural Experiment Station, Lockwood, 1962.
- [ODU 03] ODUM H.T., ODUM B., « Concepts and methods of ecological engineering », *Ecological Engineering*, n° 20, p. 339-361, 2003.
- [RAN 13] RANJARD L., DEQUIEDT S., CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURÉ N., THIOULOUSE J., SABY N.P.A., LELIEVRE M., MARON P.A., MORIN F.E.R., BISPO A., JOLIVET C., ARROUAYS D., LEMANCEAU P., « Turnover of soil bacterial diversity driven by wide-scale environmental heterogeneity », *Nature Communications*, n° 4, 1434, 2013.

- 
- [RED 02] REDFIELD R.J., « Is quorum sensing a side effect of diffusion sensing ? », *Trends in Microbiology*, n° 8, p. 365-370, 2002.
- [SIZ 09] SIZMUR T., HODSON M.E., « Do earthworms impact mobility of nutrients in soil ? A review », *Environmental Pollution*, n° 157, p. 1981-1989, 2009.
- [VAR 17] VARJANI S.J., GNANSOUNOU E., PANDEY A., « Comprehensive review on toxicity of persistent organic pollutants from petroleum refinery waste and their degradation by microorganisms », *Chemosphere*, n° 188, p. 280-291, 2017.
- [VEL 07] VELASQUEZ, E., LAVELLE P., ANDRADE M., « GISQ, a multifunctional indicator of soil quality », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 39, p. 3066-3080, 2007.
- [VER 17] VERGNES A., BLOUIN M., MURATET A., LERCH T.Z., MENDEZ-MILLAN M., ROUELLE-CASTREC M., DUBS F., « Initial conditions during Technosol implementation shape earthworms and ants diversity », *Landscape and Urban Planning*, n° 159, p. 32-41, 2017.
- [WON 03] WONG M.H., « Ecological restoration of mine degraded soils, with emphasis on metal contaminated soils », *Chemosphere*, n° 50, p. 775-780, 2003.



---

## Liste des auteurs

---

Sébastien BAROT  
IRD  
Sorbonne Université  
Université Paris 6  
UPEC  
Université Paris 7  
CNRS  
INRA  
iEES Paris

Matthieu BARRET  
IRHS  
INRA Site d'Angers Beaucouzé

Manuel BLOUIN  
Agroécologie  
AgroSup Dijon  
INRA Université de Bourgogne  
Franche-Comté  
Dijon

Jérôme CORTET  
CEFE  
CNRS  
Université de Montpellier  
EPHE  
Université Paul-Valéry  
Montpellier

Lise DUPONT  
IRD  
Sorbonne Université  
Université Paris 6  
UPEC  
Université Paris 7  
CNRS  
INRA  
iEES Paris

Grégoire T. FRESCHET  
CEFE  
CNRS  
Université de Montpellier  
EPHE  
Université Paul-Valéry  
Montpellier

Éric GARNIER  
CEFE  
CNRS  
Université de Montpellier  
EPHE  
Université Paul-Valéry  
Montpellier

Mickael HEDDE

ECOSYS

INRA

AgroParisTech

Université Paris-Saclay

Thiverval-Grignon

Philippe HINSINGER

Eco&Sols

Cirad

INRA

IRD

Sup Agro

Université de Montpellier

Sophie JOIMEL

Laboratoire Sols et Environnement

INRA

Université de Lorraine

Vandœuvre-lès-Nancy

Jean-Christophe LATA

IRD

Sorbonne Université

Université Paris 6

UPEC

Université Paris 7

CNRS

INRA

iEES Paris

Patrick LAVELLE

IRD

Sorbonne Université

Université Paris 6

UPEC

Université Paris 7

CNRS

INRA

iEES Paris

JULIE LELOUP

IRD

Sorbonne Université

Université Paris 6

UPEC

Université Paris 7

CNRS

INRA

iEES Paris

Philippe LEMANCEAU

Agroécologie

AgroSup Dijon

INRA Université de Bourgogne

Franche-Comté

Dijon

Thomas LERCH

Faculté des sciences et technologie

UPEC

iEES Paris

Créteil

André MARIOTTI

Université Pierre et Marie Curie

Institut universitaire de France

Paris

Jérôme MATHIEU

IRD

Sorbonne Université

Université Paris 6

UPEC

Université Paris 7

CNRS

INRA

iEES Paris

Sylvie MAZURIER

Agroécologie

AgroSup Dijon

INRA Université de Bourgogne

Franche-Comté

Dijon

**Johanne NAHMANI**

CEFE

CNRS

Université de Montpellier

EPHE

Université Paul-Valéry  
Montpellier

**Naoise NUNAN**

IRD

Sorbonne Université

Université Paris 6

UPEC

Université Paris 7

CNRS

INRA

iEES Paris

**Barbara PIVATO**

Agroécologie

AgroSup Dijon

INRA Université de Bourgogne  
Franche-Comté  
Dijon

**Xavier RAYNAUD**

IRD

Sorbonne Université

Université Paris 6

UPEC

Université Paris 7

CNRS

INRA

iEES Paris

**Catherine ROUMET**

CEFE

CNRS

Université de Montpellier

EPHE

Université Paul-Valéry  
Montpellier

**Cyrille VIOLLE**

CEFE

CNRS

Université de Montpellier

EPHE

Université Paul-Valéry  
Montpellier



---

# Index

---

## A

acarien, 23, 105, 106, 108, 112  
ADN, 12  
AFLP, 128  
agrégat, 139, 146, 150, 151  
amphimixie, 128  
analyse de parenté, 129  
antibiotique, 13, 66  
archée, 12  
assurance écologique, 42  
auto-organisation, 15, 150, 152, 156,  
166  
autotrophe, 10  
azote, 23-25, 32-34, 144, 147

## B

bactérie, 12, 33, 48, 165  
barcode moléculaire, 127  
biocénose, 19  
biodiversité, 2, 6, 7, 12-14, 39-46, 48-  
53, 59, 69, 70, 97, 105, 111, 113,  
115-117, 127, 133, 143, 166, 168  
biogéographie, 12, 14  
bio-indicateur, 114, 117, 166  
biotope, 19  
biotrophe, 57

bioturbation, 6, 114  
boucle de rétroaction, 15, 46, 65, 84,  
99, 141, 144-150, 153, 157

## C

cascade trophique, 143  
cation, 147  
champignon, 22, 66-68, 106, 165  
changements globaux, 2  
chimolithotrophe, 94  
chimiotactisme, 59, 61, 62  
chimiotrophe, 10  
classification, 105, 107-109, 116  
clone, 128, 134  
collembole, 105, 106, 108-112, 114,  
116  
colonisation, 130, 133, 134  
commensalisme, 22  
communauté, 12  
compétition, 20-22, 34, 142  
connectivité, 130  
consanguinité, 129  
consommateur, 112  
construction de niche, 20, 149  
cycles biogéochimiques, 1, 2, 9, 21,  
39-43, 48, 84, 90, 99, 146

**D**

décomposeur, 107, 109  
 décomposition, 108, 112, 114  
 défense partagée, 143  
 dénitrification, 48, 94, 95, 154  
 dérive génétique, 129, 130, 132  
 détritivore, 23, 24  
 dispersion, 129-132  
 dissimilarité fonctionnelle, 113  
 diversité, 2, 5, 8, 9, 12, 13, 20, 22, 23,  
 39-43, 45, 46, 48-50, 52, 59, 60, 91,  
 93, 94, 97, 99, 105, 109, 111-113,  
 115, 128, 132, 139, 148, 165  
 domaine fonctionnel, 20  
 dynamique éco-évolutive, 148, 163,  
 165

**E**

eau, 144, 146, 153  
 échelle, 145, 150, 152, 157  
 écologie moléculaire, 125  
 écosystème, 1, 2, 5-10, 19-23, 26, 28,  
 31, 34, 39-42, 45, 48-52, 83-85,  
 91, 93, 97-99, 107, 111-113, 125,  
 126, 139, 142, 146, 147, 149, 151,  
 156, 157, 163, 165, 166, 168  
 effet rhizosphère, 9, 59  
 enchytréide, 105  
 endosphère, 58  
 espèce, 23, 127, 133  
 eucaryote, 5  
 évolution, 19, 20, 147, 149, 153, 156  
 exsudation racinaire, 9

**F**

facilitation indirecte, 143  
 faune, 6, 7, 14, 21, 24, 30, 50, 84, 97,  
 99, 105-107, 110-112, 114, 116, 117  
 feu, 146

filtres environnementaux, 85, 88  
 fixation biologique de l'azote, 10  
 flux de gènes, 129, 130

**G**

génétique du paysage, 130, 131, 132  
 gestion adaptative, 169  
 groupes fonctionnels, 108  
 guildes, 107, 108

**H**

hétérotrophe, 10, 57  
 hiérarchie, 151  
 holisme, 140  
 holobionte, 14, 64, 65, 72  
 hystérèse, 153, 154

**I, J**

ingénierie écologique, 166  
 ingénieur de l'écosystème, 8, 143  
 intégrité, 157  
 interaction, 19, 21, 23, 30-34  
 invasion biologique, 133  
 invertébré, 6, 8, 41, 106, 108, 113,  
 114, 131, 132, 134, 139, 146  
 isolement  
 par la distance, 131  
 reproducteur, 133  
 juvénile, 127

**L**

linéaire, 140  
 litière, 106, 108, 109  
 lombriciens, 106

**M**

macro-arthropode, 106  
 macrofaune, 6, 30, 49, 90, 106, 107,  
 111, 125, 165

macro-organisme, 6, 21, 43  
 marqueur moléculaire, 127-129, 132, 134  
 mégafaune, 107  
 mésofaune, 20, 30, 106, 107  
 mésotrophe, 57  
 métacommunauté, 12  
 métagénome, 12  
 métagénomique, 17, 21  
 métapopulation, 130  
 métazoaire, 6  
 micro-arthropode, 7  
 microbiote, 9, 12, 50, 57-61, 65, 84, 91, 93-95, 99  
 microfaune, 30, 106, 107  
 micro-organisme, 6, 7, 10, 12, 14, 20, 21, 23, 30-34, 39, 41, 43, 44, 48, 49, 51, 57-59, 62, 69, 84, 91, 94, 98, 112, 146-148, 150, 151, 153, 165  
 microsatellite, 129  
 milieux électifs, 12  
 minéralisation, 23, 24, 26, 32, 33  
 modèle de Hardy-Weinberg, 129  
 modification d'une interaction, 143  
 molécule signal, 28  
 mollusque, 106  
 mutualisme, 8, 21, 22, 34  
   indirect, 143  
 mycorhize, 67, 168

## N

Nations unies, 2  
 nématode, 105, 109, 112, 114, 165  
 nitrification, 10, 48, 53, 94  
 nutriment, 144, 146

## O

Observatoire de recherche en  
   environnement, 13  
 oligochète, 106

oligotrophe, 57  
 organisme ingénieur, 20, 26, 41

## P

parasitisme, 22  
 parthénogénèse, 128, 132  
 pédologie, 8  
 pH, 28, 146  
 phénotype étendu, 20, 147, 152  
 phototrophe, 10  
 phylogéographie, 15, 133  
 phylosphère, 57  
 pollution, 114  
 population, 12  
 prédateur, 112  
 prédation, 20-22, 34  
 protozoaire, 7, 23, 105, 112, 165

## Q, R

qualité des sols, 49, 105, 114, 166  
*quorum sensing*, 31, 38, 61  
 racine, 5, 8-10, 14, 20, 26, 28, 32, 33, 43, 57, 59, 84, 91, 93-97, 139, 146, 165  
 redondance fonctionnelle, 42-44, 48, 50  
 réseau trophique, 7  
 résilience, 2, 42, 45, 49, 50, 112, 155, 156  
 ressource, 22, 26  
 rétroaction, 142, 144-146, 148, 150, 156, 157, 163  
 rhizobia, 71  
 rhizodépôt, 57, 59-61, 63  
 rhizoplan, 58  
 rhizosphère, 8-10, 14, 30, 47, 57-60, 62, 65, 84, 91, 94, 98, 151  
 rotifère, 105

## S

sélection, 129, 132, 134  
séquençage nouvelle génération, 125  
service écosystémique, 6, 8, 13, 23,  
39-42, 46, 49, 117, 126, 166-168  
silice, 28  
spermosphère, 57, 59  
stabilité, 153, 154, 155  
stœchiométrie, 48, 50  
stratégie adaptative, 147  
structure génétique, 129, 132  
symbiose, 9, 21, 66, 114  
système complexe, 139-141, 150, 152,  
154, 157

## T

tardigrade, 105  
technosol, 6  
termite, 7  
théorie de l'auto-organisation, 8  
trait, 113, 114  
fonctionnel, 9, 62, 84, 85, 88, 89,  
91-93, 97, 113  
trophique, 22, 23, 26, 28, 32, 33, 142,  
143, 151

## U, V, Z

urbain, 116  
ver de terre, 6, 7, 15, 20, 26, 31-34,  
41, 43, 49, 105, 111, 115-117, 125,  
127-129, 131-134, 144, 150, 151,  
165, 168  
zone critique, 1, 2, 139, 144, 158

---

# Sommaires des autres volumes de la série

---

## **Volume 1 – Les sols au cœur de la zone critique : fonctions et services**

Chapitre 1. Les sols au cœur de la zone critique

Chapitre 2. Connaître les sols pour mieux les gérer : un système d'information national sur les sols

Chapitre 3. Les sols et la régulation du cycle de l'eau

Chapitre 4. Sols réacteurs bio-physico-chimiques

Chapitre 5. Les sols, des biosystèmes habitats et réserves de biodiversité

Chapitre 6. Les sols, facteur de la production végétale : les agro-écosystèmes

Chapitre 7. Les sols forestiers, spécificités et durabilité

Chapitre 8. Sols et énergie

Chapitre 9. Les sols, matériaux et supports d'infrastructures

Chapitre 10. Dimensions culturelles des sols

Chapitre 11. Mémoires environnementales et sociétales des sols

Chapitre 12. Un point de vue mésologique

## **Volume 2 – Les sols au cœur de la zone critique : enjeux de société**

### **Partie 1. Local et global**

Chapitre 1. La bonne gestion des sols agricoles, un enjeu de société

Chapitre 2. Un nouveau « Grand Jeu » autour des terres arables du monde ?

## **Partie 2. Quelles gestions durables ?**

Chapitre 3. Le sol, étrange objet de droit

Chapitre 4. Quelle place pour le sol dans la conception et la gestion de systèmes agricoles durables ? Le point de vue d'un agronome

## **Partie 3. Démarches territoriales**

Chapitre 5. Gouvernance en commun de la qualité des sols, une dynamique complexe et multiacteurs

Chapitre 6. Instrumenter le dialogue vers le codiagnostic : démarches de progrès

Chapitre 7. Les sols en tant que communs territoriaux. Un point de vue paysagiste

## **Volume 3 – Les sols au cœur de la zone critique : circulation de l'eau**

Chapitre 1. Physicochimie du système sol-eau

Chapitre 2. Mouillabilité des sols

Chapitre 3. Le prélèvement d'eau par les plantes

Chapitre 4. Les écoulements préférentiels

Chapitre 5. Les inondations

## **Volume 4 – Les sols au cœur de la zone critique : qualité de l'eau**

Chapitre 1. Qualité de l'eau dans les sols

Chapitre 2. L'irrigation, la qualité de l'eau et des sols

Chapitre 3. La régulation du transfert du phosphore

## **Volume 5 – Les sols au cœur de la zone critique : dégradation et réhabilitation**

Chapitre 1. Caractérisation de l'état des sols

Chapitre 2. L'encroûtement superficiel des sols et la récolte du ruissellement

Chapitre 3. Érosion et principes de conservation des sols

Chapitre 4. Acidité et acidification des sols

Chapitre 5. Salinisation des sols et gestion des sols salés

Chapitre 6. Pollutions métalliques

Chapitre 7. Pollutions organiques et réhabilitation des sols

Chapitre 8. Les sols urbains : artificialisation et gestion

Chapitre 9. Le recyclage des produits résiduels organiques en contexte tropical

## LES SOLS

Série coordonnée par Christian Valentin

Les sols sont des milieux où évolue une myriade d'organismes différents, déterminant une série de fonctions, qui se traduisent en services écosystémiques essentiels pour l'humanité. Mieux connaître ces organismes, leur biodiversité, leurs interactions, ainsi que celles avec l'environnement, représente donc un enjeu majeur.

L'écologie des sols plonge ses racines dans l'histoire naturelle. Cette vision écologique appliquée aux sols a la particularité d'intégrer au moins partiellement les apports des sciences du sol (physique, chimie, biochimie). Par le renouvellement des méthodes d'observations et d'analyses (notamment moléculaires), le développement d'approches expérimentales et de la modélisation, c'est une écologie connectée avec les autres disciplines axées sur le sol qui émerge et qui commence à influencer en retour l'écologie des milieux épigés.

*Les sols au cœur de la zone critique 6* présente la vision actualisée des connaissances et des pistes de recherche en écologie du sol en tant que système complexe des meilleurs spécialistes français.

### **Les coordonnateurs**

Philippe Lemanceau est directeur de recherche à l'INRA où il dirige l'UMR Agroécologie. Il est microbiologiste du sol et spécialiste de la biodiversité des sols et des interactions plantes/micro-organismes.

Manuel Blouin est professeur en écologie à AgroSup Dijon et membre de l'UMR Agroécologie. Ses recherches concernent l'effet des organismes du sol sur la croissance, le développement et la santé des plantes.

**ISTE**  
editions

