

Évolution de l'acquisition des connaissances en écologie et biodiversité des sols : de l'espèce à la fonction

Jean-François Ponge

Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS UMR 7179, 4 avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy, France
jean-francois.ponge@mnhn.fr

RÉSUMÉ

Le présent article tente, à travers une présentation rapide de l'évolution des connaissances acquises sur la biodiversité du sol depuis les travaux fondateurs de Charles Darwin et Louis Pasteur, de montrer que le sol est une des frontières avancées de la science, tant dans le domaine de l'écologie que dans celui de l'évolution. Les développements méthodologiques et conceptuels les plus récents sont brièvement présentés, ainsi que les promesses attendues pour parfaire notre connaissance du sol vivant.

Mots-clés

Écologie du sol, évolution des connaissances

Comment citer cet article :

Ponge J.-F., 2022 - Évolution de l'acquisition des connaissances en écologie et biodiversité des sols : de l'espèce à la fonction *Étude et Gestion des Sols*, 29, 93-98

Comment télécharger cet article :

<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/volume-29/>

Comment consulter/télécharger

tous les articles de la revue EGS :
<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/>

SUMMARY**EVOLUTION OF KNOWLEDGE ACQUISITION IN SOIL ECOLOGY AND BIODIVERSITY: from species to function**

This article attempts, through a rapid presentation of the evolution of knowledge acquired on soil biodiversity since the founding work of Charles Darwin and Louis Pasteur, to show that soil is one of the advanced frontiers of science, both in the domains of ecology and evolution. The most recent methodological and conceptual developments are briefly presented, as well as the expected promises to improve our knowledge of the living soil.

Key-words

Soil ecology, evolution of knowledge

RESUMEN**EVOLUCIÓN DE LA ADQUISICIÓN DE CONOCIMIENTOS EN ECOLOGÍA DEL SUELO Y BIODIVERSIDAD:
de la especie a la función**

Este artículo intenta, a través de una presentación rápida de la evolución del conocimiento adquirido sobre la biodiversidad del suelo desde el trabajo fundacional de Charles Darwin y Louis Pasteur, mostrar que el suelo es una de las fronteras avanzadas de la ciencia, tanto en los dominios de la ecología como de la evolución. Se presentan brevemente los desarrollos metodológicos y conceptuales más recientes, así como las promesas esperadas para mejorar nuestro conocimiento del suelo vivo.

Palabras clave

Ecología del suelo, evolución del conocimiento

DE L'ESPÈCE À LA FONCTION : UN SIÈCLE ET DEMI D'ESSOR DE LA BIOLOGIE DU SOL

La composante vivante du sol renferme une part essentielle de la biodiversité présente dans les milieux terrestres. Bactéries, archéobactéries, algues, cryptogames, phanérogames, champignons, nématodes, rotifères, arthropodes, annélides, mollusques ont tous des représentants dans le sol, où ils ont évolué en interaction au sein de communautés diversifiées en fonction des facteurs écologiques et de la biogéographie insulaire ou continentale (Wall *et al.*, 2001). Pourtant, la connaissance de cette biodiversité, et des services écosystémiques qu'elle fournit, a largement marqué le pas face aux connaissances acquises de longue date dans les milieux aquatiques et supra-édaphiques grâce aux nombreux centres de recherches et la participation active de nombreux amateurs éclairés en ce qui concerne les plantes, oiseaux et insectes. Les raisons de ce retard sont multiples. L'échantillonnage du sol est rendu difficile par la difficulté de voir directement les organismes du sol, de petite taille, sans couleurs spectaculaires, vivant dans un univers tridimensionnel complexe au sein d'un réseau de pores interconnectés. Des techniques d'extraction particulières sont donc nécessaires, qui ne se sont guère développées avant le vingtième siècle. D'autre part, la petitesse de la plupart de ces organismes a rendu nécessaire le recours à la microscopie pour discerner les caractéristiques anatomiques permettant de séparer les espèces. Et enfin, mais non des moindres, l'intérêt pour le sol comme milieu vivant ne s'est manifesté que tardivement, à la suite des travaux fondateurs de Charles Darwin sur les vers de terre (Darwin, 1881) et de Louis Pasteur sur les bactéries (Tyndall et Pasteur, 1878) à la fin du dix-neuvième siècle. Le sol, parent pauvre de la connaissance ? Certes oui, mais un énorme progrès a été réalisé au cours du vingtième siècle et se poursuit aujourd'hui grâce à de nouvelles techniques et un intérêt accru pour sa protection face à l'emprise croissante des activités humaines.

La connaissance de la biodiversité du sol s'est tout d'abord manifestée par l'essor de la systématique, depuis les quelques descriptions (le lombric terrestre, le « podure », et quelques rares autres représentants de la faune du sol) réalisées par Carl von Linné au dix-huitième siècle (Linné, 1758). Le développement de la microscopie optique a permis de distinguer les caractères, souvent infimes, permettant de distinguer les espèces au sein de groupes taxonomiques hautement diversifiés, notamment chez les nématodes et acariens. Cette phase d'inventaire, encore bien loin d'être finalisée (Orgiazzi *et al.*, 2016), a constitué l'occupation principale des spécialistes de la faune et de la microbiologie du sol au cours de la première moitié du vingtième siècle. Curieusement, la plupart de ces chercheurs, travaillant sur la base de prélèvements réalisés au cours de leurs explorations, n'ont guère fait avancer la connais-

sance de l'écologie de ces espèces, et encore moins des fonctions que celles-ci réalisent, tant il semblait nécessaire, avant toute chose, d'établir un inventaire exhaustif de ce qui était caché sous nos pieds. Il a fallu le stimulus considérable du Programme Biologique International (1964-1974), sous l'égide des Nations-Unies, unissant les efforts de spécialistes du monde entier autour de problématiques relatives à l'écologie fonctionnelle, pour que certains chercheurs sortent de leur étroite spécialisation taxonomique pour questionner le fonctionnement biologique du sol (Huhta, 2007). Qui fait quoi dans ce milieu obscur, largement considéré comme une boîte noire dont on peut se servir, le mettre en culture, y bâtir, sans nécessairement chercher à comprendre de quoi il est fait et comment ça marche ?

BIOLOGIE ET PÉDOLOGIE : LA RÉCONCILIATION

Une des raisons du manque d'intérêt des biologistes du sol pour les aspects fonctionnels, du moins jusqu'aux années 1980-1990, est le hiatus qui s'est créé entre la biologie du sol et la pédologie, et ce dès le tout début du vingtième siècle, malgré les travaux fondateurs de Charles Darwin et Vasily Dokuchaev, principalement à la faveur des congrès successifs de l'Union Internationale pour la Science du Sol qui ont officialisé la prééminence de la chimie (Churchman, 2010). Le fossé s'est encore élargi en raison de la spécialisation des études universitaires entre biologie et géologie, la pédologie relevant largement du second domaine de connaissance où le sol est décrit comme un milieu dominé par les phénomènes physiques et chimiques. Les travaux de Justus von Liebig, concluant à la seule alimentation minérale des végétaux cultivés (Liebig, 1862), ont bien évidemment contribué à rendre négligeable la contribution des organismes vivants aux yeux des agronomes et par voie de conséquence aux yeux des spécialistes du sol s'intéressant à la production végétale. Fort heureusement, les travaux-mêmes des physiciens et chimistes du sol, au cours de la seconde moitié du vingtième siècle, ont permis de mettre le doigt sur l'importance fondamentale de la biologie dans des processus tels que la podzolisation, l'altération minérale, l'agrégation, l'évolution de la matière organique voire le lessivage (Bockheim et Gennadiyev, 2000).

Aujourd'hui, plus personne ne se pose la question de savoir si pour le comprendre on doit considérer le sol sous l'angle de la biologie, de la physique ou de la chimie, car ces disciplines se sont en quelque sorte « remariées » au profit d'une connaissance intégrée (Gobat *et al.*, 2010). Sur le terrain, biologistes et pédologues se sont mis à travailler ensemble sur la caractérisation biologique des sols, du moins la partie couramment appelée « humus ». En France, la réalisation de la plaquette « L'humus sous toutes ses formes », dans le cadre du Réfé-

rentiel Pédologique Français, basée sur l'observation directe du fonctionnement biologique des sols forestiers au travers des structures réalisées par la faune, a permis à de nombreux forestiers de « voir » dans le sol autre chose qu'un simple support pour la production forestière (Jabiol *et al.*, 1995, 2007). Un gros travail reste néanmoins à faire dans les sols agricoles, où la connaissance sur la vie dans le sol, et sa réponse aux contraintes imposées par les méthodes culturales, est encore incomplète. Cependant, en France, le Réseau de Mesure de la Qualité des Sols (RMQS), sous sa déclinaison biologique RMQS-Bio, constitue un pas décisif, avec des résultats notables obtenus en région Bretagne (Ponge *et al.*, 2013).

RÉSEAUX TROPHIQUES ET TRAITS FONCTIONNELS : VERS UNE NOUVELLE EXPRESSION DE LA BIODIVERSITÉ DU SOL

Du côté des biologistes du sol, le développement théorique de l'écologie des communautés a permis de faire émerger un questionnement sur la façon dont les espèces s'assemblent pour former des systèmes d'interactions fonctionnels (Cornell et Lawton, 1992). L'étude des réseaux trophiques du sol, qui nécessite la collaboration de nombreux spécialistes en taxonomie, mais aussi la mise en évidence des régimes alimentaires, soit par la microscopie soit plus récemment l'analyse isotopique (Scheu et Falca, 2000) et plus récemment encore l'analyse de l'ADN environnemental (Bloor *et al.*, 2021), a conduit à mieux comprendre comment matière organique et matière minérale se transforment pour constituer le sol et lui donner ses principales caractéristiques. Cette étude, et les lacunes qu'elle a révélées dans notre connaissance, a également permis de mettre en évidence la nécessité de ne pas caractériser les espèces par leur seule identité taxonomique mais également par les fonctions qu'elles assurent. Cette nécessité a d'abord été ressentie au sein de l'étude des communautés végétales, en mettant en avant les traits fonctionnels des espèces (les caractéristiques anatomiques, physiologiques et comportementales liées à leurs performances) pour expliquer les successions et l'impact des variations du milieu sur la structure des communautés végétales (Lavelle *et al.*, 1997). Depuis l'entrée dans le vingt-et-unième siècle, on s'intéresse aux traits fonctionnels des organismes du sol et les travaux les plus récents montrent que ces traits ont une valeur indicatrice supérieure à celle des espèces lorsqu'on cherche à estimer l'impact de l'usage du sol sur sa biodiversité (Joimel *et al.*, 2021). L'avantage d'une étude basée sur les traits tient également à une plus grande stabilité par rapport aux phénomènes stochastiques liés à la ségrégation spatiale des espèces, qui varient d'un lieu à l'autre mais sont susceptibles de se remplacer pour assurer les mêmes

fonctions (Vanhée *et al.*, 2017). On peut voir également dans les traits anatomiques (morpho-espèces) un moyen de pallier la méconnaissance taxonomique, notamment dans les régions du monde où on est encore loin d'avoir réalisé un inventaire exhaustif des espèces présentes dans le sol (Kounda-Kiki *et al.*, 2009).

TECHNIQUES ET THÉORIES NOUVELLES AU SERVICE DE LA BIODIVERSITÉ DU SOL

Les techniques moléculaires de metabarcoding, déjà largement utilisées pour l'inventaire et l'identification des bactéries (Holben *et al.*, 1988) et des nématodes du sol (Chen *et al.*, 2010), sont d'ores-et-déjà en train de s'étendre à d'autres organismes du sol, comme les vers de terre (Decaëns *et al.*, 2013) ou les collemboles (Saitoh *et al.*, 2016), ouvrant des perspectives nouvelles dans un domaine où le recours à une expertise étroitement spécialisée est un frein au développement de l'échantillonnage et de l'estimation à large échelle de la biodiversité du sol. Déjà, des progrès énormes ont été réalisés en matière de phylogénie et de datation de l'origine des groupes zoologiques présents dans le sol, en appliquant les principes de parcimonie de la cladistique de Hennig aux distances moléculaires entre les espèces (Regier et Shultz, 1997). Dans le domaine de l'estimation de la biodiversité, ces techniques, basées sur la structure de l'ADN et de l'ARN, complètent les données préexistantes utilisant les iso-enzymes, qui avaient déjà permis de révéler l'existence d'espèces cryptiques, c'est-à-dire des espèces présentant une parfaite ressemblance phénotypique (une notion proche de celle des espèces jumelles) mais néanmoins distinctes sur le plan génétique (Fernández Marchán *et al.*, 2018). Certains auteurs se basent sur cette découverte pour estimer que la biodiversité actuelle du sol (principalement basée sur les caractères morphologiques des espèces) est très loin de représenter l'état réel du peuplement du sol (Dopheide *et al.*, 2019).

La mise en évidence de l'existence de processus épigénétiques (ne modifiant pas la séquence de l'ADN), se superposant ou se substituant à la sélection naturelle (élimination stochastique des allèles moins performants au sein des populations), est également un dérivé de ces nouvelles techniques. Dans le domaine de l'adaptation à la pollution, on a ainsi pu montrer chez les individus tolérants la surexpression du gène codant la protéine qui permet, par complexation, d'éliminer les métaux lourds (Janssens *et al.*, 2009).

Parmi les découvertes récentes, il faut signaler la découverte des signaux émis par les organismes du sol entre eux, par exemple les phéromones (Salmon *et al.*, 2019), mises en évidence de longue date par voie expérimentale (Verhoef *et al.*, 1977) mais aussi et surtout les allomones, permettant la com-

munication entre des organismes appartenant à des groupes parfois très éloignés d'un point de vue évolutif. Tel est le cas des réseaux d'interactions chimiques entre végétaux véhiculés par le mycélium des champignons mycorrhiziens, véritables autoroutes de l'information au sein des communautés végétales (Gorzela *et al.*, 2015). Tel est aussi le cas des signaux émis par les vers de terre et permettant aux végétaux de mieux résister aux nématodes phytopathogènes (Blouin *et al.*, 2005). Outre l'importance fonctionnelle de la communication chimique, les recherches sur son rôle dans les relations entre plantes et organismes du sol (Blouin, 2018), permettent de poser l'hypothèse d'une sélection naturelle portant plus sur les interactions que sur les espèces, la communauté devenant alors l'unité de sélection en lieu et place de l'espèce (Doolittle et Inkpen, 2018). La vision intégrée de la biodiversité du sol comme système complexe auto-entretenu, incluant interactions trophiques (qui mange quoi) et non-trophiques (qui change quoi) à différentes échelles de temps et d'espace (Thakur *et al.*, 2020), est encore largement théorique et en attente de tests empiriques. Elle s'appuie cependant sur la connaissance du rôle majeur joué par les ingénieurs du sol, modifiant de façon durable le milieu physique (vers de terre, termites, enchytréides, mais aussi systèmes racinaires) via leurs domaines fonctionnels (Ponge, 2021).

BIBLIOGRAPHIE

- Bloor J.M.G., Si-Moussi S., Taberlet P., Carrère P., Hedde M., 2021 - Analysis of complex trophic networks reveals the signature of land-use intensification on soil communities in agroecosystems. *Scientific Reports*, 11, 18260.
- Blouin M., 2018 - Chemical communication: an evidence for co-evolution between plants and soil organisms. *Applied Soil Ecology*, 123, pp. 409-415.
- Blouin M., Zuilly-Fodil Y., Plam-Thi A.T., Laffray D., Reversat G., Pando A., Tondoh J., Lavelle P., 2005 - Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, inducing plant tolerance to parasites. *Ecology Letters*, 8, pp. 202-208.
- Bockheim J.G., Gennadiyev A.N., 2000 - The role of soil-forming processes in the definition of taxa in Soil Taxonomy and the World Soil Reference Base. *Geoderma*, 95, pp. 53-72.
- Chen X.Y., Daniell T.J., Neilson R., O'Flaherty V., Griffiths B.S., 2010 - A comparison of molecular methods for monitoring soil nematodes and their use as biological indicators. *European Journal of Soil Biology*, 46, pp. 319-324.
- Churchman G.J., 2010 - The philosophical status of soil science. *Geoderma*, 157, pp. 214-221.
- Cornell H.V., Lawton D.H., 1992 - Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61, pp. 1-12.
- Darwin C., 1881 - The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits. John Murray, London, 326 p.
- Decaëns T., Porco D., Rougerie R., Brown G.G., James S.W., 2013 - Potential of DNA barcoding for earthworm research in taxonomy and ecology. *Applied Soil Ecology*, 65, pp. 35-42.
- Doolittle W.F., Inkpen S.A., 2018 - Processes and patterns of interaction as units of selection: an introduction to ITSNTS thinking. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, pp. 4006-4014.
- Dopheide A., Tooman L.K., Grosser S., Agabiti B., Rhode B., Xie D., Stevens M.I., Nelson N., Buckley T.R., Drummond A.J., Newcomb R.D., 2019 - Estimating the biodiversity of terrestrial invertebrates on a forested island using DNA barcodes and metabarcoding data. *Ecological Applications*, 29, e01877.
- Fernández Marchán D., Díaz Cosin D.J., Novo M., 2018 - Why are we blind to cryptic species? Lessons from the eyeless. *European Journal of Soil Biology*, 86, pp. 49-51.
- Gobat J.M., Aragno M., Matthey W., 2010 - Le sol vivant : bases de pédologie, biologie des sols, troisième édition. Presses Universitaires de Lausanne, 817 p.
- Gorzela M.A., Asay A.K., Pickles B.J., Simard S.W., 2015 - Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB Plants*, 7, plv050.
- Holben W.E., Jansson J.K., Chelm B.K., Tiedje J.M., 1988 - DNA probe method for the detection of specific microorganisms in the soil bacterial community. *Applied and Environmental Microbiology*, 54, pp. 703-711.
- Huhta V., 2007 - The role of soil fauna in ecosystems: a historical review. *Pedobiologia*, 50, pp. 489-495.
- Jabiol B., Brêthes A., Ponge J.F., Toutain F., Brun J.J., 1995 - L'humus sous toutes ses formes. ENGREF, Nancy, 63 p.
- Jabiol B., Brêthes A., Ponge J.F., Toutain F., Brun J.J., 2007 - L'humus sous toutes ses formes, deuxième édition. ENGREF, Nancy, 67 p.
- Janssens T.K.S., Roelofs D., Van Straalen N.M., 2009 - Molecular mechanisms of heavy metal tolerance and evolution in invertebrates. *Insect Science*, 16, pp. 3-18.
- Joimel S., Schwartz C., Bonfanti J., Hedde M., Krogh P.H., Pérès G., Pernion C., Rakoto A., Salmon S., Santorufu L., Cortet J., 2021 - Functional and taxonomic diversity of Collembola as complementary tools to assess land use effects on soils biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 630919.
- Kounda-Kiki C., Celini L., Ponge J.F., Mora P., Sarthou S., 2009 - Nested variation of soil arthropod communities in isolated patches of vegetation on a rocky outcrop. *Soil Biology and Biochemistry*, 41, pp. 323-329.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes T.D.A., 1997 - Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, pp. 474-478.
- von Liebig J., 1862 - *Lettres sur l'agriculture moderne*. Tarlier, Bruxelles, 244 p.
- von Linné C., 1758 - *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Kiesewetter, Stockholm, 824 p.
- Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., 2016 - *Global soil biodiversity atlas*. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 176 p.
- Ponge J.F., 2021 - *Communities, ecosystem engineers, and functional domains*. *Ecological Research*, 36, pp. 766-777.
- Ponge J.F., Pérès G., Guernion M., Ruiz-Camacho N., Cortet J., Pernion C., Villenave C., Chaussod R., Martin-Laurent F., Bispo A., Cluzeau D., 2013 - The impact of agricultural practices on soil biota: a regional study. *Soil Biology and Biochemistry*, 67, pp. 271-284.
- Regier J.C., Shultz J.W., 1997 - Molecular phylogeny of the major arthropod groups indicates polyphyly of crustaceans and a new hypothesis for the origin of hexapods. *Molecular Biology and Evolution*, 14, pp. 902-913.
- Saitoh S., Aoyama H., Fujii S., Sunagawa H., Nagahama H., Akutsu M., Shinzato N., Kaneko N., Nakamori T., 2016 - A quantitative protocol for DNA metabarcoding of springtails (Collembola). *Genome*, 59, pp. 705-723.
- Salmon S., Rebuffat S., Prado S., Sablier M., D'Haese C., Sun J.S., Ponge J.F., 2019 - Chemical communication in springtails: a review of facts and perspectives. *Biology and Fertility of Soils*, 55, pp. 425-438.

- Scheu S., Falca M., 2000 - The soil food web of two beech forests, *Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. *Oecologia*, 123, pp. 285-296.
- 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-Riez B., Orghiazzi A., Ramirez K.S., Russell D.J., Rutgers M., Wall D.H., Cameron E.K., 2020 - Towards an integrative understanding of soil biodiversity. *Biological Reviews*, 95, pp. 350-364.
- Tyndall J., Pasteur L., 1878 - Les microbes organisés, leur rôle dans la fermentation, la putréfaction et la contagion. Gauthier-Villars, Paris, 236 p.
- Vanhée B., Salmon S., Devigne C., Leprêtre A., Deharveng L., Ponge J.F., 2017 - The 'terril' effect: coal mine spoil tips select for collembolan functional traits in post-mining landscapes of northern France. *Applied Soil Ecology*, 121, pp. 90-101.
- Verhoef H.A., Nagelkerke C.J., Joosse E.N.G., 1977 - Aggregation pheromones in Collembola. *Journal of Insect Physiology*, 23, pp. 1009-1013.
- Wall D.H., Adams G., Parsons A.N., 2001 - Soil biodiversity, in: Chapin F.S.III, Sala O.E., Huber-Sannwald E., Eds.), *Global biodiversity in a changing environment: scenarios for the 21st century*. Springer, New York, pp. 47-82.