

Intensifier les fonctions écologiques du sol pour fournir durablement des services écosystémiques en agriculture

E. Blanchart et J. Trap

Eco&Sols, Univ Montpellier, IRD, Institut Agro, CIRAD, INRAe, 2 Place Viala, 34060 Montpellier, France.

Contacts : eric.blanchart@ird.fr - jean.trap@ird.fr

RÉSUMÉ

Avec le développement de l'agroécologie, le sol prend une place importante dans la réflexion sur la mise en place de pratiques agricoles durables. Le sol est le siège de nombreux processus opérés par des organismes vivants agissant de façon interactive. Ces processus sont indispensables pour la durabilité des services rendus par les agrosystèmes. Dans le cadre de la transition agroécologique, il devient alors nécessaire et urgent de promouvoir ces processus écologiques, de les intensifier par des pratiques adaptées et partagées avec d'autres contraintes socio-économiques, et enfin, de pouvoir les évaluer. Dans un premier temps, nous rappelons les théories écologiques du fonctionnement des écosystèmes pour améliorer notre prise en compte du sol dans la transition agroécologique. Puis, nous décrivons le besoin d'améliorer notre connaissance de la relation entre biodiversité, processus, fonctions agrégées et services rendus par les agrosystèmes dans un contexte mondial où la biodiversité, y compris celle du sol, est menacée. Cette approche théorique est illustrée par quatre études menées en zone tropicale démontrant la possibilité d'intensifier les processus du sol pour résoudre un dysfonctionnement agronomique, suite à un examen scientifique rigoureux du fonctionnement de l'agrosystème. Enfin, nous rappelons le besoin de définir des indicateurs fonctionnels des sols basés sur les processus écologiques pour une évaluation appropriée de cette intensification. En conclusion, nous proposons un cadre méthodologique permettant d'optimiser les fonctions écologiques du sol pour une fourniture durable des services rendus par les agrosystèmes.

Mots clés

Intensification écologique, service agrosystémique, co-construction, indicateur de fonctionnement, biodiversité, durabilité.

Comment citer cet article :

Blanchart E. et Jean Trap J. - 2020 - Intensifier les fonctions écologiques du sol pour fournir durablement des services écosystémiques en agriculture, *Etude et Gestion des Sols*, 27, 121-134

Comment télécharger cet article :

<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/volume-27/>

Comment consulter/télécharger

tous les articles de la revue EGS :

<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/>

SUMMARY**INTENSIFY THE SOIL ECOLOGICAL FUNCTIONS FOR A SUSTAINABLE SUPPLY OF ECOSYSTEM SERVICES IN AGRICULTURE**

With the development of agroecology, soil plays an important role in the design of sustainable agricultural practices. The soils are the place of many processes operated by living organisms interacting with one another. They also provide much needed services provided by agrosystems and enable their sustainability. In the context of the agroecological transition, it becomes urgent to promote these ecological processes, to intensify them by appropriate practices considering the socio-economic constraints, and finally, to be able to measure them. First, we recall the ecological theories of the terrestrial ecosystem functioning to improve our consideration of the soil in the agroecological transition. Then, we describe the need to improve our knowledge of the relationships between biodiversity, processes, aggregated functions and agrosystem services in a global context where biodiversity, including the soil one, is highly threatened. This theoretical approach is illustrated by four studies conducted in the tropics demonstrating the possibility to intensify the soil processes and to solve an agronomic dysfunction. Finally, we highlight the need to define soil indicators based on ecological processes for an appropriate measurement of this intensification. In conclusion, we propose a methodological framework to optimize the ecological functions of the soil for a sustainable supply of services provided by agrosystems.

Key-words

Ecological intensification, agrosystem service, co-construction, indicator of functioning, biodiversity, sustainability.

RESUMEN**INTENSIFICAR LAS FUNCIONES ECOLÓGICAS DEL SUELO PARA OFRECER PERMANENTEMENTE SERVICIOS ECOSISTÉMICOS EN AGRICULTURA**

Con el desarrollo de la agroecología, el suelo toma un lugar importante en la reflexión sobre la instauración de prácticas agrícolas sostenibles. El suelo es la sede de numerosos procesos efectuados por organismos vivos que actúan de manera interactiva. Estos procesos son indispensables para la sostenibilidad de los servicios prestados por los agrosistemas. En el marco de la transición agroecológica, se hace necesario e urgente de promover estos procesos ecológicos, de identificarlos por prácticas adaptadas y compartidas con otras limitaciones socio-económicas, y en fin, de poder evaluarlos. En primer lugar, recordamos las teorías ecológicas del funcionamiento de los ecosistemas para mejorar nuestra toma en cuenta del suelo en la transición agroecológica. Luego, describimos la necesidad de mejorar nuestro conocimiento de la relación entre biodiversidad, procesos, funciones agregadas y servicios prestados por los agrosistemas en un contexto mundial donde la biodiversidad, incluida la del suelo, está amenazada. Este enfoque teórico está ilustrado por cuatro estudios llevados en zona tropical que demuestran la posibilidad de intensificar los procesos del suelo para resolver un disfuncionamiento agronómico, tras un examen científico riguroso del funcionamiento del agrosistema. En fin, recordamos la necesidad de definir indicadores funcionales de los suelos basados sobre los procesos ecológicos para una evaluación apropiada de esta intensificación. En conclusión, proponemos un cuadro metodológico que permite optimizar las funciones ecológicas para la prestación sostenible de los servicios prestados por los agrosistemas.

Palabras clave

Intensificación ecológica, servicio agrosistémico, co-construcción, indicador de funcionamiento, biodiversidad, sostenibilidad.

La transition de l'agriculture conventionnelle vers des pratiques agroécologiques plus respectueuses de l'environnement prenant mieux en compte les attentes liées à la durabilité et au développement a fait l'objet de très nombreux écrits (Pretty *et al.*, 2010). Dans cette dynamique agroécologique, le sol occupe une place très particulière, en accord avec les nombreux services écosystémiques (production de nourriture, régulation des maladies, régulation de l'érosion, régulation du climat, etc.) qu'il fournit (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Keesstra *et al.*, 2016). L'un des pionniers de cette vision fut Basil Bensing, promoteur au début du 20^e siècle du terme « agroécologie » qu'il positionnait comme science de la conservation du sol, insistant sur l'importance des adaptations des plantes aux conditions du milieu (dans Doré et Bellon, 2019). La nécessité de la prise en compte des processus écologiques pour favoriser la durabilité des agrosystèmes (synonyme ici d'écosystèmes agricoles, Theron *et al.*, 2017) a été prônée assez tôt par Miguel Altieri (2004). Parmi les cinq principes que cet auteur propose, le sol est omniprésent à travers la biodiversité, le recyclage des nutriments, la croissance des plantes, les interactions biologiques bénéfiques et la promotion des processus écologiques-clé. De nombreux ouvrages insistent sur la nécessité de promouvoir la biodiversité du sol dans les systèmes cultivés, d'assumer la complexité écologique des systèmes et de s'appuyer sur les processus écologiques (Altieri, 1999; Van der Putten *et al.*, 2004; Barrios, 2007; Brussaard *et al.*, 2007; Kibblewhite *et al.*, 2008). Cette intensification écologique se définit comme une approche alternative à l'intensification conventionnelle, avec pour objectif de maintenir ou d'accroître les rendements tout en minimisant les impacts négatifs sur l'environnement (Doré *et al.*, 2011; Bommarco *et al.*, 2013). Dans le contexte actuel de la sixième crise massive d'extinction de la biodiversité, caractériser, comprendre et optimiser les fonctions biologiques des sols au sein des agrosystèmes est une nécessité (Dirzo *et al.*, 2014; Seibold *et al.*, 2019).

Dans ce présent article, nous réaffirmons ici le besoin d'optimiser les fonctions et les interactions biotiques dans les sols pour la mise en place de multiples services agrosystémiques (services écosystémiques principalement attendus/fournis par les agrosystèmes) et la durabilité des systèmes. Le premier chapitre rappellera le cadre théorique qui positionne la place du sol en écologie des écosystèmes et dans la gestion conventionnelle des agrosystèmes. Le second chapitre s'attachera aux relations entre biodiversité (organismes)- processus- fonctions- services (BPFS). Le troisième chapitre montrera, à travers quatre cas d'étude, qu'il est possible d'optimiser, selon une démarche scientifique, les interactions écologiques dans les sols. Enfin, un dernier chapitre nous amènera à discuter de la nécessité d'évaluer l'intensification écologique de pratiques agroécologiques.

En conclusion, nous présenterons un cadre méthodologique qui propose un ensemble d'étapes à suivre pour aboutir à l'intensification des processus écologiques des sols pour une agriculture durable.

LES SOLS DANS LA SPHÈRE AGROÉCOLOGIQUE

Agronomie, écologie des écosystèmes et biologie des sols

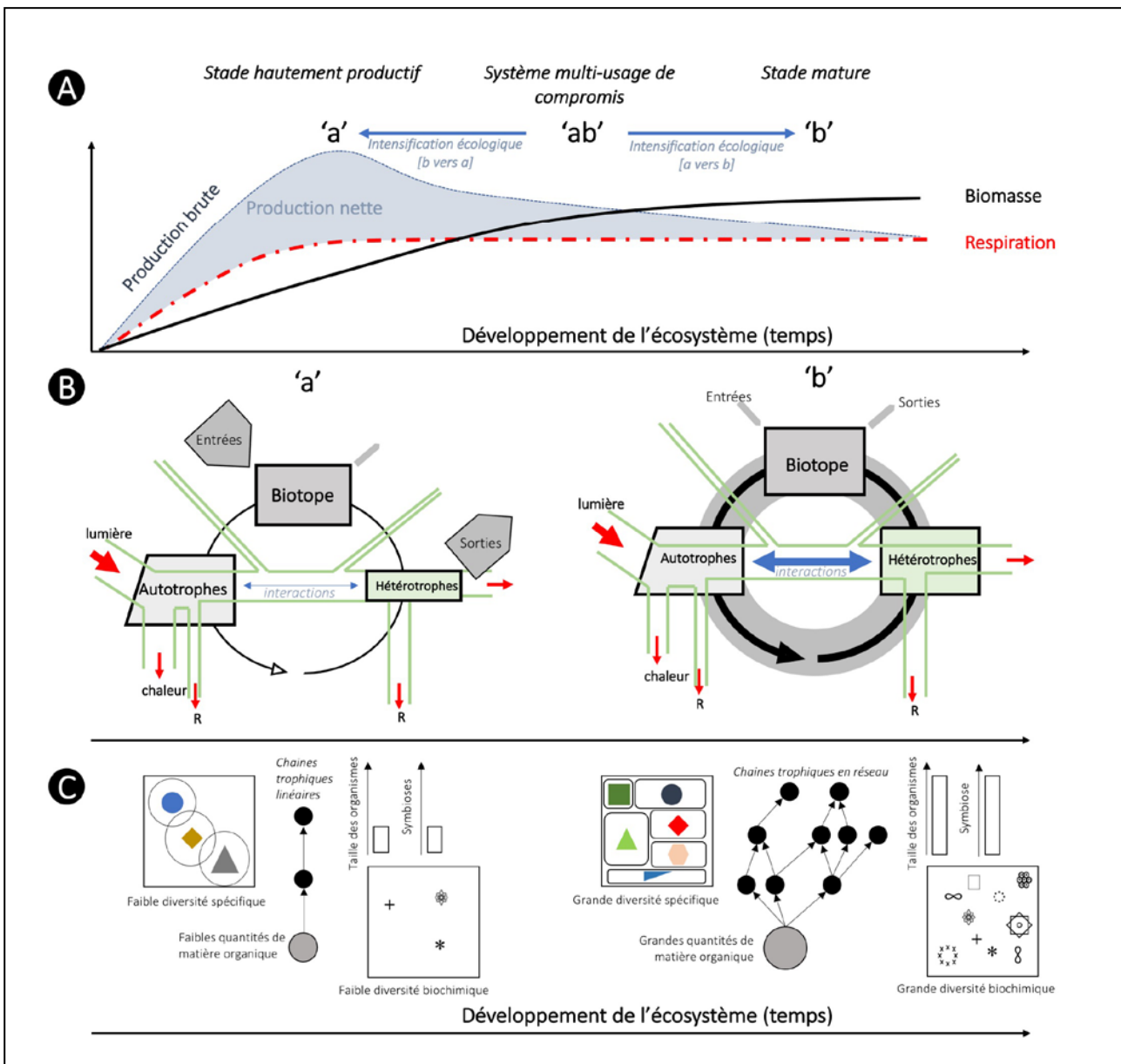
Dans le milieu du 20^e siècle, alors que l'agriculture productiviste se développe, l'écologie des écosystèmes et ses théories associées émergent. La théorie de la stratégie du développement des écosystèmes terrestres proposée par Eugene P. Odum en 1969 (Odum, 1969), au sein de laquelle les sols et leur biodiversité occupent une place majeure, décrit alors l'évolution au cours du temps des propriétés fonctionnelles des écosystèmes terrestres pas ou peu anthropisés. Ces propriétés, ou plus précisément « *prédictions* », ont été par la suite observées à de nombreuses reprises (Corman *et al.*, 2019). Brièvement, les stades pionniers laissent rapidement place aux stades les plus productifs, précoces donc, et transitoires, constitués d'espèces végétales à croissance rapide, puis à des stades matures à faible productivité composés d'espèces à croissance lente (*figure 1.A*). Bien que la littérature soit limitée, il est connu que la fertilité minérale du sol, la teneur en matières organiques et la composition taxonomique et fonctionnelle de la biodiversité édaphique évoluent également (Dequiedt *et al.*, 2020) (*figure 1.B*). Au cours de cette évolution, les interactions entre les organismes s'accroissent et la fermeture des cycles biogéochimiques se renforce (*figure 1.B*). De même, le réseau trophique se complexifie avec la présence accrue d'organismes hétérotrophes, la taille moyenne des organismes augmente, la complexité biochimique de la matière organique s'accroît, la voie énergétique fongique devient dominante et l'efficacité de prélèvement du carbone augmente (Maharning *et al.*, 2009; Morriën *et al.*, 2017; Corman *et al.*, 2019; Shelef *et al.*, 2019) (*figure 1.C*). L'ensemble des mécanismes écologiques impliqués dans ces successions écologiques épigées et souterraines (*e.g.* compétition, relations proie-prédateurs, exploitation des ressources, resserrement de niches) conduit inexorablement ces stades productifs vers des stades biostatiques (Oldeman, 1990) dont les propriétés fonctionnelles diffèrent donc nettement des stades initiaux (Corman *et al.*, 2019). Il apparaît donc que les règles écologiques imposent une opposition entre forte productivité transitoire et stabilité dynamique des écosystèmes naturels. Maintenir un écosystème terrestre hautement productif, c'est

donc s'opposer aux mécanismes écologiques successionnels. Pour lutter contre cette loi de la nature, il n'existe qu'une seule solution : injecter de l'énergie. Puisqu'une majorité des mécanismes écologiques impliqués dans les successions s'opèrent au sein des sols, la gestion des sols et l'injection

d'énergie au sein des sols en agronomie s'avèrent centrales dans l'objectif de maintenir une forte productivité (travail du sol, gestion des pathogènes et adventices par apport de pesticides, apports d'engrais minéraux ou organiques, etc.). La question de la durabilité de cette gestion se pose.

Figure 1 - Positionnement de l'intensification des processus des sols dans le cadre théorique du développement des écosystèmes terrestres, permettant de conjuguer productivité et durabilité. (A) Production de biomasse et respiration des écosystèmes terrestres se succédant au cours du temps. (B) Flux d'énergie et cycle de la matière pour les stades 'a' et 'b', R= respiration. (C) Propriétés biotiques des stades 'a' et 'b'. Modifié d'après Odum, 1969 ; Odum, 1993.

Figure 1 - Positioning intensification of soil processes in the theoretical framework of terrestrial ecosystem development., to combine productivity and sustainability. (A) Biomass production and respiration of terrestrial ecosystems succeeding one another over time. (B) Energy flow and cycle of matter for stages 'a' and 'b'. (C) Biotic properties of stages 'a' and 'b'. Adapted from Odum, 1969; Odum, 1993.



L'importance de l'intensification écologique des sols pour la durabilité de la fourniture des services rendus par les sols

L'énergie investie au sein des agrosystèmes permet donc de lutter temporairement contre l'ensemble des mécanismes écologiques qui conduirait inexorablement l'agrosystème vers un état de fonctionnement moins productif. Maintenir un apport énergétique continu ne suffit pas, néanmoins, pour atteindre les objectifs de production durable. Un apport continu, ou ponctuellement massif, d'énergie au sein de l'agrosystème peut durablement le perturber et favoriser des changements faibles ou drastiques des propriétés fonctionnelles de l'écosystème, pouvant conduire à d'importants « dysfonctionnements » sur le long terme (Reganold *et al.*, 1987 ; Pimentel, 2006). Ceci renvoie à la notion de résilience écologique des écosystèmes (Holling, 1996 ; Griffiths & Philippot, 2013). Par exemple, un usage excessif des fertilisants chimiques favorise une minéralisation accrue de la matière organique des sols, conduisant, entre autres, à une diminution de l'abondance relative de certaines souches mutualistes au profit de souches pathogènes (Johnson, 1993 ; Gryndler *et al.*, 2006). Ces pratiques, bien qu'initialement mises en place pour augmenter et maintenir la productivité des agrosystèmes, tendent à nuire à la durabilité de la fourniture des services agrosystémiques y compris celui de production. La stagnation des rendements de certaines grandes cultures (blé d'hiver, blé dur, orge, avoine, tournesol, vin) observées en Europe en témoigne (Schauberger *et al.*, 2018), alors que les rôles joués par les sols dans cette stagnation restent peu identifiés à l'exception de la baisse des teneurs en carbone (Brisson *et al.*, 2010). De ces constats, un changement radical de la gestion des sols au sein d'une nouvelle agriculture s'impose.

Les propriétés biologiques des sols observées au sein des écosystèmes biostatiques autorisent un fonctionnement durable dans le sens où elles ne s'opposent pas aux règles de la succession. Observer, analyser et décrire avec précision le fonctionnement des sols au sein de ces systèmes est donc central pour comprendre les liens entre les propriétés biologiques des sols et la durabilité du fonctionnement des écosystèmes. Il est important de souligner que la dynamique successioneuse ne conduit pas à une « optimisation » des processus des sols pour la production d'un service écosystémique souhaité (Odum, 1969). Ainsi, l'intensification écologique des sols pourrait se définir comme un ensemble de techniques s'attachant à maximiser la fourniture de services écosystémiques par la biodiversité des sols, tout en minimisant l'impact des mécanismes écologiques de la dynamique successioneuse, conférant aux agrosystèmes une meilleure résilience écologique et une plus grande durabilité (Yachi et Loreau, 1999). Pour cela, l'agro-écologie doit identifier les processus écologiques des sols potentiellement « intensifiables » au sein des agrosystèmes et posséder des leviers pour les mettre en œuvre et des outils pour les mesurer.

Un effort de la recherche scientifique doit être fait en écologie des sols pour identifier ces processus écologiques puis, avec les agronomes, pour proposer des leviers appropriés.

RELATIONS BIODIVERSITÉ – PROCESSUS – FONCTIONS – SERVICES (BPFs)

Les sols renferment une extraordinaire diversité d'organismes vivants impliqués dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres (Barrios, 2007 ; Berthelin *et al.*, 2018 ; Crowther *et al.*, 2019). Toutes les espèces présentes dans un sol réalisent, seules ou en interactions et sous l'influence des facteurs abiotiques, une variété de processus biologiques. L'agrégation de ces processus réalisés permet la mise en place de fonctions écologiques agrégées qui, au sens de Kibblewhite *et al.* (2008), sont au nombre de quatre : (i) la transformation des matières carbonées, (ii) le recyclage des nutriments, (iii) le maintien de la structure du sol et (iv) la régulation des populations. Ces fonctions sont fondamentales car elles servent de socles aux services écosystémiques et à la durabilité du fonctionnement des écosystèmes (Keesstra *et al.*, 2016). Les services d'approvisionnement (au sens du Millennium Ecosystem Assessment, 2005) reposent conjointement sur ces quatre fonctions, tandis que, par exemple, le service de régulation de l'érosion repose sur les fonctions (i) et (iii), et que le service de régulation de la qualité de l'eau repose préférentiellement sur les fonctions (ii) et (iii). Ainsi, la compréhension et le pilotage des processus biologiques des sols permettent de viser les fonctions qui délivrent les services écosystémiques souhaités. Nous résumons ci-dessous les principaux processus par lesquels les organismes des sols régulent les fonctions écologiques agrégées.

Biodiversité des sols et recyclage des nutriments

Les rôles joués par les organismes des sols et leurs multiples interactions sur le recyclage et la disponibilité des éléments nutritifs pour la plante cultivée ont fait l'objet de nombreuses études durant ces dernières décennies (Clarholm, 1985 ; Fierer, 2017 ; Crowther *et al.*, 2019). Voici brièvement quelques exemples. Les microorganismes minéralisent les matières organiques des sols en libérant des enzymes extracellulaires (Caldwell, 2005 ; Karaca *et al.*, 2011), participant directement aux flux biogéochimiques majeurs (Gil-Sotres *et al.*, 2005). Certains microorganismes des sols forment des symbioses mutualistes avec les racines des plantes, telles que les mycorhizes (Cardoso et Kuyper, 2006) ou les nodules rhizobiens (Mylona *et al.*, 1995), permettant d'accroître l'acquisition des nutriments à partir de réservoirs non accessibles aux racines. En consommant les microorganismes, les protistes, les nématodes et les collemboles

libèrent des quantités importantes d'éléments minéraux via la boucle microbienne (Bonkowski et Clarholm, 2012). Ils sont également responsables de profonds changements de la composition microbienne des sols et de l'architecture racinaire des plantes (Trap *et al.*, 2016). La mésofaune et les macro-invertébrés jouent également des rôles-clefs en minéralisant les matières organiques à la surface du sol (Bardgett et Chan, 1999; David, 2014) et en consommant les microorganismes (McGonigle, 1995). Les ingénieurs des sols tels que les vers de terre ou les termites peuvent fortement stimuler le recyclage des nutriments en enfouissant les matières organiques dans les horizons plus profonds et en stimulant l'activité microbienne (Chapuis-Lardy *et al.*, 2011). Les multiples interactions entre les micro-, méso- et macro-organismes des sols favorisent le recyclage des biomasses végétales restituées au sol. Ce réseau d'interaction doit donc être géré stratégiquement afin d'orienter la résultante fonctionnelle des processus des sols vers l'objectif d'accroître durablement la disponibilité des nutriments pour la plante cultivée.

Biodiversité des sols et transformations des matières carbonées

La majorité des organismes des sols sont hétérotrophes. Les matières organiques qui se déposent dans le sol *via* la litière aérienne ou racinaire constituent donc des sources d'énergie et de carbone pour la biodiversité souterraine. À travers leurs activités de consommation et de digestion, de fragmentation et de bioturbation, les invertébrés des sols sont responsables des différentes étapes de transformation et de l'enfouissement des matières carbonées dans les horizons organo-minéraux et de la formation d'humus (Nielsen *et al.*, 2011). Les enzymes produites par les microorganismes sont capables de dégrader des composés carbonés plus ou moins récalcitrants et les animaux, en interaction étroite avec les microorganismes, stimulent la décomposition des matières carbonées (Bernard *et al.*, 2012). Alors qu'une partie du carbone organique est minéralisée par respiration, le carbone restant est soit incorporé dans la biomasse, soit stabilisé dans le sol (Cotrufo *et al.*, 2013). Les différentes transformations biochimiques, parfois nommées « *altérations (bio)chimiques* » (Jastrow *et al.*, 2007) et de protection physique, en partie sous la régulation des organismes (Fonte *et al.*, 2007), assurent le stockage du carbone dans les sols. La vitesse de décomposition des matières carbonées et les proportions relatives de carbone minéralisé ou stabilisé dépendent d'un ensemble de processus impliquant les multiples interactions entre les organismes des sols et leurs habitats au sein d'un contexte pédoclimatique donné. Bien que la richesse taxonomique ait été identifiée comme un déterminant majeur de ces processus, les attributs des communautés (identité et composition spécifique, diversité spécifique, équipartition, traits et dissimilarité fonctionnelle,

etc.) responsables de la régulation du cycle du carbone demeurent peu connus (Nielsen *et al.*, 2011).

Biodiversité des sols et maintien de la structure du sol

La structure des sols représente l'organisation physique du sol, en agrégats et en pores. Cet arrangement spatial des particules et des vides confère aux sols de nombreuses propriétés comme la rétention ou la circulation de l'eau, la résistance à l'érosion, la croissance racinaire, le déplacement d'organismes du sol, etc. Cette fonction écologique de maintien de la structure du sol repose sur différents processus impliquant de façon conjointe de nombreux organismes (Blanchart *et al.*, 1999). Les activités des bactéries, des champignons, des racines de plantes et des invertébrés ingénieurs comme les vers de terre conduisent à la formation d'agrégats biogéniques (Young *et al.*, 1998; Six *et al.*, 2002). Les bactéries, ainsi que la matière organique colloïdale ou figurée, contribuent à la formation de microagrégats, tandis que les ingénieurs du sol modifient et maintiennent la structure en macroagrégats. Enfin, les hyphes mycéliens, à l'instar de la matière organique du sol et divers éléments chimiques (*e.g.* calcium échangeable), contribuent à la stabilité de la structure (Chenu et Cosentino, 2011). Cette fonction est très étroitement liée à celle du devenir des matières carbonées car les matières organiques partiellement décomposées par les organismes participent à la structure et à la stabilité du sol; les agrégats ainsi formés peuvent favoriser la protection physique de la matière organique contre la minéralisation. Ceci montre que, comme pour les autres fonctions écologiques intégrées, cette fonction de maintien de la structure du sol repose sur de nombreux processus interactifs et réalisés par de nombreux organismes. À notre connaissance, aucune étude ne montre un lien positif entre la diversité taxonomique et la structure du sol. Ce sont plus généralement des groupes fonctionnels d'espèces qui régulent cette fonction; par exemple, la présence des vers de terre compactant et décompactant (Blanchart *et al.*, 1997) ou l'occurrence d'organismes producteurs d'exopolysaccharides (Chenu, 1993; Czarnes *et al.*, 2000).

Biodiversité des sols et régulation des populations

La littérature montre que les interactions entre les organismes permettent une régulation des populations; cela peut se faire principalement par prédation, compétition ou parasitisme (régulation top-down) ou par modification de l'habitat et de l'accès aux ressources (régulation bottom-up). Ce point est central en écologie du sol. De nombreuses études montrent les relations trophiques et les conséquences sur les populations consommées. Les interactions peuvent bien entendu être positives, certaines populations pouvant être stimulées par

d'autres, par exemple des vers de terre stimulant certains groupes bactériens (Bernard *et al.*, 2012). Enfin, de nombreux processus écologiques du sol sont basés sur du mutualisme entre deux ou plusieurs organismes variés (Lavelle *et al.*, 1995).

D'un point de vue agronomique, la lutte contre les pathogènes des plantes prend alors tout son sens. De nombreux travaux montrent que des organismes du sol peuvent limiter le développement de maladies chez les plantes, et notamment le développement de maladies sur les parties aériennes des plantes. Parmi les organismes du sol, les vers de terre sont cités comme des acteurs pouvant limiter certaines maladies (Lavelle *et al.*, 2006; Jana *et al.*, 2010; Wurst, 2010; Blouin *et al.*, 2013; Blanchart *et al.*, 2020). Les organismes des sols peuvent également impacter les relations de compétition ou de facilitation entre les plantes (Coulis *et al.*, 2014). Ces résultats suggèrent qu'optimiser la fonction de régulation des populations, en particulier des pathogènes, permettrait de réduire la sévérité de différentes maladies tout en limitant l'usage de pesticides. Pour atteindre cet objectif, il faut néanmoins accroître nos connaissances sur les multiples processus et les facteurs de contrôle qui restent mal identifiés : stimulation de bactéries PGPR (Blouin, 2018), modification de l'habitat (Wurst, 2010), expression de gènes de défense chez la plante (Blouin, 2018), acquisition de silice (Blanchart *et al.*, 2020).

Accroître nos connaissances scientifiques sur les relations BDFS est une nécessité

Cette synthèse succincte des rôles joués par les organismes sur le fonctionnement du sol souligne l'importance du réseau d'interactions entre les organismes entre eux et leurs milieux comme une composante majeure de la biodiversité du sol, assurant la réalisation des fonctions agrégées et des services écosystémiques qui en découlent (Kibblewhite *et al.*, 2008; Thakur *et al.*, 2020). Aussi, les fonctions agrégées, bien qu'étant définies indépendamment les unes des autres, sont intimement liées. Compte tenu de ce degré élevé d'interdépendance existant entre les fonctions, l'utilisation d'énergie pour contourner ou modifier une fonction biologique particulière peut également avoir des conséquences importantes sur d'autres fonctions non ciblées. Ces conséquences sont actuellement peu prédictibles car nos connaissances sur les relations Biodiversité-Processus-Fonctions restent fragmentaires.

COMMENT OPTIMISER LES INTERACTIONS ÉCOLOGIQUES DANS LES SOLS ?

Deux approches sont actuellement proposées pour favoriser les interactions biotiques dans les sols. La première, la plus courante, consiste à mettre en place des systèmes de

culture perçus comme durables ou agroécologiques et à faire un diagnostic de la biodiversité et/ou de l'activité biologique du sol pour vérifier qu'elle répond positivement dans les pratiques durables. Dans cette approche, la biodiversité du sol et ses fonctions ne sont pas les cibles de la conception de systèmes mais une réponse non gérée de ces pratiques agricoles ; on les considère alors comme des indicateurs de l'état du sol. Une autre approche, moins courante, consiste à intensifier, de façon ciblée, des processus écologiques du sol défaillants. La restauration des fonctions écologiques des sols sous-entend en effet qu'un dysfonctionnement est observé dans l'agrosystème, c'est-à-dire qu'un service (ou plusieurs) n'est (ne sont) pas fourni(s) et/ou que les pratiques ne sont pas durables. Il s'agit alors de piloter les fonctions écologiques des sols, véritables cibles des pratiques, pour atteindre un fonctionnement souhaité. Pour être en mesure de proposer des alternatives de gestion, il est alors nécessaire de comprendre et d'étudier les liens Biodiversité-Processus-Fonctions-Services. Quatre études de cas issues des travaux des auteurs et ayant utilisé cette approche sont présentées ci-dessous.

Cas d'étude sur la fonction de recyclage des nutriments

La culture du riz pluvial sur les plateaux des Hautes-Terres malgaches se heurte à la faible fertilité minérale des sols ferrallitiques (Raminoarison *et al.*, 2019). La croissance et la nutrition de la plante sont fortement conditionnées par la minéralisation des matières organiques des sols. Or, dans ces sols, la capacité des vers de terre à accroître la phyto-disponibilité des nutriments, en particulier le phosphore, à partir de la matière organique des sols est très significative (Ratsiatosika, 2018). L'interaction entre les plantes et les vers de terre doit donc être optimisée. Néanmoins, les variétés de riz qui ont permis l'essor de la culture pluviale à Madagascar sont issues de programmes de sélection principalement axés sur la tolérance de la plante au froid ou à certains pathogènes, dans des conditions fortement fertilisées. Il est possible que la sélection de certains traits agronomiques modifie la valeur des traits fonctionnels et d'interaction de la plante cultivée impliqués dans les relations plante-organismes des sols (Litrice et Violle, 2015). Il est alors probable que la sélection de variétés de riz efficaces pour l'utilisation d'éléments en forte concentration dans la solution du sol altère l'interaction entre le riz et les organismes des sols. Une expérience en mésocosmes sous serre a récemment testé cette hypothèse en examinant la capacité de six variétés de riz à interagir avec le ver de terre endogé *Pontoscolex corethrus*. Après 2 mois de croissance, toutes les variétés de riz ont répondu positivement à la présence du ver de terre, aussi bien en termes de croissance que de nutrition, par rapport aux situations sans vers de terre. Cependant, l'amplitude de la réponse est hautement variable.

La présence du ver de terre augmente de 40 % à 130 % la croissance du riz selon les variétés. Une variabilité de la réponse du riz à la présence de l'ingénieur en fonction des variétés a également été observée pour la nutrition en azote (de 116 % à 355 %) ou en phosphore (de 48 % à 147 %). Ces résultats supposent que la sélection variétale, en favorisant des génotypes efficaces vis-à-vis d'un critère agronomique particulier, pourrait fortement diminuer la capacité de la plante à interagir avec la biodiversité du sol et à exploiter de manière optimale les processus impliqués dans la fourniture d'éléments nutritifs. Dans le cadre de l'intensification écologique du sol, il est nécessaire d'intégrer ces interactions sol-plante dans les programmes de sélection ou dans le choix des variétés.

Cas d'étude sur la fonction de transformations des molécules carbonées

Dans les sols pauvres, la gestion des matières organiques exogènes apparaît comme un moyen d'améliorer de nombreuses fonctions du sol. Pourtant, la littérature montre que des apports de matières organiques fraîches (MOF) peuvent occasionner des pertes de carbone par le phénomène du 'priming effect' (PE) (Kuzuyakov, 2002). Le PE résulte de différents processus impliquant des acteurs microbiens, leurs propres déterminants physico-chimiques, et ciblant différents compartiments de matières organiques (Fontaine *et al.*, 2003; Bernard *et al.*, 2012). Ce manque de compréhension claire des mécanismes limite l'intégration du PE dans les modèles de prédiction de flux de carbone. Cela constitue une carence significative pour la gestion des matières organiques dans le sens où selon les processus impliqués, le PE pourrait stimuler soit la voie de l'humification (enrichissement, stockage), soit favoriser le déstockage de matières carbonées stabilisées dans des compartiments caractérisés par des temps de résidence plus long (Razanamalala *et al.*, 2018). Par exemple, la littérature montre que la décomposition d'une matière organique du sol non encore stabilisée peut être stimulée par un surcroît d'enzymes libérées suite à l'apport de la MOF qui arrive (« PE dit stœchiométrique »). En revanche, les MOF peuvent également servir de source d'énergie pour des populations microbiennes ayant la capacité d'immobiliser des nutriments à partir d'une MO biochimiquement récalcitrante et donc protégée (« nutrient mining »). Enfin, la décomposition de la MOF peut également libérer des acides organiques, ions citrates et oxalates, qui pourraient se substituer à la MO stabilisée chimiquement par adsorption sur la phase minérale du sol (Derrien *et al.*, 2016).

A Madagascar, sur les sols ferrallitiques des Hautes-Terres, la pratique d'amendement organique par du fumier ou des résidus de culture est largement utilisée par les agriculteurs. Des études récemment menées dans ce contexte ont permis d'améliorer notre compréhension des déterminants du PE et

les acteurs microbiens impliqués (Razanamalala *et al.*, 2018). Suite à ces travaux (Razanamalala *et al.*, 2017), pour éviter le PE par « nutrient mining » et favoriser le PE « stœchiométrique », il a été proposé qu'un apport régulier (à l'inverse d'un apport unique, traditionnel, en début de saison) de MO évoluée de type compost (riche en azote par unité de carbone) pouvait entretenir l'activité de la communauté des décomposeurs et limiter ainsi la stimulation du déstockage du carbone plus ancien par la communauté de microorganismes qualifiés de mineurs (Razanamalala *et al.*, 2018). La connaissance des processus écologiques et des groupes fonctionnels en jeu ainsi que leurs déterminants ont permis de faire cette proposition de pratiques potentiellement plus durables.

Cas d'étude sur la fonction de maintien de la structure des sols

Les Vertisols du Sud de la Martinique (Petites Antilles), calco-magnésio-sodiques, sont naturellement physiquement fragiles et très sensibles à l'érosion. La mise en culture maraîchère de ces sols a entraîné des pertes en terre importantes tandis que les cultures prairiales (à graminées pérennes) limitent considérablement l'érosion. Les chercheurs ont été mobilisés pour comprendre l'origine du problème et proposer des solutions. Pendant une dizaine d'années, ceux-ci ont étudié ces sols, leurs propriétés physiques, chimiques et biologiques. Les études ont permis de montrer, tout d'abord, que dans ces sols, la sensibilité à l'érosion est très dépendante des teneurs en matières organiques, un sol riche en matières organiques étant peu sensible à l'érosion (Albrecht *et al.*, 1992). Les chercheurs ont alors étudié les déterminants d'un stockage de carbone dans ces sols que ce soit *via* les organismes du sol ou *via* les pratiques de gestion. Les résultats de ces études ont montré la grande capacité des Graminées à injecter du carbone dans le sol et ainsi à contenir l'érosion (Chevallier *et al.*, 2001), ceci à l'inverse des apports organiques exogènes. Cette action des Graminées se fait par divers processus écologiques notamment une forte exsudation racinaire et la stimulation de bactéries productrices d'exopolysaccharides ce qui favorise la micro-agrégation. Dans ces sols, les vers de terre dont les biomasses peuvent être très élevées sous prairies (jusqu'à 4 t/ha) n'ont pas d'action notable, ni sur la dynamique du carbone, ni sur la sensibilité des sols à l'érosion (Blanchart *et al.*, 2004). Ces études ont permis d'aboutir à une bonne compréhension des processus biologiques dans la sensibilité à l'érosion (Blanchart *et al.*, 2000) et dans la disponibilité de l'eau pour les plantes (Cabidoche *et al.*, 2000). Elles ont ainsi débouché sur des recommandations pratiques liées à cette connaissance, notamment: (i) travailler le sol le plus superficiellement possible et alterner les cultures avec des phases de cultures de Graminées, (ii) gérer l'espace en alternant des lignes de cultures maraîchères (labourées superficiellement) et des lignes de cultures prairiales.

Cas d'étude sur la fonction de régulation des populations de pathogènes

Sur les Hautes-Terres de Madagascar, la production du riz est limitée en partie en raison d'une maladie, la pyriculariose, causée par le champignon *Pyricularia oryzae*. Les pertes causées par cette maladie peuvent être importantes malgré le développement de variétés résistantes ou tolérantes (Raboin *et al.*, 2014). Ce champignon a une grande capacité à contourner les défenses des plantes (Sester *et al.*, 2019) et se développe notamment dans les systèmes caractérisés par de fortes applications d'azote (phénomène de 'N-induced susceptibility') (Ballini *et al.*, 2013). La gestion de la fertilité minérale, en particulier azotée, de ces sols pauvres doit donc permettre de lever les carences minérales sans favoriser la pullulation du champignon. Les chercheurs étudient cette maladie sous différents aspects proposant notamment des pratiques pour réduire la sévérité de la maladie (Raboin *et al.*, 2012; Raveloson *et al.*, 2018). Une étude a été menée récemment pour mieux comprendre les interactions entre les vers de terre et la silice dans la réduction de cette maladie aérienne en condition fertilisée en azote ou non. La silice est connue pour améliorer la résistance des plantes aux pathogènes; son rôle prophylactique a été très étudié (Coskun *et al.*, 2019). Dans les Ferralsols de Madagascar, cette silice est néanmoins peu disponible pour les plantes. Les vers de terre sont également connus pour améliorer la croissance des plantes et réguler les interactions plantes-pathogènes (voir §2.4). L'un des nombreux processus en cause est l'augmentation de la phyto-disponibilité de la silice par les vers de terre (Bityutskii *et al.*, 2016). Une expérimentation en microcosmes a été menée pour tester l'hypothèse selon laquelle l'interaction entre les vers de terre et la silice permettait une réduction de la pyriculariose tout en favorisant la croissance de la plante comparativement à une fertilisation azotée (Blanchart *et al.*, 2020). L'étude a confirmé que la fertilisation azotée entraînait, outre une croissance végétale accrue, une augmentation très significative de la sévérité de la maladie, favorisant la multiplication du pathogène. Parmi les situations expérimentales non fertilisées en azote, celles avec vers de terre (avec ou sans silice) sont celles qui permettent une forte croissance végétale tout en montrant des signes très faibles de la maladie. Parmi toutes les situations testées, la présence conjointe de vers de terre et de silice, sans fertilisation azotée, est celle qui donne le meilleur rapport entre gain de biomasse de la plante et sévérité de la maladie. L'étude a mis en évidence une valeur-seuil du rapport C/N de la plante en-dessous de laquelle la maladie est très sévère alors qu'au-dessus de ce seuil, la maladie diminue fortement. Finalement, dans une optique de gestion de la maladie et de la prolifération de souches pathogènes sur le long terme, l'étude suggère la substitution de pratiques se basant sur une utilisation excessive d'azote minéral par des pratiques agricoles qui vont favoriser l'usage d'intrants organo-minéraux riches en silice telles que les cendres de balles de riz ainsi que le

développement des populations de vers de terre, par exemple en apportant des matières organiques évoluées, en limitant le travail du sol, en favorisant la diversité végétale, ou par biofertilisation.

ÉVALUER L'EFFET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES PROCESSUS ÉCOLOGIQUES DES SOLS

Pour évaluer l'effet des pratiques agricoles sur les processus écologiques des sols, il est nécessaire de développer des outils nous permettant d'accéder à la mesure des processus impliqués dans les fonctions, et ainsi identifier les leviers les plus appropriés. Comme discuté précédemment, les fonctions agrégées résultent de processus distincts, et non exclusifs. Par exemple, dans le cas du phosphore, la phyto-disponibilité des ions orthophosphates en solution résulte d'un ensemble de processus biologiques et physico-chimiques, e.g. minéralisation du P organique, solubilisation des ions orthophosphates, diffusion, modification des cinétiques de sorption-désorption, exploration du sol, etc. (Fardeau *et al.*, 1991; Chapuis-Lardy *et al.*, 1998; Oehl *et al.*, 2001; Khan *et al.*, 2009; Achat *et al.*, 2013; Plassard *et al.*, 2017). Il existe des outils standardisés qui mesurent la concentration de ces ions dans la solution du sol à l'aide d'une extraction saline (Olsen, 1954), ou en utilisant des résines échangeuses d'ions. Ces outils, bien que couramment utilisés, ne permettent pas d'identifier le ou les processus mis en jeu mais d'accéder à une quantification d'un compartiment de phosphore. En revanche, il existe d'autres outils (Achat *et al.*, 2010; Frossard *et al.*, 2011) qui permettent d'accéder aux différents flux du cycle du phosphore et d'identifier précisément les processus impliqués ou défaillants.

Un autre exemple concerne la disponibilité des nutriments régulée par les relations trophiques décrites au sein de la boucle microbienne des sols (Clarholm, 1985). Cette dernière correspond à un ensemble de processus résultant des interactions entre les racines, les microorganismes rhizosphériques et les microbivores tels que les protistes ou les nématodes, et conduisant à la libération des nutriments immobilisés par les microorganismes (Anderson *et al.*, 1983). Les processus sont multiples et le déterminisme est multifactoriel. La contribution de la boucle microbienne à la nutrition de la plante peut atteindre 30 % (Trap *et al.*, 2016). Intensifier la boucle microbienne des sols est donc primordial dans un objectif de durabilité du recyclage des nutriments. Caractériser l'abondance des microbivores dans les sols est une méthode courante permettant d'estimer l'occurrence de la boucle microbienne. Bien que très informative, cette méthode ne mesure pas la résultante fonctionnelle des interactions mais suppose une relation linéaire entre densité et fonction. A Madagascar, l'effet d'un nématode bactériophage du genre *Acroboloïdes* sur la nutrition et la croissance du riz pluvial a été testé en serre sur des sols ferrallitiques provenant d'un panel

de 17 parcelles de riz pluvial qui diffèrent par leurs pratiques (Ranoarisoa *et al.*, 2017). Brièvement, des carottes de sol non perturbé ont été échantillonnées au sein des parcelles puis les nématodes ont été éliminés par fumigation au chloroforme. Une population du nématode *Acrobeloides* a ensuite été réintroduite dans la moitié des microcosmes, tous semés avec du riz. La différence de biomasse végétale produite après 6 semaines de croissance, sans et avec nématodes, permet d'estimer l'impact de pratiques agricoles sur l'intensité de la boucle microbienne du sol. Les résultats montrent que, selon les parcelles, les interactions entre la plante, les microorganismes et les nématodes aboutissent à une croissance végétale similaire, plus faible (jusqu'à 19 % de diminution), ou (et le plus souvent) accrue (jusqu'à 75 % d'augmentation) par rapport à celle des situations sans nématodes (Trap *et al.*, données non publiées). Comparativement aux monocultures, la majorité des parcelles issues de pratiques favorisant la diversité végétale optimise la boucle microbienne du sol. La densité finale de nématodes dans les microcosmes ne présente aucune relation avec la réponse de la plante à l'inoculation des nématodes. Ces résultats soulignent que ces bio-essais constituent des méthodes prometteuses pour mesurer l'intensification écologique des processus des sols par des pratiques agricoles.

CONCLUSIONS

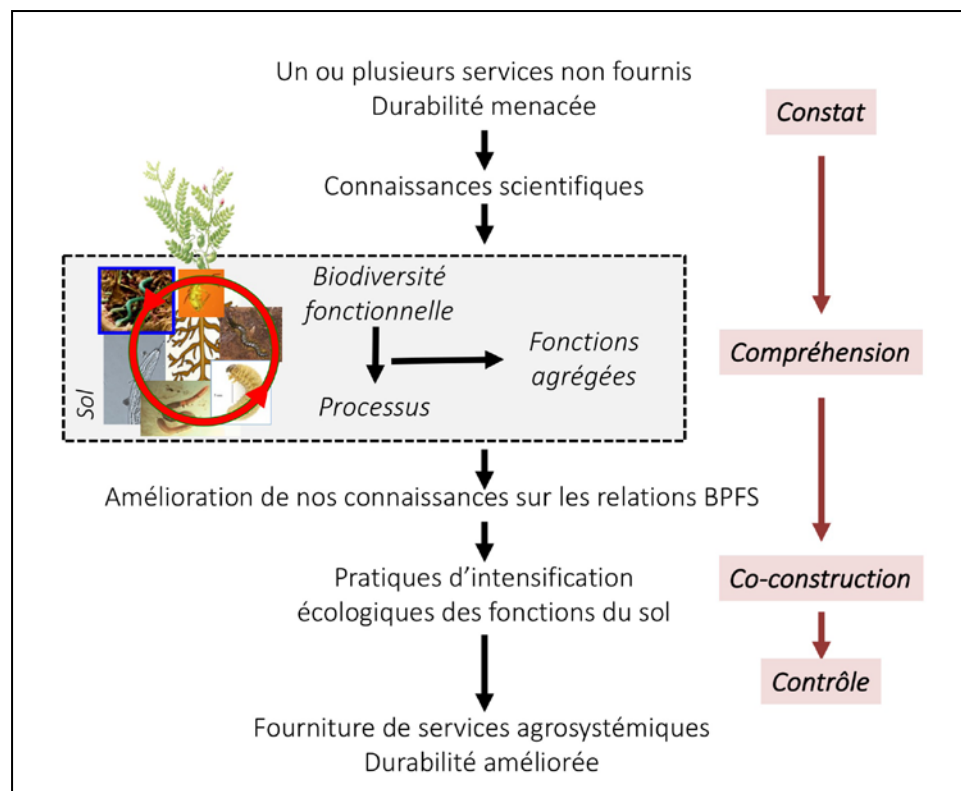
Les organismes des sols, libres ou symbiotiques, jouent des rôles majeurs pour le fonctionnement des agrosystèmes et la durabilité de la fourniture des services écosystémiques. Les fonctions jouées par ces organismes résultent de multiples processus et interactions avec leur habitat qui structurent les réseaux écologiques des sols. Dans le contexte d'érosion de la biodiversité mondiale, il apparaît urgent (i) d'améliorer notre compréhension du fonctionnement des sols et du déterminisme des fonctions agrégées, (ii) d'identifier les leviers agronomiques qui permettent de piloter ces interactions dans le cadre de l'intensification écologique des fonctions des sols et dans le maintien de la fourniture des services écosystémiques, et (iii) de développer des méthodes pour évaluer cette intensification écologique.

Pour cela, une approche séquentielle en 4 étapes, nommée SE-CURE (pour Soil Ecology intensification – Cure) est proposée afin de s'assurer du succès de l'intensification des processus et fonctions écologiques du sol (*figure 2*):

- (1) un diagnostic local des dysfonctionnements (Constat). Cette démarche impose une action locale aussi bien dans le diagnostic que dans la compréhension des processus écologiques du sol et dans le déploiement des outils appropriés. En effet, l'aboutissement finalisé des études permettant de répondre aux dysfonctionnements est

Figure 2 - Diagramme illustrant la démarche méthodologique SE-CURE permettant d'optimiser les fonctions écologiques du sol pour une fourniture durable des services agrosystémiques (services rendus par les écosystèmes agricoles). Légende : Relations BPFS = relations Biodiversité-Processus-Fonctions-Services

Figure 2 - Diagram illustrating the SE-CURE methodological approach allowing to optimize the soil ecological functions for the sustainable provision of agrosystem services (services provided by agricultural ecosystems). Legend: Relations BPFS = links between Biodiversity-Processes-Functions-Services



contextuel et ne tend pas vers une généralité de la ou des pratiques.

- (2) une compréhension fine et intégrative des processus dans les fonctions écologiques en lien avec le (ou les) dysfonctionnement(s) diagnostiqué(s).
- (3) une co-construction, avec les agronomes et les agriculteurs, de pratiques agricoles permettant cette intensification. Le gain de connaissances scientifiques sur le fonctionnement du sol croisé avec les contraintes socio-économiques et agronomiques locales est exploité pour co-construire, avec les utilisateurs, des pratiques agricoles alternatives innovantes. Ainsi, les pratiques d'intensification écologique des sols ne sont pas exclusives d'autres pratiques agro-écologiques et nécessitent une ingénierie de pointe combinant plusieurs disciplines (agronomie, écologie, pédologie, génétique, physiologie, microbiologie, etc.).
- (4) enfin, des méthodes d'évaluation de l'intensification écologique du sol sont déployées pour mesurer (contrôler) l'effet des pratiques sur les processus écologiques du sol à long terme.

Pour atteindre cet objectif finalisé, des moyens financiers sont nécessaires pour que la recherche en écologie des sols progresse, en particulier sur la mesure des processus et la quantification des flux avec des outils appropriés, sur les relations biodiversité-fonctions, sur la compréhension des interactions structurant les réseaux écologiques, sur l'identification des facteurs de contrôle et à travers des expérimentations de longue durée impliquant les utilisateurs.

REMERCIEMENTS

Les deux auteurs remercient toutes les personnes avec qui des discussions ont permis d'avancer dans la réflexion. Les échanges avec les chercheurs de l'UMR Eco&Sols impliqués dans les recherches sur le fonctionnement des réseaux biologiques des sols ont été particulièrement fructueux. Nous remercions particulièrement le Dr. Laetitia Bernard pour sa contribution au chapitre 3.2. Les auteurs remercient également les structures qui ont financé les recherches présentées dans ce travail, notamment la Fondation Agropolis (Investissements d'Avenir Programme, ANR-10-LABX-0001-01, dans le cadre de l'I-SITE MUSE, ANR-16-IDEX-0006) à travers les projets Indice (ID 1403-031) et SECURE (ID 1605-007), la Fondation Française pour la Recherche sur la Biodiversité à travers le projet CAMMISOLE (FRB- AAP-SCEN-2013 II) et enfin, l'IRD.

BIBLIOGRAPHIE

- Achat D.L., Bakker M.R., Augusto L., Morel C., 2013 - Contributions of microbial and physical-chemical processes to phosphorus availability in Podzols and Arenosols under a temperate forest. *Geoderma*, 18, pp. 211-212.
- Achat D.L., Morel C., Bakker M.R., Augusto L., Pellerin S., Gallet-Budynek A., Gonzalez M., 2010 - Assessing turnover of microbial biomass phosphorus: Combination of an isotopic dilution method with a mass balance model. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, pp. 2231-2240.
- Albrecht A., Rangon L., Barret P., 1992 - Effets de la matière organique sur la stabilité structurale et la détachabilité d'un vertisol et d'un ferrisol (Martinique). *Cah. Orstom. Ser. Pedofil*, 27, pp. 121-133.
- Altieri M.A., 1999 - The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, pp. 19-31.
- Altieri M.A., 2004 - Linking ecologists and traditional farmers in the search for sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, pp. 35-42.
- Anderson R., Gould W., Woods L., Cambardella C., Ingham R., Coleman D., 1983 - Organic and inorganic nitrogenous losses by microbivorous nematodes in soil. *Oikos*, pp. 75-80.
- Ballini E., Nguyen T.T., Morel J.-B., 2013 - Diversity and genetics of nitrogen-induced susceptibility to the blast fungus in rice and wheat. *Rice*, 6, pp. 32.
- Bardgett R.D., Chan K.F., 1999 - Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 31, pp. 1007-1014.
- Barrios E., 2007 - Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 64, pp. 269-285.
- Bernard L., Chapuis-Lardy L., Razafimbelo T., Razafindrakoto M., Pablo A.L., Legname E., Poulain J., Bruls T., O'Donohue M., Brauman A., Chotte J.L., Blanchart E., 2012 - Endogeic earthworms shape bacterial functional communities and affect organic matter mineralization in a tropical soil. *Isme Journal*, 6, pp. 213-222.
- Berthelin J., Blanchart E., Trap J., Munch J.C., 2018 - Soils are Biosystems, Habitats and Reserves of Biodiversity. *Soils as a Key Component of the Critical Zone 1: Functions and Services*, 1, pp. 117-145.
- Bityutskii N., Kaidun P., Yakkonen K., 2016 - Earthworms can increase mobility and bioavailability of silicon in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 99, pp. 47-53.
- Blanchart E., Lavelle P., Braudeau E., LeBissonnais Y., Valentin C., 1997 - Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Cote d'Ivoire. *Soil Biology & Biochemistry*, 29, pp. 431-439.
- Blanchart E., Albrecht A., Alegre J., Duboiset A., Gilot C., Pashanasi B., Lavelle P., Brussaard L., 1999 - Effects of earthworms on soil structure and physical properties. *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*, pp. 149-172.
- Blanchart E., Achouak W., Albrecht A., Barakat M., Bellier G., Cabidoche Y., Hartmann C., Heulin T., Larré-Larrouy M., Laurent J., 2000 - Déterminants biologiques de l'agrégation dans les vertisols des Petites Antilles. *Etude et Gestion des Sols*, 7, pp. 329-352.
- Blanchart E., Albrecht A., Chevallier T., Hartmann C., 2004 - The respective roles of roots and earthworms in restoring physical properties of Vertisol under a *Digitaria decumbens* pasture (Martinique, WI). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103, pp. 343-355.
- Blanchart E., Ratsiatosika O., Raveloson H., Razafimbelo T., Razafindrakoto M., Sester M., Becquer T., Bernard L., Trap J., 2020 - Nitrogen supply reduces the earthworm-silicon control on rice blast disease in a Ferralsol. *Applied Soil Ecology*, pp. sous presse.
- Blouin M., 2018 - Chemical communication: An evidence for co-evolution between plants and soil organisms. *Applied Soil Ecology*, 123, pp. 409-415.
- Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A., Baker G., Brussaard L., Butt K.R., Dai J., Dendooven L., Pérès G., Tondoh J., Cluzeau D., Brun J.J., 2013 - A review

- of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science*, 64, pp. 161-182.
- Bommarco R., Kleijn D., Potts S.G., 2013 - Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, pp. 230-238.
- Bonkowski M., Clarholm M., 2012 - Stimulation of plant growth through interactions of bacteria and protozoa: Testing the auxiliary microbial loop hypothesis. *Acta Protozoologica*, 51, pp. 237-247.
- Brisson N., Gate P., Gouache D., Charmet G., Oury F.-X., Huard F., 2010 - Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research*, 119, pp. 201-212.
- Brussaard L., de Ruiter P.C., Brown G.G., 2007 - Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121, pp. 233-244.
- Cabidoche Y.-M., Guillaume P., Hartmann C., Ruy S., Blanchart E., Albrecht A., Mahieu M., Achouak W., Heulin T., Villemain G., 2000 - Déterminants biologiques du système poral de Vertisols cultivés (Petites Antilles): conséquences sur la disponibilité de l'eau des sols pour les plantes. *Etude et Gestion des Sols*, 7, pp. 329-352.
- Caldwell B.A., 2005 - Enzyme activities as a component of soil biodiversity: A review. *Pedobiologia*, 49, pp. 637-644.
- Cardoso I.M., Kuyper T.W., 2006 - Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 116, pp. 72-84.
- Chapuis-Lardy L., Brossard M., Lavelle P., Schouller E., 1998 - Phosphorus transformations in a ferralsol through ingestion by *Pantosclex corethrus*, a geophagous earthworm. *European Journal of Soil Biology*, 34, pp. 61-67.
- Chapuis-Lardy L., Le Bayon R.-C., Brossard M., López-Hernández D., Blanchart E., 2011 - Role of soil macrofauna in phosphorus cycling. *Phosphorus in Action*, pp. 199-213. Springer.
- Chenu C., 1993 - Clay—or sand—polysaccharide associations as models for the interface between micro-organisms and soil: water related properties and microstructure. *Soil Structure/Soil Biota Interrelationships*, pp. 143-156. Elsevier.
- Chenu C., Cosentino D., 2011 - Microbial regulation of soil structural dynamics. *The architecture and biology of soils: life in inner space*, pp. 37-70.
- Chevallier T., Blanchart E., Girardin C., Mariotti A., Albrecht A., Feller C., 2001 - The role of biological activity (roots, earthworms) in medium-term C dynamics in vertisol under a *Digitaria decumbens* (Gramineae) pasture. *Applied Soil Ecology*, 16, pp. 11-21.
- Clarholm M., 1985 - Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil-nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry*, 17, pp. 181-187.
- Corman J.R., Collins S.L., Cook E.M., Dong X., Gherardi L.A., Grimm N.B., Hale R.L., Lin T., Ramos J., Reichmann L.G., 2019 - Foundations and Frontiers of Ecosystem Science: Legacy of a Classic Paper (Odum 1969). *Ecosystems*, 22, pp. 1160-1172.
- Coskun D., Deshmukh R., Sonah H., Menzies J.G., Reynolds O., Ma J.F., Kronzucker H.J., Bélanger R.R., 2019 - The controversies of silicon's role in plant biology. *New Phytologist*, 221, pp. 67-85.
- Cotrufo M.F., Wallenstein M.D., Boot C.M., Deneff K., Paul E., 2013 - The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19, pp. 988-995.
- Coulis M., Bernard L., Gerard F., Hinsinger P., Plassard C., Villeneuve M., Blanchart E., 2014 - Endogeic earthworms modify soil phosphorus, plant growth and interactions in a legume-cereal intercrop. *Plant and Soil*, 379, pp. 149-160.
- Crowther T.W., Van den Hoogen J., Wan J., Mayes M.A., Keiser A., Mo L., Averill C., Maynard D.S., 2019 - The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 365, pp. eaav0550.
- Czarnes S., Hallett P., Bengough A., Young I., 2000 - Root-and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *European Journal of Soil Science*, 51, pp. 435-443.
- David J., 2014 - The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: a reappraisal of common views. *Soil Biology and Biochemistry*, 76, pp. 109-118.
- Dequiedt S., Karimi B., Chemidlin Prévost-Bouré N., Terrat S., Horrigue W., Djemiel C., Lelievre M., Nowak V., Wincker P., Jolivet C., Saby N.P.A., Arrouays D., Bispo A., Feix I., Eglin T., Lemanceau P., Maron P.A., Ranjard L., 2020. Le RMQS au service de l'écologie microbienne des sols français. *Etude et Gestion des Sols*, 27, pp. 51-71.
- Derrien D., Barot S., Chenu C., Chevallier T., Freschet G., Garnier P., Guenet B., Hedde M., Klumpp K., Lashermes G., 2016 - Stocker du C dans les sols. Quels mécanismes, quelles pratiques agricoles, quels indicateurs? *Étude et Gestion des Sols*, 23, pp. 193-223.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J. and Collen, B., 2014 - Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345, pp. 401-406.
- Doré T., Bellon S., 2019 - Les mondes de l'agroécologie. Quae, Versailles, 176 pages.
- Doré T., Makowski D., Malézieux E., Munier-Jolain N., Tchamitchian M., Tittone P., 2011 - Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy*, 34, pp. 197-210.
- Fardeau J., Morel C., Boniface R., 1991 - Cinétiques de transfert des ions phosphate du sol vers la solution du sol : paramètres caractéristiques. *Agronomie*, 11, pp. 787-797.
- Fierer N., 2017 - Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 15, pp. 579-590.
- Fontaine S., Mariotti A., Abbadie L., 2003 - The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology & Biochemistry*, 35, pp. 837-843.
- Fonte S.J., Kong A.Y.Y., van Kessel C., Hendrix P.F., Six J., 2007 - Influence of earthworm activity on aggregate-associated carbon and nitrogen dynamics differs with agrosystem management. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, pp. 1014-1022.
- Frossard E., Achat D.L., Bernasconi S.M., Bunemann E.K., Fardeau J.C., Jansa J., Morel C., Rabeharisoa L., Randriamanantsoa L., Sinaj S., Tamburini F., Oberson A., 2011 - The Use of Tracers to Investigate Phosphate Cycling in Soil-Plant Systems. *Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling* (eds E.K. Bunemann, A. Oberson & E. Frossard), pp. 59-91.
- Gil-Sotres F., Trasar-Cepeda C., Leiros M.C., Seoane S., 2005 - Different approaches to evaluating soil quality using biochemical properties. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, pp. 877-887.
- Griffiths B.S., Philippot L., 2013 - Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS Microbiology Reviews*, 37, pp. 112-129.
- Gryndler M., Larsen J., Hřšelová H., Řezáčová V., Gryndlerová H., Kubát J., 2006 - Organic and mineral fertilization, respectively, increase and decrease the development of external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi in a long-term field experiment. *Mycorrhiza*, 16, pp. 159-166.
- Holling C.S., 1996 - Engineering Resilience versus Ecological Resilience. *In: Schulze, P.E., Ed., Engineering within Ecological Constraints*, National Academy Press, Washington DC, 31-43.
- Jana U., Barot S., Blouin M., Lavelle P., Laffray D., Repellin A., 2010 - Earthworms influence the production of above- and belowground biomass and the expression of genes involved in cell proliferation and stress responses in *Arabidopsis thaliana*. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, pp. 244-252.
- Jastrow J.D., Amonette J.E., Bailey V.L., 2007 - Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration. *Climatic Change*, 80, pp. 5-23.

- Johnson N.C., 1993 - Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Bulletin of the Ecological Society of America*, 3, pp. 749-757.
- Karaca A., Cetin S.C., Turgay O.C., Kizilkaya R., 2011 - Soil enzymes as indication of soil quality. *Soil enzymology* (eds G. Shukla & A. Varma), pp. 119-148. Springer, New York.
- Keesstra S.D., Bouma J., Wallinga J., Tittonell P., Smith P., Cerdà A., Montanarella L., Quinton J.N., Pachepsky Y., Van Der Putten W.H., 2016 - The significance of soils and soil science towards realization of the United Nations Sustainable Development Goals. *Soil*, 2, pp. 111-128.
- Khan A.A., Jilani G., Akhtar M.S., Naqvi S.M.S., Rasheed M., 2009 - Phosphorus solubilizing bacteria: occurrence, mechanisms and their role in crop production. *J agric biol sci*, 1, pp. 48-58.
- Kibblewhite M.G., Ritz K., Swift M.J., 2008 - Soil health in agricultural systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 363, pp. 685-701.
- Kuzyakov Y., 2002 - Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Für Pflanzenernahrung und Bodenkunde*, 165, pp. 382-396.
- Lavelle P., Decaëns T., Aubert M., Barot S., Blouin M., Bureau F., Margerie P., Mora P., Rossi J.-P., 2006 - Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42, pp. S3-S15.
- Litrico I., Violle C., 2015 - Diversity in plant breeding: a new conceptual framework. *Trends in Plant Science*, 20, pp. 604-613.
- Maharning A.R., Mills A.A., Adl S.M., 2009 - Soil community changes during secondary succession to naturalized grasslands. *Applied Soil Ecology*, 41, pp. 137-147.
- McGonigle T.P., 1995 - The significance of grazing on fungi in nutrient cycling. *Canadian Journal of Botany*, 73, pp. 1370-1376.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well Being: Synthesis*. Island Press, Washington DC., 155 pages.
- Morriën E., Hannula S.E., Snoek L.B., Helmsing N.R., Zweers H., De Hollander M., Soto R.L., Bouffaud M.-L., Buée M., Dimmers W., 2017 - Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature communications*, 8, pp. 14349.
- Mylona P., Pawlowski K., Bisseling T., 1995 - Symbiotic nitrogen fixation. *The Plant Cell*, 7, pp. 869.
- Nielsen U.N., Ayres E., Wall D.H., Bardgett R.D., 2011 - Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity-function relationships. *European Journal of Soil Science*, 62, pp. 105-116.
- Odum E.P., 1969 - The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, pp. 262-270.
- Odum E.P., 1993 - *Ecology and our Endangered Life-Support Systems*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates Inc., 283 pages.
- Oehl F., Oberson A., Sinaj S., Frossard E., 2001 - Organic phosphorus mineralization studies using isotopic dilution techniques. *Soil Science Society of America Journal*, 65, pp. 780-787.
- Oldeman R.A.A., 1990 - *Forests: Elements of Sylvology*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 645 pages.
- Olsen S.R. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. United States Department Of Agriculture; Washington.
- Pimentel D., 2006 - Soil erosion: a food and environmental threat. *Environment, Development and Sustainability*, 8, pp. 119-137.
- Plassard C., Trap J., Ranoarisoa P., Irshad U., Villenave C., Brauman A., 2017 - Les relations trophiques microfaune-bactéries rhizosphériques-mycorrhizes : quel rôle dans le recyclage des nutriments (N et P) ? In : J.F. Briat et D. Job (Eds) *Les sols et la vie souterraine : des enjeux majeurs en agroécologie*, Quae, Versailles, pp. 133-154.
- Pretty J., Sutherland W.J., Ashby J., Auburn J., Baulcombe D., Bell M., Bentley J., Bickersteth S., Brown K., Burke J., Campbell H., Chen K., Crowley E., Crute I., Dobbelaere D., Edwards-Jones G., Funes-Monzote F., Godfray H.C.J., Grifon M., Gymantisirri P., Hadda L., Halavatau S., Herren H., Holderness M., Izac A.M., Jones M., Koohafkan P., Lal R., Lang T., McNeely J., Mueller A., Nisbett N., Noble A., Pingali P., Pinto Y., Rabbinge R., Ravindranath N.H., Rola A., Roling N., Sage C., Settle W., Sha J.M., Shiming L., Simons T., Smith P., Strzepeck K., Swaine H., Terry E., Tomich T.P., Toulmin C., Trigo E., Twomlow S., Vis J.K., Wilson J., Pilgrim S., 2010 - The top 100 questions of importance to the future of global agriculture. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 8, pp. 219-236.
- Raboin L.-M., Ramanantsoanirina A., Dusserre J., Razasolofonahary F., Tharreau D., Lannou C., Sester M., 2012 - Two-component cultivar mixtures reduce rice blast epidemics in an upland agrosystem. *Plant Pathology*, 61, pp. 1103-1111.
- Raboin L.-M., Randriambololona T., Radanielina T., Ramanantsoanirina A., Ahmadi N., Dusserre J., 2014 - Upland rice varieties for smallholder farming in the cold conditions in Madagascar's tropical highlands. *Field Crops Research*, 169, pp. 11-20.
- Raminarison M., Razafimbelo T., Rakotoson T., Becquer T., Blanchart E., Trap J., 2019 - Multiple-nutrient limitation of upland rainfed rice in ferralsols: a greenhouse nutrient-omission trial. *Journal of Plant Nutrition*, pp. 1-15.
- Ranoarisoa M.P., Blanchart E., vom Brocke K., Ramanantsoanirina A., Sester M., Plassard C., Cournac L., Trap J., 2017 - Attractancy of bacterivorous nematodes to root-adhering soils differs according to rice cultivars. *Rhizosphere*, 3, pp. 128-131.
- Ratsiatosika O.H., 2018 - *Vers de terre et services écosystémiques en riziculture pluviale à Madagascar. Connaissances des processus et propositions d'innovations agricoles*. Thèse de doctorat de l'Université d'Antananarivo. 218 pages.
- Raveloson H., Ratsimalia Ramonta I., Tharreau D., Sester M., 2018 - Long-term survival of blast pathogen in infected rice residues as major source of primary inoculum in high altitude upland ecology. *Plant Pathology*, 67, pp. 610-618.
- Razanamalala K., Razafimbelo T., Maron P.-A., Ranjard L., Chemidin N., Lelièvre M., Dequiedt S., Ramaroson V.H., Marsden C., Becquer T., 2017 - Soil microbial diversity drives the priming effect along climate gradients: a case study in Madagascar. *The ISME Journal*, 12, pp. 451.
- Razanamalala K., Fanomezana R.A., Razafimbelo T., Chevallier T., Trap J., Blanchart E., Bernard L., 2018 - The priming effect generated by stoichiometric decomposition and nutrient mining in cultivated tropical soils: Actors and drivers. *Applied Soil Ecology*, 126, pp. 21-33.
- Reganold J.P., Elliott L.F., Unger Y.L., 1987 - Long-term effects of organic and conventional farming on soil erosion. *Nature*, 330, pp. 370.
- Schauberger B., Ben-Ari T., Makowski D., Kato T., Kato H., Ciais P., 2018 - Yield trends, variability and stagnation analysis of major crops in France over more than a century. *Scientific Reports* 8: 16865. doi.org/10.1038/s41598-018-35351-1.
- Seibold S., Gossner M.M., Simons N.K., Blüthgen N., Müller J., Ambarlı D., Ammer C., Bauhus J., Fischer M., Habel J.C., 2019 - Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574, pp. 671-674.
- Sester M., Raveloson H., Tharreau D., Becquer T., 2019 - Difference in blast development in upland rice grown on an Andosol vs a Ferralsol. *Crop Protection*, 115, pp. 40-46.
- Shelf O., Hahn P.G., Getman-Pickering Z., Martinez Medina A., 2019 - Coming to common ground: the challenges of applying ecological theory developed aboveground to rhizosphere interactions. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, pp. 58.
- Six J., Conant R.T., Paul E.A., Paustian K., 2002 - Stabilization mechanisms of soil organic matter: implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, 241, pp. 155-176.

- Thakur M.P., Phillips H.R.P., Brose U., De Vries F.T., Lavelle P., Loreau M., Mathieu J., Mulder C., Van der Putten W.H., Rillig M.C., Wardle D.A., Bach E.M., Bartz M.L.C., Bennett J.M., Briones M.J.I., Brown G., Decaëns T., Eisenhauer N., Ferlian O., Guerra C.A., König-Ries B., Orgiazzi A., Ramirez K., Russell D.J., Rutgers M., Wall S.H., Cameron E.K. 2020. Towards an integrative understanding of soil biodiversity. *Biological Reviews*, 95, pp. 350-364.
- Therond O. (coord.), Tichit M. (coord.), Tibi A. (coord.), Accatino F., Biju-Duval L., Bockstaller C., Bohan D., Bonaudo T., Boval M., Cahuzac E., Casellas E., Chauvel B., Choler P., Constantin J., Cousin I., Daroussin J., David M., Delacote P., Derocles S., De Sousa L., Domingues Santos J.P., Dross C., Duru M., Eugène M., Fontaine C., Garcia B., Geijzendorffer I., Girardin A., Graux A-I., Jouven M., Langlois B., Le Bas C., Le Bissonnais Y., Lelièvre V., Lifran R., Maigné E., Martin G., Martin R., Martin-Laurent F., Martinet V., McLaughlin O., Meillet A., Mignolet C., Mouchet M., Nozières-Petit M-O., Ostermann O.P., Paracchini M.L., Pellerin S., Peyraud J-L., Petit-Michaut S., Picaud C., Plantureux S., Poméon T., Porcher E., Puech T., Puillet L., Rambonilaza T., Raynal H., Resmond R., Ripoché D., Ruget F., Rulleau B., Rush A., Salles J-M., Sauvant D., Schott C., Tardieu L., 2017 - Volet «écosystèmes agricoles» de l'Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques. Rapport d'étude, Inra (France), 966 pages.
- Trap J., Bonkowski M., Plassard C., Villenave C., Blanchart E., 2016 - Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, 398, pp. 1-24.
- Van der Putten W.H., Anderson J., Bardgett R., Behan-Pelletier V., Bignell D., Brown G., Brown V., Brussaard L., Hunt H., Ineson P., 2004 - The sustainable delivery of goods and services provided by soil biota. *Sustaining biodiversity and ecosystem services in soils and sediments*, pp. 15-43.
- Wurst S., 2010 - Effects of earthworms on above-and belowground herbivores. *Applied Soil Ecology*, 45, pp. 123-130.
- Yachi S., Loreau M., 1999 - Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, pp. 1463-1468.
- Young I.M., Blanchart E., Chenu C., Dangerfield M., Fragoso C., Grimaldi M., Ingram J., Monrozier L.J., 1998 - The interaction of soil biota and soil structure under global change. *Global Change Biology*, 4, pp. 703-712.