

Les sols, des biosystèmes habitats et réserves de biodiversité

5.1. Introduction

La vie qui s'est installée sous forme bactérienne (procaryote) dans les océans, il y a 3,8 milliards d'années, a commencé à coloniser les continents, lorsque l'atmosphère est devenue oxydante au protérozoïque (2,3 milliards d'années). Elle s'est développée avec des formes eucaryotiques (algaires, fongiques, amibiennes) il y a environ 1,2 milliards d'années. Avec la diversification des plantes (environ 400 millions d'années) et les premiers petits animaux, sont apparus les premiers environnements pédoclimatiques et les précurseurs des écosystèmes continentaux. Cette vie a mis en place des stratégies énergétiques et nutritionnelles très variées contrôlant les cycles biogéochimiques (carbone, azote, soufre, fer, etc.), et intervenant dans le cycle de l'eau, en étant associés aux plantes. Les micro-organismes interviennent très significativement à toutes les étapes du cycle du carbone et de l'azote, depuis les états les plus oxydés (CO_2 , NO_3) aux états les plus réduits (CH_4 et NH_4) et inversement, en contribuant au cours de ces processus à la biodégradation, transformation, minéralisation, biosynthèse et production de tous les principaux types de composés organiques [BER 07]. Leur capacité à intervenir dans tous les milieux, même extrêmes, en particulier pour les bactéries et les archées, est fantastique [MAD 09, BER 11].

Un quart des espèces actuellement décrites sont des organismes du sol ce qui fait du sol un milieu riche et diversifié [VAN 06, DEO 10, GOB 10, JEF 10]. Nous ne connaissons, notamment pour les organismes les plus petits, que quelques % des espèces. Dans les sols fertiles, la biomasse moyenne totale des micro-organismes (bactéries, archées, champignons, algues, protozoaires) atteint 5 t/ha pour les 20 premiers centimètres.

La faune du sol est abondante (1 à 5 t/ha) et diversifiée, jusqu'à 1 000 espèces d'invertébrés par m². Elle comprend, en les distinguant par leur taille, la microfaune (par exemple : nématodes), la mésofaune (par exemple : acariens, collemboles, enchytréides), la macrofaune (par exemple : coléoptères, mollusques, oligochètes, etc.) et, la mégafaune (par exemple : vertébrés). Les plantes (dont la biomasse moyenne des racines est de 6 t/ha) puisent dans les sols les éléments nutritifs et l'eau pour leur croissance et y réintroduisent des matières organiques et des éléments nutritifs [GOB 10].

Notre connaissance de la biodiversité des sols s'accroît, car de nombreuses espèces sont régulièrement découvertes, notamment pour les organismes de petite taille (micro-organismes, nématodes, acariens). Par leurs propriétés et leur organisation favorables à la vie, les sols doivent être considérés comme des réacteurs biogéochimiques complexes, réservoirs d'organismes vivants [TOT 10, BER 11]. Les sols ou pédosphère (voir le premier chapitre) forment un compartiment majeur des écosystèmes continentaux, et sont au cœur de la zone critique des activités humaines. Ce sont des biosystèmes ouverts, interactifs, quadridimensionnels (espace-temps) à cinq types de constituants : matières organiques, matières minérales, eau (solutions), gaz (atmosphère du sol), organismes vivants (micro-organismes, animaux, plantes) [GOB 10, BER 11]. Les sols sont des biosystèmes [MUN 17] dont les fonctions et les services, sont déterminés par la dynamique et l'activité des organismes vivants et des paramètres du milieu, qu'il soit naturel ou d'origine anthropique. La richesse en substrats énergétiques et les structures en systèmes poreux et en agrégats garantissent la diversité et l'activité des organismes [BRU 17, MUN 17]. Les organismes façonnent aussi des habitats, favorables à leur activité et leur survie [DOM 70, HAT 73, STO 86, LAV 01, GOB 10, MAR 10, DEC 10, COL 15, MUN 17].

Ce chapitre n'est pas exhaustif, il insiste sur la richesse des communautés des organismes du sol et leur diversité fonctionnelle. Il souligne :

- le potentiel que présente cette richesse biologique ;
- la nécessité de maintenir et protéger ces propriétés et qualités des sols ;
- le besoin de mieux connaître les organismes, mais aussi les conditions de leurs activités et les interactions « organismes-milieus » pour mieux définir, modéliser et gérer les systèmes sol-plante.

5.2. Émergence et développement de l'écologie microbienne et de la biologie des sols

5.2.1. La découverte du monde microbien, un tournant fondateur dans la connaissance du fonctionnement des systèmes sol-plante

Dans les années 1870, les chimistes pensaient pouvoir résoudre les questions de la nutrition végétale comme l'origine des nitrates dans les sols, alors que Pasteur leur

avait déjà suggéré une explication bactérienne (cité par [BER 06]). Ce furent les travaux de Schloesing et Muntz entre 1877 et 1879 qui montrèrent le rôle des micro-organismes, puis ceux de Winogradsky qui, dès 1890, isola les bactéries nitrifiantes [WIN 49].

Ce sont Winogradsky, d'une part, et Beijerinck, d'autre part, qui, par leurs découvertes de la richesse du monde microbien, ouvrirent, à la fin du XIX^e siècle, les portes de la microbiologie du sol [BER 06]. Elle se développa, d'abord à des fins agronomiques avant de devenir écologie microbienne du sol. Cette discipline eut (et a encore) un rôle majeur dans l'émergence et le développement de la biogéochimie, de la géomicrobiologie, de la phytopathologie, des biotechnologies et de l'ingénierie environnementales (traitement des eaux, des matières premières minérales et organiques, des déchets) et dans la définition de paramètres de contrôle de la qualité de l'eau, de l'air, etc. [BER 06, BER 07].

5.2.2. Découverte du rôle de la faune et développement de la biologie des sols

L'intérêt pour la faune du sol s'est manifesté dès l'antiquité, pour les organismes facilement visibles, comme pour les vers de terre qu'Aristote qualifiait d'intestins de la terre, et que Cléopâtre avait déclaré sacrés en raison de leur impact dans la fertilité des sols des rives du Nil [FEL 03, BER 06]. Ce n'est qu'avec Charles Darwin à la fin du XIX^e siècle que les vers de terre furent reconnus pour leur rôle bénéfique. À la même époque, P.E. Müller a relié l'existence de certaines formes d'humus à la présence des vers de terre. Pour les termites, ce sont les premiers travaux de H. Drummond qui les rattachèrent à la fertilité des sols tropicaux.

Les travaux du début du XX^e siècle ont plutôt trait à la taxonomie, au mode de vie ou à la biologie des espèces. Les études écologiques approfondies sur la faune des éco- et agrosystèmes ne se développèrent qu'à compter des années 1960-1970.

5.3. Les communautés microbiennes des sols

5.3.1. Richesse et diversité des communautés microbiennes

Actuellement, l'Homme n'a pas fini de découvrir les micro-organismes des sols [VAN 06, LEM 17, MUN 17]. Les sols hébergent tous les grands groupes de micro-organismes, ainsi que des virus et des enzymes d'origine végétale et microbienne, qui participent significativement au fonctionnement des sols [BUR 02, CAL 05]. Les bactéries et les archéobactéries, sont les plus nombreuses et les plus diversifiées. Leur nombre peut atteindre 10 millions à 10 milliards par g de sol sec, et leur biomasse 1 500 kg.ha⁻¹ pour les 20 premiers cm de sol. Les champignons développent des filaments

mycéliens (hyphes), dont la longueur peut atteindre 100 à 1 000 m par g de sol (figure 5.1). Leur dynamique et activité dépendent des conditions pédoclimatiques et des modes d'occupation des sols (figure 5.1) [KUR 07]. Des biomasses moyennes de champignons, d'algues, de protozoaires sont évaluées, respectivement et pour les 20 premiers cm de sol, à 3 500, 10 à 1 000, 250 kg par ha.

Seasonal evolution of mycelium length in different humus

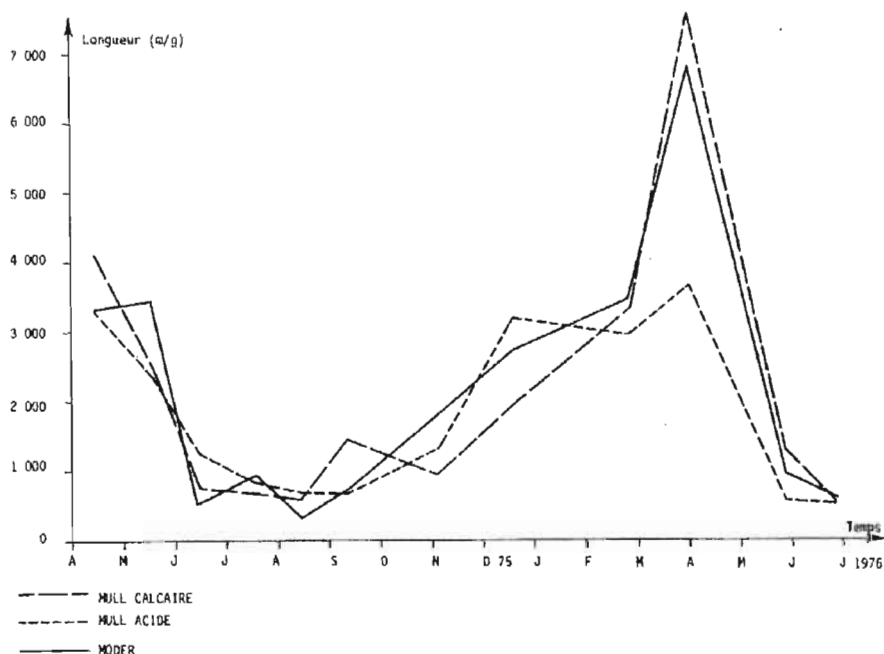
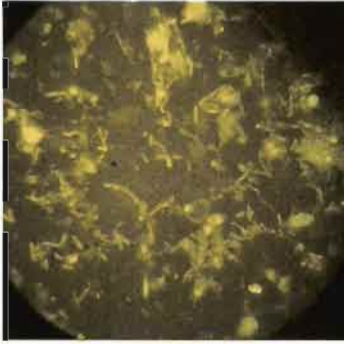


Figure 5.1. Variation saisonnière au cours d'une année de la longueur des filaments mycéliens dans trois types d'humus de forêts de hêtres de l'est de la France (en m par g de matière sèche de litière) (source : J. Berthelin et F. Toutain)

Les bactéries sont souvent observées sous forme de bâtonnets ou coccobacilles, séparés ou en groupes de différentes formes, par exemple « clusters », sur ou dans des agrégats du sol [MUN 17], mais aussi en biofilms comme sur des racines de maïs (figure 5.2). Les champignons s'observent, le plus souvent sous forme de mycéliums ou réseaux mycéliens plus ou moins denses (figure 5.3) et forment des fructifications (carpospores blancs sur la photo).

Bactéries des sols

Bactéries dans un sol forestier (cambisol)



Bactéries sur racines de maïs

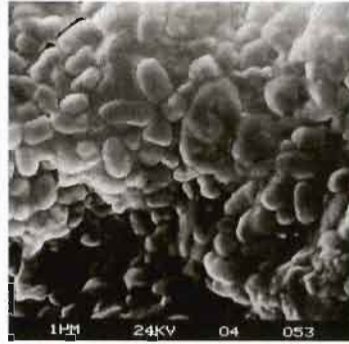
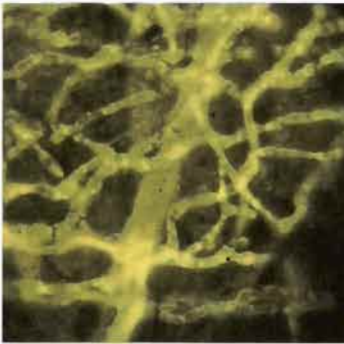


Figure 5.2. Bactéries en forme de bâtonnets (rods) et coccobacilles, (environ 0,5 à 1,0 μm de diamètre – 1 à 2 μm de long) sur lame de verre enfouie dans l'horizon de surface d'un cambisol forestier, et observées après coloration fluorescente (FITC) en microscopie photonique. Bactéries formant un biofilm sur des racines de maïs observées par microscopie électronique à balayage (MEB) (source : J. Berthelin).

Champignons des sols

Réseaux de mycélium sur des agrégats d'un sol forestier



Champignons sur litières et biodégradation de résidus végétaux

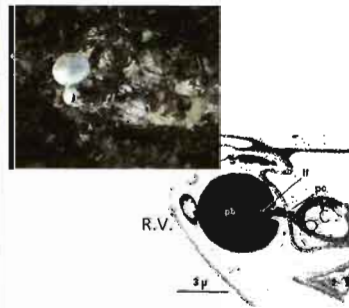


Figure 5.3. Réseau de mycélium fongique sur des agrégats organo-minéraux, après coloration fluorescente (FITC) en jaune (diamètre des hyphes 1 à 3 μm , microscopie photonique). Mycélium fongique avec fructification de champignons dits de pourritures blanches sur des litières et hyphes (H) dégradant des matières organiques (R.V., résidus végétaux de feuilles de hêtre, avec pigments noirs, observation au microscope électronique à transmission (source : J. Berthelin et F. Toutain)).

Les bactéries et les champignons peuvent être sous forme dite « libres », mais aussi former des associations plus ou moins spécifiques avec les racines des plantes. Les racines de la plupart des plantes sont associées à des champignons pour former des symbioses mycorhiziennes bénéfiques aux deux organismes, on parle de mutualisme. Environ 80 % des plantes vasculaires sont « endomycorhizées » (mycorhizes à arbuscules, MA) : certains champignons (Glomeromycètes) développent un mycélium intracellulaire avec des arbuscules et vésicules, un mycélium extracellulaire (figure 5.4) se développe aussi autour des racines. Environ 10 % des végétaux (essentiellement des végétaux ligneux) présentent un autre type d'association et ont des racines ectomycorhizées avec un mycélium et des infections extracellulaires dans la racine et un mycélium extraracinaire abondant (figure 5.5).

Les mycorhizes constituent des associations bénéfiques pour les plantes et les champignons. La plante grâce à la photosynthèse fournit des nutriments aux champignons qui contribuent aux apports d'eau et d'éléments minéraux pour la plante en élargissant le volume de sol prospecté par les racines [LEY 91], et en mettant en œuvre des mécanismes de mobilisation de nutriments pour la plante. Ces symbioses mycorhiziennes sont déjà utilisées comme aide à la production végétale [DUP 17]. Des progrès considérables ont été faits [SMI 08], mais la connaissance des interactions plantes-champignons [BEC 17] doit progresser pour aboutir à améliorer la production végétale.

Mycorhizes à arbuscules (MA) (endomycorhizes)

Mycélium, arbuscules et vésicules dans des racines de maïs



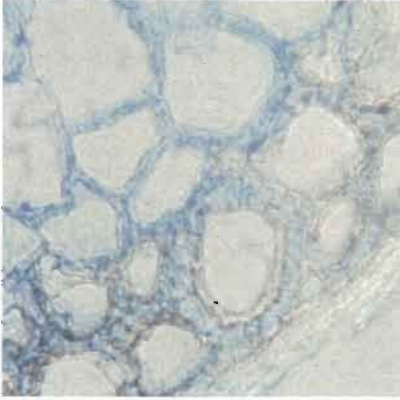
Mycélium autour d'une racine de maïs



Figure 5.4. Symbiose endomycorhizienne, mycorhize à arbuscules entre un champignon (*Glomus*) et des racines de maïs. Coloration au bleu trypan du mycélium et des vésicules arbuscules dans la racine (microscopie photonique) et mycélium autour d'une racine de maïs, et enrobant des particules minérales (mica) observé au microscope électronique à balayage (source : F. Laheurte et J. Berthelin).

Ectomycorhizes

**Mycélium d'ectomycorhize
(bleu) dans une racine de pin**



**Fragment de racine de pin
mycorhizée**



Figure 5.5. Ectomycorhize de racine de pin et fragment de racine de pin mycorhizée. Coupe d'une racine montrant une infection ectomycorhizienne. Le champignon (coloré en bleu) se développe en réseau, entre les cellules de la racine, en « manteau » autour des racines, et avec un mycélium qui s'étend dans un grand volume de sol (source : J. Berthelin, M. Chakly, D. Bauzon).

Un autre type de symbiose pour laquelle des progrès considérables ont été faits, met en œuvre des bactéries et seulement quelques familles de végétaux. Elle concerne la fixation d'azote moléculaire et implique essentiellement 1) des associations entre les légumineuses et les bactéries Gram négatif, par exemple les rhizobiums (*rhizobia*) formant des nodules fixatrices d'azote sur les racines [ALU 17], et 2) des associations entre plantes de plusieurs familles non légumineuses (par exemple Aulne) et des bactéries Gram positif du genre *Frankia* [SAN 13].

5.3.2. Évolution des méthodologies en écologie microbienne des sols

Les méthodologies employées en microbiologie environnementale n'étaient pas capables jusqu'à récemment d'analyser la multitude d'espèces présentes, car seuls les micro-organismes cultivables, sur milieu plus ou moins sélectifs, étaient connus et décrits. Les grands processus contrôlant les étapes des cycles biogéochimiques (carbone, azote, soufre, phosphore, fer, etc.) étaient connus, et certains depuis plus d'un siècle. En revanche, les communautés microbiennes sont restées dans une boîte noire jusqu'au développement des méthodes moléculaires.

Les méthodes d'analyses moléculaires, génomiques (ADN), transcriptomiques (ARN), protéomiques (protéines), métabolomiques (substrats, flux, produits) ont permis des avancées majeures. Pour progresser dans la connaissance et la gestion des systèmes sol-plante, ces approches doivent être associées à la définition des paramètres du milieu qui déterminent l'activité des organismes [BAV 16].

5.4. Diversité des voies énergétiques et nutritionnelles des micro-organismes, acteurs clés des cycles biogéochimiques

5.4.1. Hétérotrophie, autotrophie et milieux extrêmes

Les micro-organismes du sol se répartissent dans quatre grands groupes d'activités énergétiques et nutritionnelles impliqués dans le fonctionnement des cycles biogéochimiques (figure 3.6) [BER 07].

Les micro-organismes chimio-organotrophes (hétérotrophes) utilisent les matières organiques comme sources de carbone et d'énergie. Ce sont les plus nombreux et les plus diversifiés. Ils comprennent l'ensemble des champignons et la plus grande partie des bactéries et archées. Ils assurent des fonctions de biodégradation, minéralisation des matières organiques et de libération d'éléments nutritifs mais aussi de biosynthèse de substances humiques, de métabolites d'intérêts environnemental ou pharmaceutique, ou agronomique ou alimentaire. Ils sont impliqués dans les processus de dissolution-altération, d'absorption-accumulation ou de néoformation de composés minéraux et organominéraux.

Un second groupe, plus modeste, est constitué de bactéries et archées chimio-lithotrophes (autotrophes), qui utilisent des matières minérales réduites (ammonium, fer ferreux, soufre réduit des sulfures, etc.) comme source d'énergie et le carbone inorganique (CO_2) comme source de carbone. Leur rôle est fondamental pour le fonctionnement de nombreux cycles biogéochimiques (Fe, N, S, etc.) (bactéries nitrifiantes, sulfo-oxydantes, ferro-oxydantes, etc.).

Deux autres groupes qui utilisent l'énergie lumineuse sont présents dans des habitats particuliers (zones et horizons de surface des sols, zones lacustres et littorales, etc.) :

- les organismes photolithotrophes, eucaryotes (algues) et procaryotes (cyanobactéries) utilisent le carbone inorganique comme source de carbone. Leur rôle est essentiel dans divers milieux (fixation d'azote par les cyanobactéries ; colonisation de milieux extrêmes, désertiques, montagnards ; associations pionnières de colonisation des sols, (par exemple les lichens) ;
- les organismes photo-organotrophes, groupe encore plus modeste en nombre (par exemple : bactéries dites non sulfureuses pourpres) dont l'impact sur le fonctionnement des sols est très limité.

Schéma général des activités énergétiques et respiratoires microbiennes dans les sols

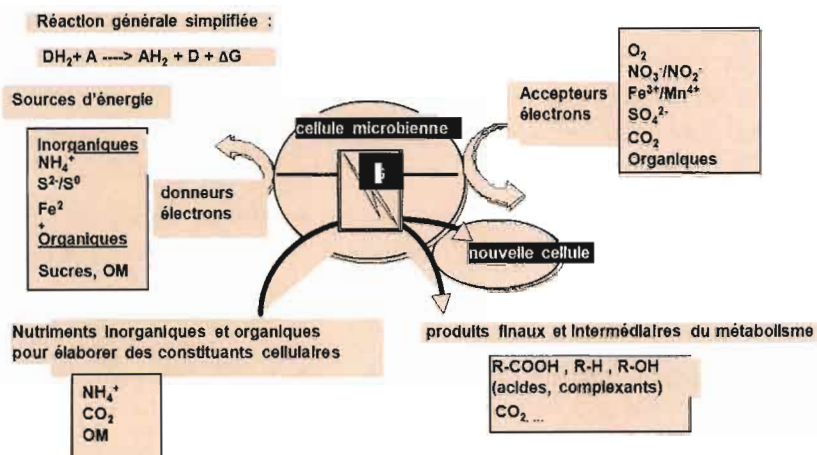


Figure 5.6. Représentation schématique des modes de fonctionnement énergétique et nutritionnel des micro-organismes du sol (source : J. Berthelin)

5.4.2. Les sols, des milieux où la vie est active avec ou sans oxygène

Les micro-organismes du sol peuvent vivre en présence ou en absence d'oxygène. Un grand nombre d'entre eux possèdent des systèmes de respiration aérobie (l'oxygène est l'accepteur d'électrons). C'est le cas de pratiquement tous les champignons et d'un grand nombre de bactéries. D'autres vivent en absence et en présence d'oxygène : ce sont des organismes aéro-anaérobies. Enfin de nombreuses communautés bactériennes vivent en absence totale d'oxygène et sont anaérobies strictes. Ces bactéries utilisent des accepteurs d'électrons minéraux autres que l'oxygène (nitrate, fer ferrique, manganèse manganique, sulfate, dioxyde de carbone) et, pour quelques unes, des accepteurs organiques (fumarate).

Enfin des bactéries dites fermentaires et quelques champignons (par exemple : les levures) utilisent comme accepteurs d'électrons, en absence d'oxygène, des composés organiques issus de leur propre catabolisme.

5.5. La faune du sol, richesse et diversité

5.5.1. Diversité de la faune du sol

La faune du sol regroupe l'ensemble des invertébrés et vertébrés qui y vivent en permanence, comme les vers de terre, ou de façon transitoire, comme de nombreuses larves d'insectes dont les adultes quittent ce milieu. Les animaux vivant à la surface du sol, dans les matières organiques en décomposition, font également partie de la faune du sol. Les invertébrés du sol appartiennent à de nombreux taxons dont le tableau 5.1 présente des valeurs moyennes de densité et de biomasse :

- les nématodes, vers ronds sans segmentation de 200 μm à quelques mm dont 30 000 espèces, soit seulement 5 % du total existant, ont été décrites et sont parasites de plantes ou d'invertébrés, ou vivent sous formes libres se nourrissant de micro-organismes ;

- les tardigrades (ou ours d'eau), proche des arthropodes, sont peu étudiés dans les sols. Environ 1 000 espèces ont été décrites ;

- les rotifères, en forme de trompettes, de 50 μm à 1 mm, vivent dans les films d'eau ou dans les micropores. Deux mille espèces ont été décrites ;

- les collemboles, proches des insectes, de petite taille (2-3 mm), ils interviennent dans la décomposition de la litière (activité de détritivore) ;

- les acariens (sous-classe des arachnides), de quelques mm de long, sans segmentation apparente, possèdent 4 paires de pattes. C'est un groupe très diversifié avec près de 50 000 espèces décrites pour un total estimé à un million ;

- les myriapodes (sous-embranchement des arthropodes) communément appelés mille-pattes, restent à mieux découvrir (10 000 espèces dénombrées) ;

- les isopodes sont des crustacés, communément appelés cloportes, de 0,5 à 2 cm de long. Le nombre d'espèces décrites est proche de 4 000 ;

- les insectes sont une autre classe du sous-embranchement des hexapodes (*hexapoda*) caractérisés par 3 paires de pattes, un exosquelette en chitine, une paire d'antennes et une respiration par trachées. Ce groupe comporte le plus d'espèces décrites sur Terre (1,3 million). Ils regroupent de nombreux taxons principalement représentés par les blattodea (termites, 2 600 espèces et blattes, 4 600 espèces), les hyménoptères (fourmis, 12 500 espèces), les coléoptères (400 000 espèces), les diptères (150 000 espèces), les dermoptères (perce-oreilles, 1 900 espèces), etc. ;

– les oligochètes (sous-classe de l’embranchement des annélides) ont un corps long, divisé en segments portant chacun 4 paires de soies. Ils comprennent les enchytréides (sous-ordre des tubificina, 700 espèces décrites), très petits, translucides ou blancs et les vers de terre (sous-ordre des lumbricina, 3 800 espèces décrites) ;

– d’autres groupes, comme les gastropodes, escargots et limaces, ou comme les araignées, les diploures, les thysanoures (hexapodes), les pauropodes et symphyles (myriapodes) sont également présents, essentiellement à la surface des sols.

	Densité moyenne (average density) (ind m ⁻²)	Biomasse moyenne (average biomass) (kg.ha ⁻¹)
Protistes	10 ⁹ -10 ¹¹	150-700
Nématodes	10 ² -10 ⁷	10-300
Acarions	10 000-200 000	2-40
Collembolés	100-45 000	1-20
Larves d’insectes	-500	0-50
Myriapodes	20-700	10-250
Isopodes	0-1 800	0-40
Vers de terre	50-400	200-4 000

Tableau 5.1. Densités et biomasses moyennes des principaux taxons d’organismes du sol (average density and biomass) (source : E. Blanchart)

5.5.2. Classification par la taille

La classification, généralement utilisée, distingue 3 catégories : microfaune, mésofaune et macrofaune. La microfaune rassemble les organismes de taille comprise entre 10 et 200 µm ; ce sont principalement les nématodes. La mésofaune rassemble les microarthropodes et les enchytréides dont la taille est comprise entre 200 µm et 2 mm. Enfin, la macrofaune regroupe les invertébrés d’une taille supérieure à 2 mm : vers de terre, insectes (adultes et larves), mille-pattes, cloportes. Les limites de taille des classes sont arbitraires et varient d’une classification à l’autre. C’est les méthodes d’extraction et d’observation qui généralement définissent ces catégories.

5.5.3. Classification fonctionnelle sensu lato

Elle est fondée, d’une part, sur le ou les régimes trophiques des organismes en 6 grands groupes et, d’autre part, sur les modes et zones d’activités dans les profils

de sols. Les décomposeurs sont les micro-organismes qui assurent la transformation-minéralisation des matières organiques. Les microbivores (ou microrégulateurs) rassemblent des organismes qui, comme les collemboles ou les nématodes, consomment les micro-organismes. Les ingénieurs de la litière sont des organismes saprophages de la macrofaune (larves d'insectes, diplopodes, isopodes, etc.) ou de la mésofaune (acariens, enchytréides) vivant dans la litière. Les ingénieurs du sol regroupent des organismes de la macrofaune comme les vers de terre, les termites, certaines larves d'insectes. Les bioagresseurs sont pour l'essentiel phytophages ou rhizophages. Enfin, les prédateurs (par exemple : carabes) sont acteurs des équilibres écologiques. Quelques groupes conservent des classifications spécifiques comme les vers de terre en épigés, anéciques, endogés, et les collemboles [PET 82, CHA 05] en épédaphiques, hémiedaphiques, euédaphiques, en fonction du domaine et du mode d'activité dans le profil de sol.

5.5.4. Caractérisation de la faune

Les méthodes d'étude dépendent principalement de la taille des organismes, mais de nouvelles techniques moléculaires se développent :

- la macrofaune est généralement récoltée selon la méthode physique, standardisée communément appelée TSBF (*Tropical Soil Biology and Fertility*, [AND 93]). Les récoltes se font par bloc de sol en distinguant les horizons et en s'aidant éventuellement d'extractants [PEL 09] ;

- la mésofaune est généralement extraite par l'appareil de Berlese-Tullgren ;

- l'extraction des nématodes (microfaune) peut être réalisée par différentes techniques ;

- l'identification des espèces demande généralement une très grande expertise. Depuis peu, se développent des techniques moléculaires proches de celles mises en œuvre pour les micro-organismes et notamment celle du « barcoding ». De nouvelles espèces de vers de terre, de collemboles, acariens, fourmis ont pu être découvertes [DEC 16], et des réseaux trophiques identifiés en analysant l'ADN du contenu digestif de prédateurs, mais le croisement de méthodes est nécessaire pour une approche intégrée et précise. La spectroscopie proche infrarouge (SPIR) a aussi été utilisée avec succès pour identifier des espèces de termites [JOU 14].

5.6. Les sols, des milieux aux conditions énergétiques et nutritionnelles favorables à la vie microbienne et à la faune

Les sols disposent de sources d'énergie de nature minérale provenant des constituants minéraux, utilisées par les organismes chimiolithotrophes et surtout des sources de

nature organique apportées essentiellement par les plantes. Les apports au sol, par les retombées des parties aériennes de la végétation, sont estimés de 1 à 15 tonnes par hectares et par an, en allant d'écosystèmes boréaux à des écosystèmes tropicaux, ce qui correspond à des apports d'énergie et de nutriments considérables et disponibles pour les micro-organismes et la faune. Ce sont les micro-organismes du sol qui assurent très majoritairement, la minéralisation des matières organiques que reçoivent les surfaces continentales. Ils contribuent pour la plus grande part au flux, d'environ 60 gigatonnes (Gt), de carbone (CO_2) par an des surfaces continentales vers l'atmosphère, soit 10 fois plus que les flux provenant des activités humaines.

5.7. Déterminants et sites remarquables de la diversité et des activités biologiques des sols

La biodiversité des sols est structurée par l'hétérogénéité de ces milieux à diverses échelles, des microsites aux grandes zones climatiques, et sous l'influence de divers facteurs : climats, matériaux parentaux, topographie, végétation, modes d'occupation des sols (voir le premier chapitre). Les communautés d'organismes actifs diffèrent selon les types de sols et les usages. Elles présentent des variabilités temporelles, spatiales et fonctionnelles, liées aux conditions environnementales [DEC 10, RAN 13, BAV 16, MUN 17]. L'ubiquité des micro-organismes est bien reconnue dans les sols par des observations de type fonctionnel [DOM 70], mais leur mise en évidence présente des difficultés en raison des structures et de l'organisation protectrices de ces milieux [DEL 11]. Plusieurs sites des systèmes sol-plante, ainsi que les tubes digestifs et déjections des invertébrés, sont des lieux privilégiés de la dynamique et de l'activité des organismes du sol.

5.7.1. Paramètres et sites d'activité majeurs

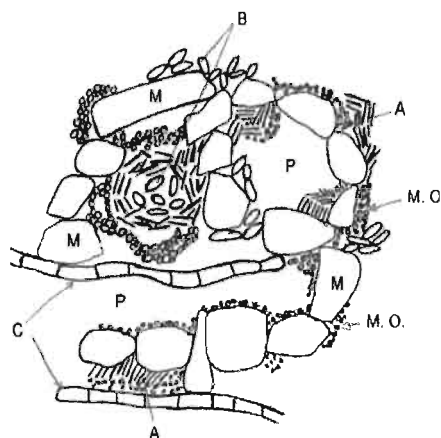
Les paramètres climatiques et pédoclimatiques (voir le premier chapitre) interviennent à des échelles continentales, régionales, locales, pour contrôler la dynamique des organismes. Par exemple, les termites, les acariens, les fourmis, présentent des richesses spécifiques, plus fortes en conditions tropicales que méditerranéennes ou tempérées [LAV 01], et la composition des familles de nématodes est reliée à la température et aux précipitations annuelles [NIE 14].

Certains sites des sols présentent une activité remarquable, comme la rhizosphère (zone du sol sous influence racinaire), la spermosphère (environnement des graines et de leurs radicules), les litières, les boulettes fécales ou déjections (turricules) des vers de terre et d'enchytréides, les tubes digestifs des animaux de la faune du sol et le système poreux. Ils constituent des sites d'échanges et d'activités biochimiques intenses pour les organismes. Des zones du sol sont « endormies » et confinées, car sans

échange d'eau, de gaz et/ou de nutriments. Les micro-organismes y sont à l'état de dormance, mais constituent des inocula potentiellement actifs, si les conditions deviennent favorables à leur activité. L'organisation et la géométrie des sols, dont la caractérisation est maintenant plus facile à déterminer, sont des paramètres majeurs qui contrôlent les activités microbiennes [BAV 16, BRU 17, CHE 17].

Les constituants originaux des sols, argiles, oxydes, oxyhydroxydes, hydroxydes, matières organiques, bactéries, champignons possèdent de grandes surfaces spécifiques et des charges de surface permanentes et variables (dissociables en fonction du pH du milieu). Ils possèdent ainsi de grandes réactivités chimiques et physicochimiques à l'origine d'interactions et d'associations particulières fortes qui contribuent aussi à la protection et la survie des micro-organismes [DOM 70, HAT 73, STO 86, BER 11] (figure 5.7).

Structure d'agrégat



Charges de surface

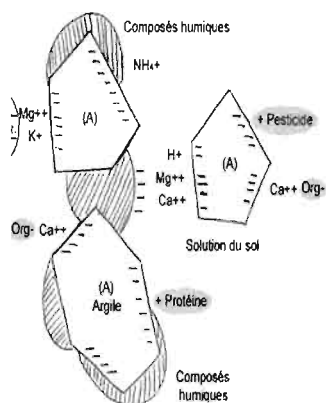


Figure 5.7. Représentations schématiques d'un agrégat de sol et d'interactions entre les constituants. Bactéries (B), mycélium de champignon (C), argiles (A), minéral (M), matière organique (M.O.), pores (P) et d'interactions entre particules argileuses, argilo-humiques, ions minéraux (Mg^{++} , etc.) et organiques (Org-). Les bactéries ont aussi des propriétés de type colloïdal à charges variables et interviennent dans les interactions « surfaces – bactéries » (source : J. Berthelin).

5.7.2. Impact du mode d'occupation des sols

L'usage des sols est un déterminant important des distributions de richesse spécifique ou d'abondances d'organismes. Ceci a été montré pour tous les groupes d'organismes. Par exemple, pour la région Bretagne, les vers de terre présentent des

abondances moyennes de 260 ind.m² avec des valeurs plus élevées pour les prairies (350 ind.m²) que pour les forêts (50 ind.m²) [CLU 09]. En comparant divers types de pratiques agricoles, des résultats récents sur le site de La Cage (Versailles) ont montré que les organismes du sol présentaient des densités et des biomasses plus importantes dans les systèmes agroécologiques (système biologique et système en agriculture de conservation) que dans le système dit conventionnel [HEN 15] (voir le sixième chapitre).

5.7.3. Des humus intégrateurs et révélateurs d'activités biologiques spécifiques

Les humus forestiers sont d'excellents intégrateurs de l'activité biologique, fonction des conditions du milieu [PON 02]. Trois grands types d'humus de milieux tempérés, les mull, les moders et les mors, présentent des activités biologiques et des communautés biologiques spécifiques bien distinctes.

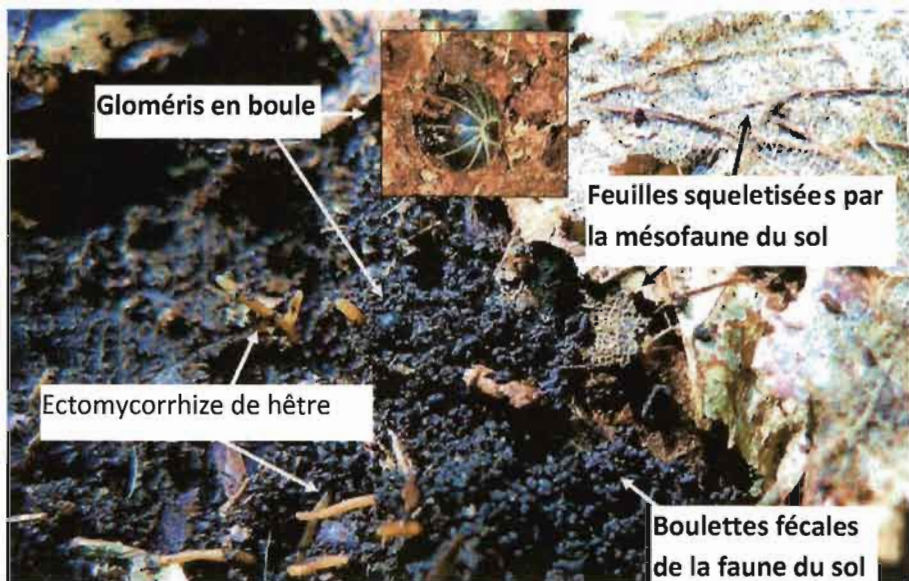


Figure 5.8. Boulettes fécales de la faune du sol, arthropode de la famille des glomérinés (*Glomérus*) sous litière de hêtres en Haute-Normandie avec un humus de type moder (source : J. Trap)

Les mulls, majoritairement présents sur les sols les plus productifs (les plus fertiles), sont caractérisés par une plus grande diversité d'organismes avec une forte densité de vers de terre et de bactéries. Les moders, associés à des écosystèmes moins productifs,

présentent une biodégradation moins intense, avec fragmentation, et accumulation de boulettes fécales de la faune (voir la figure 5.8). Enfin, les humus de type mor, le plus souvent sous les peuplements forestiers, encore moins productifs, sont caractérisés par la présence d'une épaisse litière et d'une faune qui comporte essentiellement des acariens et des collemboles (par exemple : sols de types podzols).

Impact de la faune sur la structure du sol

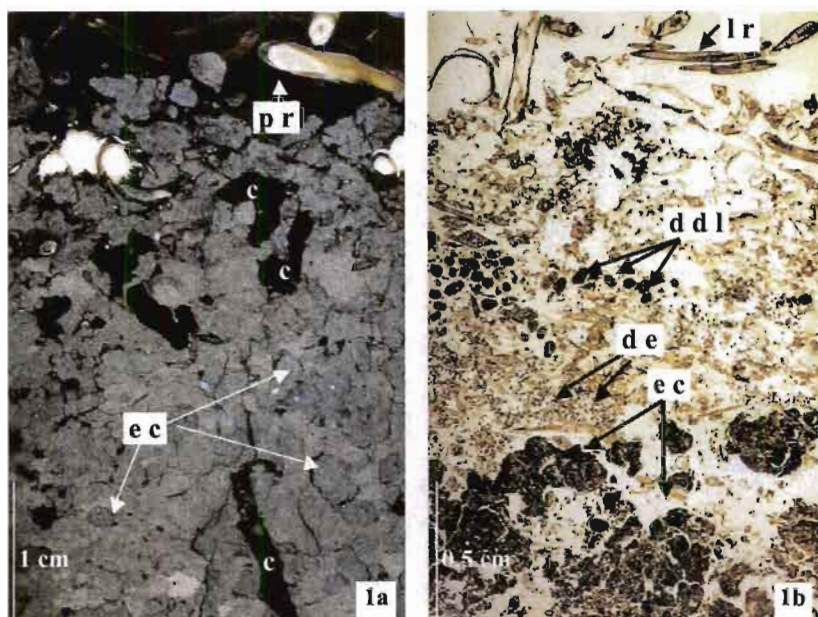


Figure 5.9. Coupes verticales de sols non perturbés : 1a) rôle des vers de terre dans l'élaboration de canaux, (c) d'un sol de prairie (ec, déjections de ver de terre ; 1b) déjections de larves de diptères (ddl), d'enchytréides, (ec) et de vers de terre (ec) dans un humus de type Tangel (Allemagne) (source : U. Babel).

5.7.4. La rhizosphère, site d'interactions majeures des systèmes sol-plante

La rhizosphère, définie par Hiltner en 1904 comme la partie du sol sous l'influence des systèmes racinaires, est en fait le site clé des interactions entre les racines des plantes, les micro-organismes, la faune, les constituants minéraux et organiques des sols. Les racines modifient les propriétés mécaniques, chimiques et physicochimiques des sols [HIN 09] prélèvent des nutriments, mais produisent des exsudats et des litières racinaires, et fournissent donc des conditions énergétiques et nutritionnelles très favorables aux micro-organismes et à la microfaune. Les sols fournissent de l'eau,

des nutriments et assurent le support solide des plantes. Les interactions dans la rhizosphère dépendent de la dynamique et des activités des communautés microbiennes, c'est-à-dire symbioses, antibioses, fixation d'azote, stimulation de la croissance des plantes, stabilisation du sol, absorption d'eau, flux de nutriments, libération d'enzymes, allélopathie, compétitions microbienne et végétale, phytotoxicité, pathologie végétale ; de la microfaune, c'est-à-dire prédation, régulation des populations microbiennes. La rhizosphère est un formidable domaine pour des études concernant la structure et l'aération du sol, l'humification, la dynamique de l'eau, des nutriments, l'altération des minéraux, la croissance et la qualité des végétaux [ROO 16].

Les protozoaires et les nématodes sont abondants dans la rhizosphère, où ils se nourrissent de bactéries. La faune peut favoriser la disponibilité des nutriments par biodégradation et minéralisation des matières organiques et des corps microbiens [TRA 15, TRA 16]. Les interactions racines-micro-organismes-microfaune modifient le système hormonal de la plante [BON 09] et la colonisation par les organismes (par exemple les nématodes) [TRA 15].

5.8. Des outils pour bien connaître les habitats des organismes du sol

Tout comme les outils de biologie et biochimie moléculaires, les méthodes chimiques et physiques d'analyse des constituants des sols et de leur organisation et les méthodes de traitement des données et de modélisation, ont aussi considérablement progressé [TOT 10, ROO 16, BRU 17, CHE 17] (voir le premier chapitre). Des méthodes comme l'imagerie par résonance magnétique (IRM) ou bien encore la tomographie aux rayons X assistée par ordinateur permettent d'observer très précisément le développement racinaire dans des sols, de définir les interactions avec le sol, d'établir des relations avec la chimie, la biochimie et la biologie de la rhizosphère pour mieux comprendre les processus et d'établir des modèles robustes [ROO 16].

5.9. La faune du sol, ses spécificités

La faune du sol est impliquée dans quatre grandes fonctions écologiques qui sont à la base des services écosystémiques rendus par les sols :

- la dynamique des matières organiques ;
- le recyclage des nutriments ;
- l'élaboration et le maintien de la structure du sol ;
- la régulation des organismes pathogènes et bioagresseurs [KIB 08].

Deux types de communautés peuvent être distinguées : les microrégulateurs (nématodes et protozoaires) et les organismes dits ingénieurs des litières et du sol (enchytréides, vers de terre, termites).

5.9.1. Les microrégulateurs

Les protozoaires, par la consommation des bactéries et champignons contribuent à la régulation des flux d'azote et de phosphore et au contrôle des bioagresseurs comme l'amibe fongivore *vampyrellids*. Les nématodes sont :

- phytophages (ou herbivores) ;
- bactérovores ;
- fongivores ;
- prédateurs d'autres invertébrés ;
- omnivores ;
- entomopathogènes.

Ils interviennent pour réguler la biomasse microbienne, la disponibilité des nutriments et l'augmentation de la production primaire [TRA 16]. Les phytophages peuvent causer de grands dégâts aux cultures. Certaines espèces qui réagissent rapidement aux changements de leur environnement, ou d'autres espèces à cycles de vie longs [FER 09] pourraient être de bons indicateurs de l'état du milieu.

5.9.2. Les communautés des organismes dits « ingénieurs »

5.9.2.1. Les « ingénieurs » de la litière : collemboles, isopodes, diplopodes

Les collemboles participent à la dégradation et à la décomposition de la matière organique soit en consommant la litière, soit en régulant l'activité minéralisatrice des micro-organismes. Les collemboles fongivores peuvent jouer un rôle important [CRO 12], en modifiant la composition des communautés fongiques, mycorhiziennes ou non. Les isopodes et les diplopodes interviennent par la fragmentation de la litière et la production de pelotes ou boulettes fécales, favorables à la minéralisation des matières organiques [DEO 10], qui sont sources d'éléments nutritifs pour les racines et les mycorhizes.

5.9.2.2. Les « ingénieurs » du sol

Ce sont essentiellement les vers de terre, les termites, les fourmis, certaines larves de Coléoptères qui consomment du sol, se déplacent et modifient son organisation, sa structure et ses propriétés physiques [LAV 06]. Les quantités de sol consommées puis rejetées annuellement par les vers de terre sont très importantes variant de 300 à 1 300 tonnes/ha. Les valeurs plus élevées sont relevées en zones tropicales. Les vers de terre anéciques creusent des galeries ou des réseaux de galeries verticales à

subverticales, semipermanentes et pouvant atteindre plus d'un mètre de profondeur. Les endogés déposent l'essentiel de leurs déjections dans le sol et contribuent à l'élaboration de structure grumeleuse macro-agrégée [BLA 99]. Ces activités lombriciennes favorisent le régime hydrique, la résistance à l'érosion, augmentent la stabilité structurale, améliorent l'infiltration et limitent les pertes en terre [BOU 97, BLA 99, BLA 04]. Les vers de terre favorisent, sur le court terme, la décomposition des matières organiques en modifiant les activités microbiennes et la libération de nutriments [BER 12]. Sur le long terme, cet effet « vers de terre » tend à diminuer en raison de la protection physique de la matière organique dans les déjections âgées. Ces activités des vers de terre peuvent améliorer la production végétale des agrosystèmes et intervenir dans la dynamique des communautés végétales [VAN 14, COU 14]. Les termites, particulièrement abondantes en zones tropicales, construisent des termitières de très grande taille en transportant de grandes quantités de sol, et modifient la texture et les propriétés chimiques des sols (recyclage des nutriments, teneur et disponibilité en eau, activités microbiennes [LEE 71, JOU 11]. Certains effets s'observent sur de longues durées, bien au-delà de la vie des termitières, qui sont parfois utilisés comme fertilisants. La figure 5.8.2 illustre le rôle de divers organismes dans la « construction et le fonctionnement » des sols (porosité, formation d'agréats, apports organominéraux).

5.10. Les organismes du sol : acteurs des services écosystémiques

Les services écosystémiques, définis comme les bénéfices que l'humanité peut tirer des écosystèmes [MEA 05], ont été classés en quatre catégories :

- les services d'approvisionnement qui permettent la production de biens tels que la nourriture, le bois, les fibres, les ressources génétiques et pharmaceutiques, l'eau ;
- les services de régulation du climat, de la qualité de l'air, de l'érosion, des maladies, etc. ;
- les services culturels pouvant être récréatifs, religieux, esthétiques ;
- les services de support à l'origine des autres services, permettant le développement de la vie sur Terre : la formation des sols, la production d'oxygène, les cycles biogéochimiques, etc.

Le rapport du MEA a clairement placé la biodiversité au centre de la mise en place de ces services, car elle est considérée comme responsable de tous les processus et fonctions écologiques dont dépendent les services. Dans le sol, les processus écologiques sont ceux qui lient les organismes et leur environnement. Ils sont regroupés dans quatre fonctions écologiques agrégées : la dynamique des matières organiques, le recyclage des nutriments, le maintien de la structure des sols et la régulation des pathogènes [KIB 08] (voir la figure 5.9).

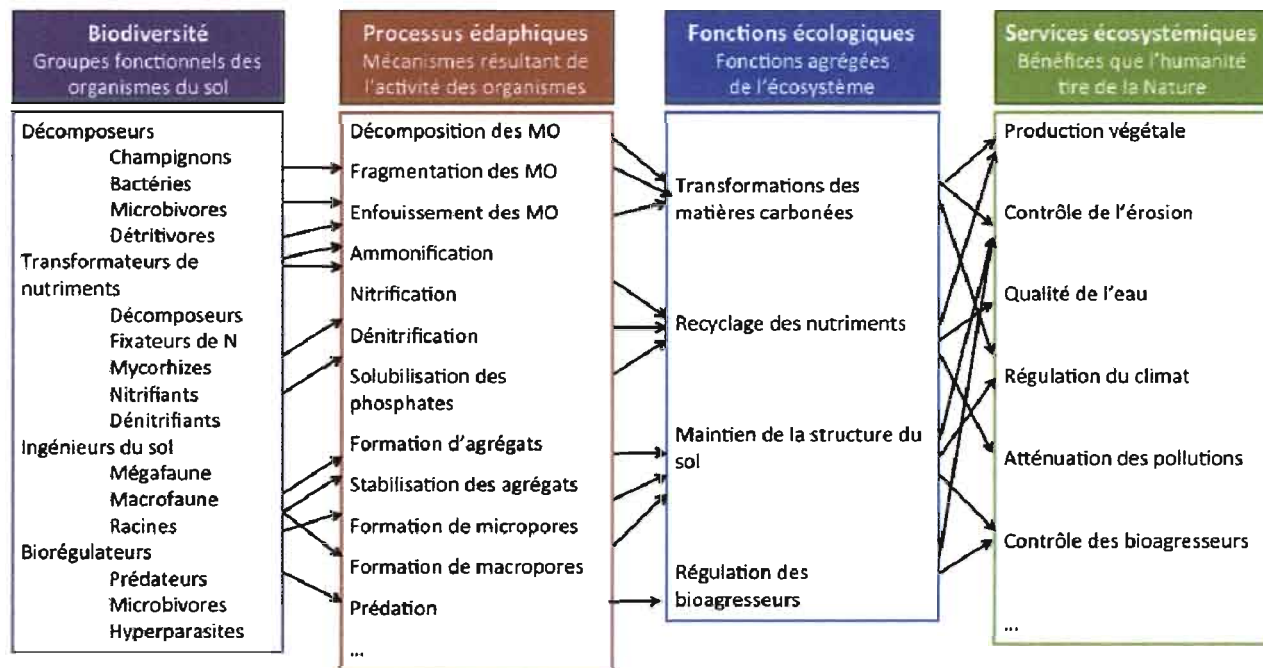


Figure 5.10. Liens entre biodiversité fonctionnelle, processus et fonctions écologiques, et services écosystémiques. Les processus écologiques réalisés par les organismes du sol peuvent être regroupés dans des fonctions écologiques agrégées, qui sont à la base de la mise en place des services écosystémiques (source : tableau repris par E. Blanchart, d'après M.G. Kibblewhite)

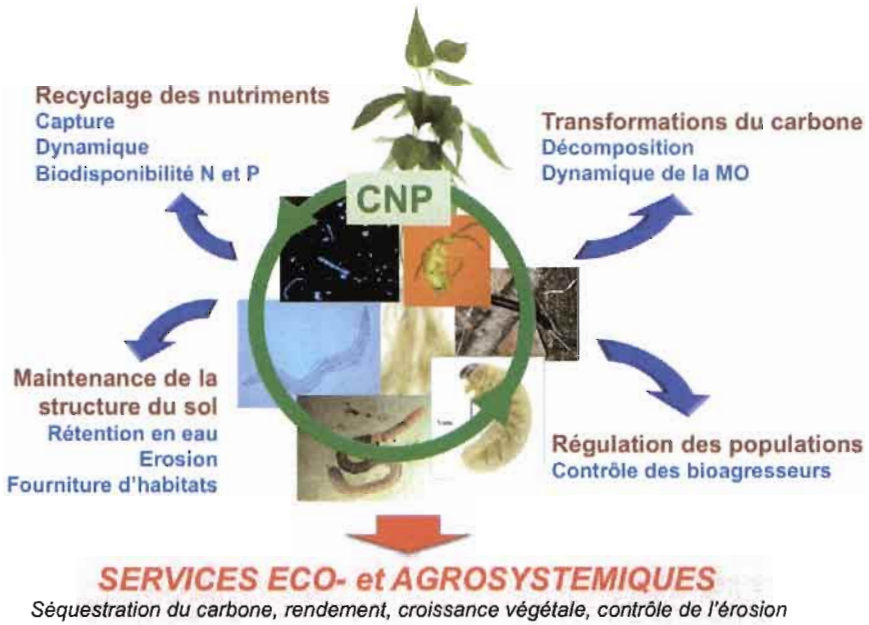


Figure 5.11. Schéma conceptuel du fonctionnement du sol décrivant l'importance des interactions entre groupes fonctionnels du sol (décomposeurs, micro-régulateurs, ingénieurs du sol et de la litière, prédateurs, bioagresseurs), pour la réalisation des quatre principales fonctions écologiques nécessaires à la fourniture des services éco- et agrosystémiques. Les flux de carbone et de nutriments (flèche verte) transitent par ces acteurs en interactions entre eux et avec leur milieu (source : schéma redessiné par E. Blanchart d'après M.G. Kibblewhite et photos de E. Blanchart, R. Randriamanantsoa, C. Villenave et L. Bernard).

5.11. Indicateurs de qualité des sols

Bien que l'expression « qualité du sol » ait été utilisée dès 1977 [WAR 77] pour des sols agricoles, il a fallu attendre les années 1990 pour que des définitions apparaissent et que des travaux scientifiques soient réalisés sur ce thème [DOR 94]. Progressivement, la définition a évolué d'un cadre agricole en lien avec la productivité vers une vision beaucoup plus « multifonctionnelle » des sols. La définition de « qualité du sol » donnée par [KAR 97] comme la « capacité d'un sol à fonctionner » sous-entend que la gestion du sol doit permettre durablement la production animale et végétale, maintenir ou favoriser la qualité de l'eau et de l'air et supporter la santé humaine. On pourrait maintenant définir la qualité d'un sol par sa « capacité à fournir des biens et des services écosystémiques ».

Quels indicateurs peuvent l'évaluer ? De la même façon, peut-on prendre en compte de façon intégrée, dans un même indicateur, l'ensemble des services écosystémiques, c'est-à-dire les « multiservices » des sols ? Doit-on considérer que les sols doivent fournir l'ensemble des services, d'un seul ou de quelques services seulement. Ce compromis est difficile à appliquer aux sols agricoles auxquels la société demande de fournir un grand nombre de services : produire de la nourriture en évitant l'érosion, limiter la pollution de l'eau et de l'environnement, conserver la biodiversité, favoriser la séquestration du carbone, assurer la qualité et la diversité des paysages, etc. La qualité d'un sol agricole est sans doute une des plus difficiles à évaluer.

Les indicateurs sont des propriétés mesurables du sol ou des organismes qu'ils hébergent ou supportent, et qui aident à comprendre son fonctionnement. Ils sont généralement fondés sur des propriétés ou processus physiques, chimiques ou biologiques. Les paramètres physiques et chimiques sont bien ou mieux définis que les paramètres et indicateurs biologiques (bio-indicateurs) qui sont abordés ici.

5.11.1. Les organismes du sol comme indicateurs

Les modes d'occupation des sols et les pratiques agronomiques et forestières ont des effets relativement bien connus sur les organismes du sol (bactéries, champignons, nématodes, collemboles, vers de terre, etc.) et sur certaines de leurs activités [PER 11, CLU 12, HEN 15].

Les bactéries et les champignons, et certaines de leurs activités (respiration des sols, minéralisation des matières organiques, biomasse microbienne, bactérienne, fongique, rapport de ces biomasses) [BIS 17, STA 14] sont des indicateurs du fonctionnement des systèmes sol-plante souvent cités. En revanche, les protozoaires sont rarement utilisés en raison de leur détermination taxonomique difficile et de leur capacité à s'enkyster rapidement sous une forme passive.

L'intérêt des nématodes, comme indicateurs de l'état des sols [FER 09] s'est accentué, car ils constituent un groupe remplissant des fonctions spécifiques très contrastées au sein des réseaux trophiques (microbivores, herbivores, prédateurs d'autres animaux, omnivores). En complément, ils répondent rapidement à une modification du milieu, présentent des caractères morphologiques facilitant l'identification et sont présents dans la plupart des sols.

Certaines espèces de vers de terre (comme *Aporrectodea caliginosa* ou *Allolobophora chlorotica*) sont sensibles à la pollution par les métaux, alors que d'autres (comme *Lumbricus castaneus* ou *Dendrobaena rubida*) se maintiennent en milieux pollués [NAH 03]. Ils seraient avec certains Coléoptères de bons indicateurs de la pollution.

Des travaux, sur divers organismes et paramètres associés à leur dynamique, visent à fournir des référentiels d'espèces présentes dans un milieu donné pour une gamme de situations variée [COL 11, CLU 12].

5.11.2. Les fonctions écologiques comme indicateurs

Pour prendre en compte les fonctions écologiques (figures 5.9, 5.10) des approches plus intégratives du fonctionnement du sol adoptent des méthodes de mesures *in situ* de biodégradation des matières organiques ou d'altération de minéraux (méthodes des sachets enfouis de matières organiques ou de minéraux) [BER 90, KUR 07]. Ces méthodes comme celles dites des *Bait lamina* ou du *Tea Bag Index* sont, par exemple, destinées à recueillir des données uniformes de décomposition de matières organiques [KEU 13].

5.12. Conclusion et perspectives

Les sols sont des biosystèmes complexes abritant sans doute la plus grande biodiversité terrestre. Les modes de formation et fonctionnement des sols sont déterminés par les interactions entre les organismes et les constituants et structures du milieu. Ce sont ces interactions qui, à diverses échelles d'espace et de temps, déterminent les fonctions des sols et leur capacité à fournir des services écosystémiques. Toutefois, les organismes du sol et ces interactions restent, pour une grande part, à mieux définir ou à découvrir. Une meilleure connaissance des organismes et des conditions de leurs activités permettra de mieux déterminer et hiérarchiser les facteurs biotiques et abiotiques qui contrôlent les activités biochimiques, et les fonctions et services des systèmes sol-plante. Ces paramètres doivent être établis et validés pour les conditions pédoclimatiques du milieu étudié et à gérer.

Une agriculture durable fondée sur l'intensification écologique et/ou diverses approches agro-écologiques robustes et pertinentes doivent intégrer les « forces motrices » du milieu, qui sont définies par des paramètres physiques, physicochimiques, chimiques, biochimiques, mais aussi socio-économiques. Cet ensemble s'impose pour un développement harmonieux.

Dans ces perspectives, une priorité pourrait être donnée aux fonctions qui soutiennent la conservation des sols et la croissance des plantes avec des besoins réduits, ou au moins ajustés et contrôlés, en fertilisants minéraux et produits phytosanitaires. Ces démarches doivent être associées aux modes d'occupation et de travail des sols. Les fonctions à prendre en compte dans les sols agricoles, mais aussi forestiers concernent : la disponibilité et mobilisation d'éléments nutritifs pour les plantes ; les conditions d'expression efficace des symbioses fongiques (mycorhizes) ou bactériennes (fixatrices d'azote) ; l'activation et l'expression de gènes des micro-organismes rhizosphériques

pour leurs effets bénéfiques aux plantes (PGPR, *Plant Growth Promoting Rhizobacteria*) (croissance racinaire, nutrition minérale, lutte contre les pathogènes, etc.) ; les voies métaboliques de formation de matières humiques qui structurent et stabilisent le sol ; la dégradation de polluants d'apports chroniques ou accidentels et de produits phytosanitaires ou de produits à effet allélopathique.

Une très bonne connaissance du rôle des organismes dans les couplages des cycles biogéochimiques [BER 07, REC 17] et des conditions de minéralisation de C, N, S, P, conduirait à un meilleur contrôle des émissions de gaz à effet de serre, de la nutrition végétale et de la qualité des eaux. Des approches inter- et pluridisciplinaires s'imposent, car elles aideront à la définition de modèles et d'indicateurs pertinents et robustes de qualité et de gestion des sols.

5.13. Bibliographie

- [ALU 17] ALUNNI B., MERGAERT P., « Défis et perspectives pour l'utilisation de la fixation biologique de l'azote en agriculture », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions QUAE, Versailles, 2017.
- [AND 93] ANDERSON J.M., INGRAM J.S.I., *Tropical Soil Biology and Fertility – A handbook of methods*, 2^e édition, CABI, Wallingford, 1993.
- [BAV 16] BAVEYE PH.C., BERTHELIN J., MUNCH J.C., « Too much or not enough: Reflection on two contrasting perspectives on soil biodiversity », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 103, p. 320-326, 2016.
- [BEC 17] BECARD G., PUECH-PAGES V., « Communication entre les partenaires dans la symbiose mycorhizienne à arbuscules », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions QUAE, Versailles, 2017.
- [BER 12] BERNARD L., CHAPUIS-LARDY L., RAZAFIMBELO T., *et al.*, « Endogeic earthworms shape bacterial functional communities and affect organic matter mineralization in a tropical soil », *The ISME Journal*, n° 6, p. 213-222, 2012.
- [BER 82] BERTHELIN J., TOUTAIN F., « Soil Biology », dans M. BONNEAU et B. SOUCHIER (DIR.), *Constituents and properties of soils*, Academic Press, Londres, 1982.
- [BER 90] BERTHELIN J., GUILLET B., ROULLIER J., *et al.*, « A bag method to study the release, exchange, fixation, preconcentration and the loss of major and trace mineral elements in soils », dans A.F. HARRISON, P. INESON, O.W. HEAL (DIR.), *Nutrient cycling in terrestrial ecosystem*, Elsevier Science, Londres, 1990.
- [BER 06] BERTHELIN J., BABEL U., TOUTAIN F., « History of soil biology », dans B. WARKENTIN (DIR.), *Foot Prints in the Soil-People and Ideas in Soil History*, Elsevier, Amsterdam, 2006.

- [BER 07] BERTHELIN J., « Les micro-organismes, clé des recyclages biogéochimiques », dans G. PEDRO (DIR.), *Cycles biogéochimiques et écosystèmes continentaux*, EDP Sciences, Les Ulis, 2007.
- [BER 11a] BERTHELIN J., ANDREUX F., MUNIER-LAMY C., « Constituants originaux du sol : réactivité et interactions », dans M.-C. GIRARD, C. WALTER, J.-C. REMY, *et al.* (DIR.), *Sols et Environnement - Cours, Exercices Corrigés et Études de Cas*, 2^e édition, Dunod, Paris, 2011.
- [BER 11b] BERTRAND J.-C., CAUMETTE P., LEBARON P., *et al.*, *Écologie Microbienne, Microbiologie des Milieux Naturels et Anthropisés*, PUPPA, Pau, 2011.
- [BIS 17] BISPO A., JOLIVET C., RANJARD L., *et al.*, « 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 QUAE, Versailles, 2017.
- [BLA 99] BLANCHART E., ALBRECHT A., ALEGRE J., *et al.*, « Effects of earthworms on soil structure and physical properties », dans P. LAVELLE, L. BRUSSAARD, P. HENDRIX (DIR.), *Earthworm management in tropical agroecosystems*, p. 149-172, CABI, Wallingford, 1999.
- [BLA 04] BLANCHART E., ALBRECHT A., BROWN G.G., *et al.*, « Effects of tropical endogeic earthworms on soil erosion: a review », *Agriculture, Ecosystems and Environment*, n° 104, p. 303-315, 2004.
- [BON 09] BONKOWSKI M., VILLENAVE C., GRIFFITHS B., « Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots », *Plant and Soil*, n° 321, p. 213-233, 2009.
- [BOU 97] BOUCHE M.B., AL ADDAN F., « Earthworms, water infiltration, and soil stability: some new assessments », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 29, p. 441-452, 1997.
- [BRU 17] BRUAND A., TESSIER D., « Le sol habitat : environnement physicochimique et conditions de développement des différents organismes présents dans le sol », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions QUAE, Versailles, 2017.
- [BUR 02] BURNS R.G., DICK R.P., *Enzymes in the Environment: Activity, Ecology and Applications*, Marcel Dekker, New York, 2002.
- [CAL 05] CALDWELL B.P., « Enzyme activities as a component of soil biodiversity: A review », *Pedobiologia*, n° 49, p. 637-644, 2005.
- [CHA 05] CHAHARTAGHI M., LANGEL R., SCHEU S., *et al.*, « Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios », *Soil Biology and Biochemistry*, n° 37, p. 1718-1725, 2005.
- [CHE 17] CHENU C., NUNAN N., VIEUBLE L., *et al.*, « Localisation des matières organiques et des activités microbiennes : conséquences pour le fonctionnement du sol », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions QUAE, Versailles, 2017.

- [CLU 09] CLUZEAU D., PERES G., GUERNION M., *et al.*, « Intégration de la biodiversité des sols dans les réseaux de surveillance de la qualité des sols : exemple du programme-pilote à l'échelle régionale, le RMQS-Biodiv », *Étude et Gestion des sols*, n° 16, p. 187-201, 2009.
- [CLU 12] CLUZEAU D., GUERNION M., CHAUSSOD R., *et al.*, « 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 15] COLEMAN D.C., WALL D.H., « Soil fauna: occurrence, biodiversity and roles in ecosystem function », dans E.A. PAUL (DIR.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*, p. 111-149, 4^e édition, Academic Press, Boston, 2015.
- [COL 11] COLL P., LE CADRE E., BLANCHART E., *et al.*, « Organic viticulture and soil quality: A long-term study in Southern France », *Applied Soil Ecology*, n° 50, p. 37-44, 2011.
- [COU 14] COULIS M., BERNARD L., GÉRARD F., *et al.*, « Endogeic earthworms modify soil phosphorus, plant growth and interactions in a legume-cereal intercrop », *Plant and Soil*, n° 379, p. 149-160, 2014.
- [CRO 12] CROWTHER T.W., BODDY L., JONES T.H., « Functional and ecological consequences of saprotrophic fungus-grazer interactions », *The ISME Journal*, n° 6, p. 1992-2001, 2012.
- [DEC 10] DECAËNS T., « Macroecological patterns in soil communities », *Global Ecology and Biogeography*, n° 19, p. 287-302, 2010.
- [DEC 16] DECAËNS T., PORCO D., JAMES S.W., *et al.*, « 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.
- [DEL 11] DELMONT T.O., ROBE P., CECILLON S., *et al.*, « Accessing the soil metagenome for studies of microbial diversity », *Applied and Environmental Microbiology*, n° 78, p. 1315-1324, 2011.
- [DEO 10] DE OLIVEIRA T., HÄTTENSWILER S., HANDA I.T., « Snail and millipede complementarity in decomposing Mediterranean forest leaf litter mixtures », *Functional Ecology*, n° 24, p. 937-946, 2010.
- [DOM 70] DOMMERGUES Y., MANGENOT F., *Écologie microbienne du sol*, Masson, Paris, 1970.
- [DOR 94] DORAN J.W., COLEMAN D.C., BEZDICEK D.F., *et al.*, « Defining Soil Quality for a Sustainable Environment », *Soil Science Society of America Journal*, Special Publication n° 35, Madison, 1994.
- [DUP 17] DUPONNOIS R., WAHBI S., SANGUIN H., *et al.*, « Les associations mycorhiziennes dans les sols, pour une meilleure maîtrise de la production végétale », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions QUAE, Versailles, 2017.
- [FEL 03] FELLER C., BROWN G.G., BLANCHART E., *et al.*, « Charles Darwin, earthworms and the natural sciences: various lessons from past to future », *Agriculture, Ecosystems and Environment*, n° 99, p. 29-49, 2003.

- [FER 09] FERRIS H., BONGERS T., « Indices for analysis of nematode assemblages », dans M. WILSON, T. KAKOULI-DUARTE (DIR.), *Nematodes as Environmental Bioindicators*, p. 124-145, CABI, Wallingford, 2009.
- [GOB 10] GOBAT J.-M., ARAGNO M., MATTHEY W., *Le Sol Vivant. Bases de Pédologie – Biologie des Sols*, 3^e édition, PPUR, Lausanne, 2010.
- [HAT 73] HATTORI T., *Microbial Life in the Soil. An Introduction*, Marcel Dekker, New York, 1973.
- [HEN 15] HENNERON L., BERNARD L., HEDDE M., *et al.*, « Fourteen years of evidence for positive effects of conservation agriculture and organic farming on soil life », *Agronomy for Sustainable Development*, n° 35, p. 169-18, 2015.
- [HIN 09] HINSINGER PH., BENGOUGH A.G., VETTERLEIN D., *et al.*, « Rhizosphere: Biophysics, biogeochemistry and ecological relevance », *Plant and Soil*, n° 321, p. 117-152, 2009.
- [JEF 10] JEFFERY S., GARDI A., JONES L., *et al.* (DIR.), *European Atlas of Soil Biodiversity*, EU Law and Publications, Luxembourg, 2010.
- [JOU 11] JOUQUET P., TRAORÉ S., CHOOSAI C., *et al.*, « Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites », *European Journal of Soil Biology*, n° 47, p. 215-222, 2011.
- [JOU 14] JOUQUET P., CAPOWIEZ Y., BOTTINELLI N., *et al.*, « Potential of Near Infrared Reflectance Spectroscopy (NIRS) for identifying termite species », *European Journal of Soil Biology*, n° 60, p.49-52, 2014.
- [KAR 97] KARLEN D.L., MAUSBACH M.J., DORAN J.W., *et al.*, « Soil quality: A concept, definition, and framework for evaluation », *Soil Science Society of America Journal*, n° 61, p. 4-10, 1997.
- [KEU 13] KEUSKAMP J.A., DINGEMANS B.J.J., LEHTINEN T., *et al.*, « Tea Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems », *Methods in Ecology and Evolution*, n° 4, p. 1070-1075, 2013.
- [KIB 08] KIBBLEWHITE M.G., RITZ K., SWIFT M.J., « Soil health in agricultural systems », *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, n° 363, p. 85-701, 2008.
- [KUR 07] KURBATOVA A., MOUKOUMI J., BEGUIRISTAIN T., *et al.*, « Microbial diversity during cellulose decomposition in different forest stands: I. Microbial communities and environmental conditions », *Microbial Ecology*, n° 54, p. 393-405, 2007.
- [LAV 01] LAVELLE P., SPAIN A.V., *Soil Ecology*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2001.
- [LAV 06] LAVELLE P., DECAËNS T., AUBERT M., *et al.*, « Soil invertebrates and ecosystem services », *European Journal of Soil Biology*, n° 42 (Suppl. 1), S3-S15, 2006.
- [LEE 71] LEE K.E., WOOD T.G., *Termites and Soils*, Academic Press, Londres, 1971.
- [LEM 17] LEMANCEAU PH., MAZURIER S., PIVATO B., *et al.*, « Compréhension et valorisation des interactions entre plantes et microorganismes telluriques : des enjeux majeurs en agroécologie », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions QUAE, Versailles, 2017.

- [LEY 91] LEYVAL C., BERTHELIN J., « Weathering of a mica by roots and rhizospheric microorganisms », *Soil Science Society of America Journal*, n° 55, p. 1009-1016, 1991.
- [MAD 09] MADIGAN M.T., MARTINKO J.M., DUNLAPS P.V., *et al.*, *Brock Biology of Microorganisms*, 12^e édition, Pearson Benjamin-Cummings, San Francisco, 2009.
- [MAR 10] MARX M., BUEGGER F., GATTINGER A., *et al.*, « Determination of the fate of regularly applied ¹³C-labeled-artificial-exudates C in two agricultural soils », *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, n° 173, p. 80-87, 2010.
- [MEA 05] MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Island Press, Washington, 2005.
- [MUN 17] MUNCH J.C., BERTHELIN J., « La richesse des communautés microbiennes des sols, un trésor inestimable », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions QUAE, Versailles, 2017.
- [NAH 03] NAHMANI J., ROSSI J.P., « Soil macroinvertebrates as indicators of pollution by heavy metals », *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences – Science de la Vie*, n° 326, p. 295-303, 2003.
- [NIE 14] NIELSEN U.N., AYRES E., WALL D.H., *et al.*, « Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties », *Global Ecology and Biogeography*, vol. 23, p. 968-978, 2014.
- [PEL 09] PELOSI C., BERTRAND M., CAPOWIEZ Y., *et al.*, « Earthworm collection from agricultural fields: Comparisons of selected expellants in presence/absence of hand-sorting », *European Journal of Soil Biology*, n° 45, p. 176-183, 2009.
- [PER 11] PÉRÈS G., VANDENBULCKE F., GUERNION M., *et al.*, « Earthworm indicators as tools for soil monitoring, characterization and risk assessment. An example from the national Bioindicator programme (France) », *Pedobiologia*, n° 54, p. S77-S87, 2011.
- [PET 82] PETERSEN H., LUXTON M., « A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes », *Oikos*, n° 39, p. 288-388, 1982.
- [PON 02] PONGE J.F., CHEVALIER R., LOUSSOT P., « Humus Index: an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties », *Soil Science Society of America Journal*, n° 66, p. 1996-2001, 2002.
- [RAN 13] RANJARD L., DEQUIEDT S., PREVOST-BOURE N.C., *et al.*, « Turnover of soil bacterial diversity driven by wide-scale environmental heterogeneity », *Nature Communications*, n° 4, p. 134, 2013.
- [REC 17] RECOUS S., LASHERMES G., BERTRAND I., « Couplages et contrôles des cycles du carbone et de l'azote par les communautés microbiennes dans les sols cultivés », dans J.F. BRIAT, D. JOB (DIR.), *Les sols et la vie souterraine. Des enjeux majeurs en agroécologie*, Éditions QUAE, Versailles, 2017.
- [ROO 16] ROOSE T., KEYES S.D., DALY K.R., *et al.*, « Challenges in imaging and predictive modelling of rhizosphere processes », *Plant and Soil*, n° 407, p. 9-38, 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.
- [SMI 08] SMITH S.E., READ D.J., *Mycorrhizal Symbiosis*, 3^e édition, Academic Press, Londres, 2008.
- [STA 14] STAUFFER M., LEYVAL C., BRUN J.J., *et al.*, « Effect of willow short rotation coppice on soil properties after three years of growth as compare to forest, grassland and arable land uses », *Plant and Soil*, n° 377, p. 423-438, 2014.
- [STO 86] STOTZKY G., « Influence of soil mineral colloids on metabolic processes, growth, adhesion and ecology of microbes and viruses », dans P.M. HUANG, M. SCHNITZER (DIR.), *Interactions of Soil Minerals with Natural Organics and Microbes*, Soil Science Society of America, n° 17, Madison, 1986.
- [TOT 10] TOTSCHKE K.U., RENNERT T., GERZABEK M.H., *et al.*, « Biogeochemical interfaces in soil: The interdisciplinary challenge for soil science », *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, n° 173, p. 88-99, 2010.
- [TRA 15] TRAP J., BERNARD L., BRAUMAN A., *et al.*, « Plant roots increase bacterivorous nematode dispersion through non-uniform glass-bead media », *Journal of Nematology*, n° 47, p. 296-301, 2015.
- [TRA 16] TRAP J., BONKOWSKI M., PLASSARD C., *et al.*, « Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions », *Plant and Soil*, n° 398, p. 1-24, 2016.
- [VAN 06] VAN ELSAS J.D., TREVORS J.T., JANSSON J.K., *et al.*, *Modern Soil Microbiology*, 2^e édition, CRC Press et Marcel Dekker Ltd, Londres, 2006.
- [VAN 14] VAN GROENINGEN J.W., LUBBERS I.M., VOS H.M.J., *et al.*, « Earthworms increase plant production: a meta-analysis », *Nature, Scientific Reports*, n° 4, p. 63-65, 2014.
- [WAR 77] WARKENTIN B.P., FLETCHER H.F., « Soil quality for intensive agriculture », *Proceedings of the international seminar on soil environment and fertilization management*, Tokyo, Japon, 1977.
- [WIN 49] WINOGRADSKY S., *Microbiologie du Sol. Problèmes et Méthodes*, Masson, Paris, 1949.

Berthelin J., Blanchart Eric, Trap Jean,
Munch J.C.

Les sols, des biosystèmes habitats et
réserves de biodiversité, 1.

In Berthelin J. (ed.), Valentin Christian
(ed.), Munch J.C. (ed.). Les sols au coeur
de la zone critique 1 : fonctions et
services.

Londres (GBR) : ISTE, 2018, p. 133-161.
(Système Terre - Environnement : Série
Les Sols), 1. ISBN 978-1-78405-380-2