

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}C et ^{15}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^e 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).

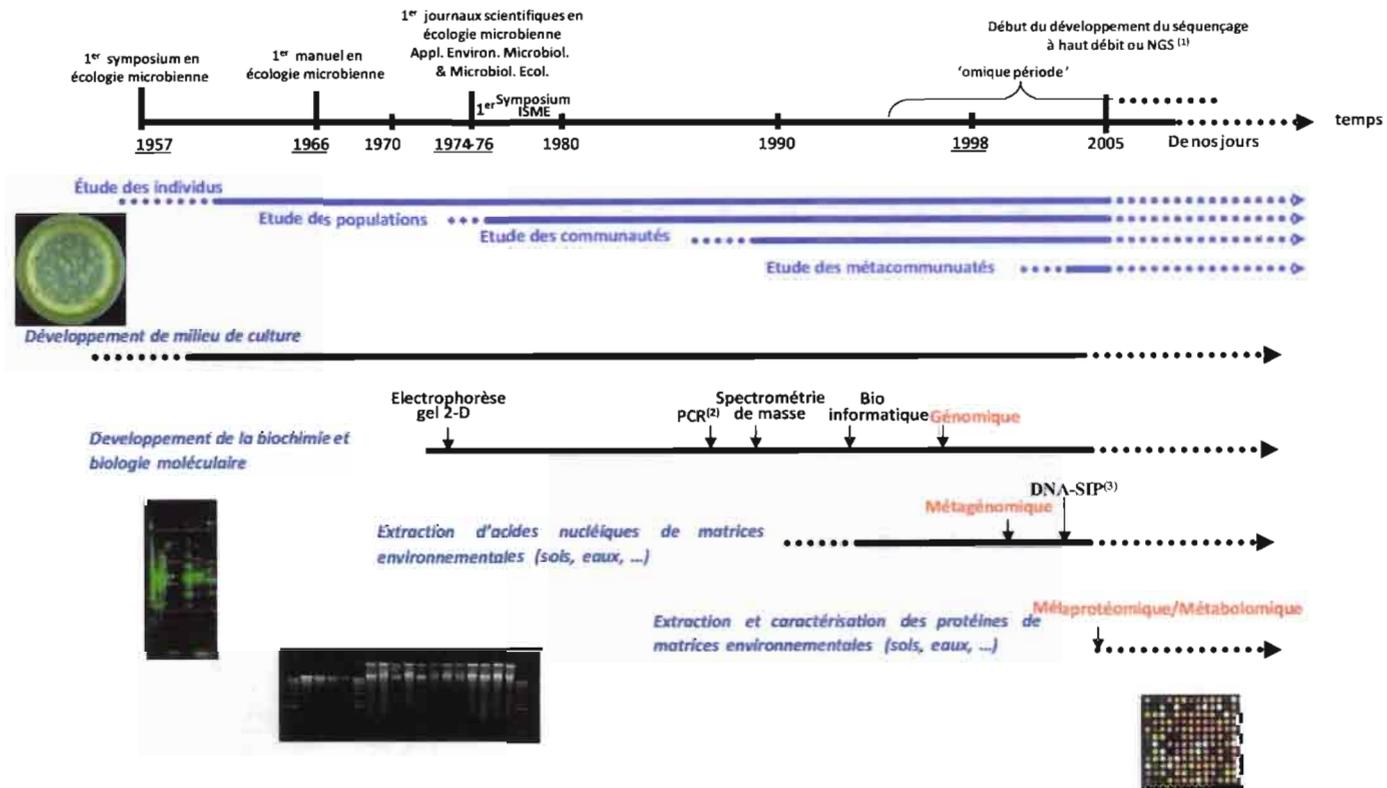


Figure 1.1. Principales étapes du développement de l'écologie microbienne des sols, adapté de [MAR 07]

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 N₂O 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).

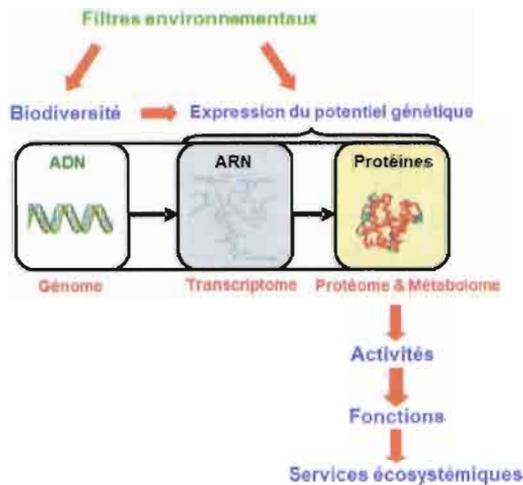


Figure 1.2. Représentation schématique de la relation entre biodiversités, expression du potentiel génétique, activités, fonctions et services écosystémiques, adapté de [LEM 15]

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'ADN¹, 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.

Blouin M., Hinsinger P., Lavelle Patrick, Lemanceau P.
(2018)

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

In : Lemanceau P. (ed.), Blouin M. (ed.). *Les sols au
coeur de la zone critique 6 : écologie*

Londres : ISTE, p. 5-18. (Système Terre - Environnement
: Série Les Sols ; 6)

ISBN 978-1-78405-384-0