

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).

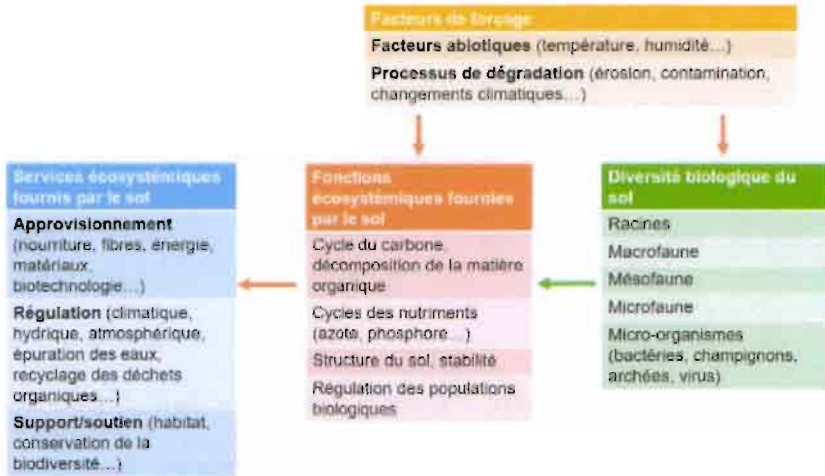


Figure 3.1. Relations entre diversité, fonctions et services écosystémiques fournis par le sol sous influence des paramètres abiotiques et des processus de dégradation anthropiques. Les services écosystémiques sont vus comme les bénéfices que les écosystèmes procurent aux hommes. Les interactions précises 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 CO₂, 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 µm) 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*).

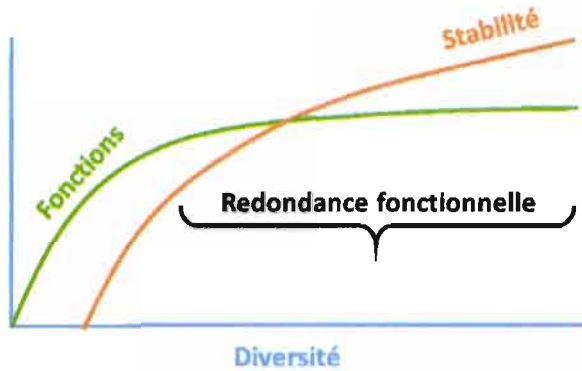


Figure 3.2. Vision classique de la relation entre diversité et fonctions en prenant en compte l'assurance écologique (la stabilité augmente avec la diversité) et la redondance fonctionnelle (functional redundancy) (les fonctions atteignent un palier [threshold] où l'augmentation de la diversité n'a plus 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}C ou le ^{15}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].

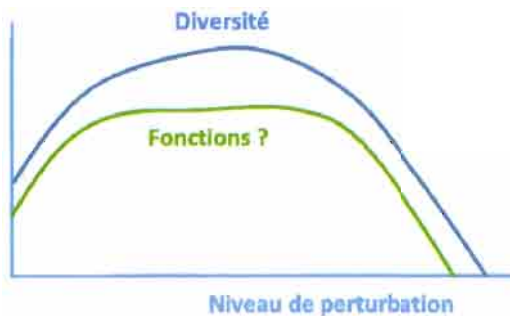


Figure 3.3. Hypothèse de perturbation intermédiaire (ou *Intermediate Disturbance Hypothesis - IDH*) où la diversité des espèces est maximisée lorsque la perturbation écologique n'est ni trop rare ni trop fréquente en raison de la coexistence d'organismes ayant des stratégies écologiques différentes, 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'IPCC¹ 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 écosystémiques².

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 CO₂, 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 CO₂ 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 N₂O (gaz à effet de serre 300 fois plus puissant que le CO₂ 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 CO₂ 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 CO₂ 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 européens³, 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.

- [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.
- [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.

Lata C., Barot Sébastien, Leloup J., Lerch T., Nunan N.,
Raynaud X. (2018)

Biodiversité et fonctionnement écologique des sols

In : Lemanceau P. (ed.), Blouin M. (ed.). *Les sols au
coeur de la zone critique 6 : écologie*. Londres : ISTE, p.
39-55. (Système Terre - Environnement : Série Les Sols ;
6)

ISBN 978-1-78405-384-0